Irradiación de semillas de tomate con UV-B y UV-C: impacto sobre germinación, vigor y crecimiento*

Irradiation of tomato seeds with UV-B and UV-C: impact on germination, vigor and growth

Carlos Eduardo Díaz-Leyva¹, Elly Bacópulos-Mejía¹, Norma Angélica Ruiz-Torres¹, Luis Ibarra-Jiménez², Susana Gonzales-Morales³ y Adalberto Benavides-Mendoza^{1§}

¹Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro- Departamento de Horticultura- Centro de Capacitación y Desarrollo en Tecnología de Semillas. Calzada Antonio Narro 1923. Saltillo, Coahuila, México. CP. 25315. ³Departamento de Plásticos en la Agricultura- Centro de Investigación en Química Aplicada. Blvd. Ing. Enrique Reyna núm.140. Saltillo, Coahuila, México. [§]Autor para correspondencia: abenmen@gmail.com.

Resumen

La radiación UV-B y UV-C modifica el metabolismo y morfología de las plantas. Bajo la hipótesis de que la irradiación de las semillas con UV-B y UV-C cambia no solamente el comportamiento germinativo sino la morfología de las plantas se realizó este estudio con el objetivo de evaluar si la irradiación de las semillas induce cambios en la germinación, vigor y variables morfológicas de la epidermis foliar de plantas de tomate. En una primera etapa experimental se evaluó la germinación y el vigor utilizando los siguientes tratamientos: 0 (testigo), 1.8, 5.4, 10.8, 16.2, 21.6, 27 y 32.4 kJ m⁻² de UV-B y 0 (testigo), 0.9, 2.7, 5.4, 8.1, 10.8, 13.5 y 16.2 kJ m⁻² de UV-C de irradiación aplicada a la semilla. Se evaluaron las siguientes variables: (%) de semillas germinadas y plántulas normales, longitud de raíz y de hipocótilo y peso seco. La irradiación con 5.4 kJ m⁻² de UV-B favoreció la emergencia y cantidad de plántulas normales. La irradiación con UV-C causó efectos negativos en la emergencia y cantidad de plántulas normales. En base a los resultados de la primera etapa se seleccionaron las dosis de irradiación para aplicar en la segunda etapa, las cuales fueron: 1.8, 5.4 y 10.8 kJ m⁻² de UV-B y 0.9 y 2.7 kJ m⁻² de UV-C. Las semillas irradiadas se sembraron en macetas bajo invernadero y las plantas obtenidas se llevaron

Abstract

The UV-B and UV-C radiation modifies plant metabolism and morphology. Under the hypothesis that the irradiation of the seeds with UV-B and UV-C changes not only the germinative behavior but the morphology of the plants, this study was carried out with the objective of evaluating if the irradiation of the seeds induces changes in the germination, vigor and morphological variables of the leaf epidermis of tomato plants. In a first experimental stage, germination and vigor were evaluated using the following treatments: 0 (control), 1.8, 5.4, 10.8, 16.2, 21.6, 27 and 32.4 kJ m⁻² of UV-B and 0 (control), 0.9, 2.7, 5.4, 8.1, 10.8, 13.5 and 16.2 kJ m⁻² irradiation UV-C applied to the seed. The following variables were evaluated: (%) of germinated seeds and normal seedlings, root and hypocotyl length and dry weight. The irradiation with 5.4 kJ m⁻² of UV-B favored the emergence and quantity of normal seedlings. Irradiation with UV-C caused negative effects on the emergence and quantity of normal seedlings. Based on the results of the first stage, irradiation doses were selected to be applied in the second stage, which were: 1.8, 5.4 and 10.8 kJ m⁻² of UV-B and 0.9 and 2.7 kJ m⁻² of UV-C. The irradiated seeds were sown in pots under greenhouse and the plants obtained were taken to flowering to evaluate the following variables: plant height,

^{*} Recibido: noviembre de 2016

Aceptado: enero de 2017

106 Rev. Mex. Cienc. Agríc. Vol.8 Núm.1 01 de enero - 14 de febrero, 2017

hasta floración para evaluar las siguientes variables: altura de planta, diámetro de tallo, densidad estomática del haz y envés, peso fresco y seco y unidades SPAD. El diseño experimental utilizado fue el completamente al azar. Todos los tratamientos incrementaron la densidad estomática en las plantas, además de que las dosis de 5.4 y 10.8 de UV-B disminuyeron las unidades SPAD. Se concluyó que la irradiación de la semilla es útil para el pretratamiento de semillas y la modificación fenotípica de las plantas.

Palabras clave: estrés, inducción de tolerancia, irradiancia, señalización, modificación fenotípica.

Introducción

La radiación solar es un factor clave para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres y acuáticos a través del control de procesos fotobiológicos, factores ambientales y ciclos naturales (Carrasco-Ríos, 2009; Bornman *et al.*, 2015). Según Troy y Thennadil (2001), el espectro electromagnético que alcanza la superficie terrestre incluye a la radiación UV (200-400 nm), a la fotosintéticamente activa (400-700 nm) e infrarroja cercana (800-2 500 nm).

Convencionalmente el espectro de radiación UV se ha dividido en tres componentes. El denominado UV-A comprende las longitudes de onda de 320 a 400 nm, el UV-B de 280 a 320 nm y el UV-C de 200 a 280 nm (Carrasco-Ríos, 2009). La radiación UV-A atraviesa la atmósfera y alcanza la superficie terrestre; la radiación UVB es absorbida en su mayor parte por la capa de ozono atmosférica, por lo tanto solo una pequeña cantidad de ella alcanza la superficie terrestre la UV-B contabilizó solo 1.5%. La radiación UV-C es totalmente absorbida por el ozono atmósférico, por ello no se encuentra de forma natural en los ecosistemas (Nawkar *et al.*, 2013).

Las plantas utilizan la radiación electromagnética como información para ajustar su crecimiento y desarrollo (Kami *et al.*, 2010). Para ello utilizan proteínas sensoras para crear una conexión entre el estímulo ambiental y las respuestas fisiológicas como el rompimiento de la dormancia, la velocidad de germinación y las respuestas pos germinativas del embrión, permitiendo que las señales ambientales sean colectadas y procesadas inclusive por las semillas aparentemente inactivas que forman parte de un banco de stem diameter, stomatal beam and back density, fresh and dry weight and SPAD units. The experimental design used was completely randomized. All treatments increased the stomatal density in the plants, in addition to the doses of 5.4 and 10.8 UV-B decreased SPAD units. It was concluded that seed irradiation is useful for seed pretreatment and phenotypic modification of plants.

Keywords: induction of tolerance, irradiance, phenotypic modification, signaling, stress.

Introduction

IThe solar radiation is a key factor for the functioning of terrestrial and aquatic ecosystems through the control of photobiological processes, environmental factors and natural cycles (Carrasco-Ríos, 2009; Bornman *et al.*, 2015). According to Troy and Thennadil (2001), the electromagnetic spectrum reaching the earth's surface includes UV radiation (200-400 nm), photosynthetically active (400-700 nm) and near infrared (800-2 500 nm).

Conventionally the UV radiation spectrum has been divided into three components. The so-called UV-A comprises wavelengths from 320 to 400 nm, the UV-B from 280 to 320 nm and UV-C from 200 to 280 nm (Carrasco-Ríos, 2009). The UV-A radiation penetrates the atmosphere and reaches the earth's surface; UVB radiation is mostly absorbed by the atmospheric ozone layer, so only a small amount of it reaches the Earth's surface. Of the total radiation on the Earth's surface, UV-B accounted for only 1.5%. UV-C radiation is totally absorbed by atmospheric ozone, so it is not found naturally in ecosystems (Nawkar *et al.*, 2013).

The plants use electromagnetic radiation as information to adjust their growth and development (Kami *et al.*, 2010). To do this, they use sensorial proteins to create a connection between environmental stimulus and physiological responses such as dormancy breaking, germination rate and pos germinative responses of the embryo, allowing environmental signals to be collected and processed even by seeds Inactive species that are part of a seed or germplasm bank. This process of perception and signaling of electromagnetic radiation by a seed seems to be mediated by different receptors such as phytochromes (Magliano and Casal, 2004), and is very important from the point of view semillas o de germoplasma. Este proceso de percepción y señalización de la radiación electromagnética por parte de una semilla parece estar mediado por diferentes receptores como los fitocromos (Magliano y Casal, 2004), y es muy importante desde el punto de vista de la oportunidad y capacidad de supervivencia del embrión una vez que la semilla germina (Long *et al.*, 2015). En el caso particular de la radiación UV-B el fotoreceptor es llamado UVR8 (Kami *et al.*, 2010; Heijde y Ulm, 2012).

A diferencia de la radiación UV-B, hasta el momento no se ha encontrado un receptor específico para la radiación UV-C, tal vez porque esta de forma natural no llega a la superficie terrestre ya que es bloqueada completamente por las moléculas de O₃ de la atmosfera. La radiación UV-C ha sido investigada mayormente en cuanto a los efectos de su aplicación poscosecha en frutas, hojas y hortalizas. Se ha encontrado disminución de síntesis de proteínas, retardo en la maduración, incremento en niveles de flavonoides, acumulación de fitoalexinas y la inducción de resistencia, encontrándose también respuestas negativas en los procesos celulares, el metabolismo y crecimiento (Promyou y Supapvanich, 2012).

Tanto para la radiación UV-B como la UV-C se ha estudiado poco la utilidad de la aplicación en la irradiación de las semillas, ello a pesar de que teóricamente los cambios inducidos en la semilla por la irradiación pudieran hacerse patentes en etapas posteriores del crecimiento (Magliano y Casal, 2004; González-Aguilar *et al.*, 2007) por contar las cubiertas de las semillas y las capas celulares subyacentes con una gran cantidad de receptores, proteínas y compuestos señalizadores (Moïse *et al.*, 2005).

Se sabe que en el girasol y la soya las semillas irradiadas con UV-C muestran respuestas positivas frente al estrés abiótico (Foroughbakhch *et al.*, 2015), en el melón la irradación de las semillas con UV-B causó cambios en la morfología y composición química de las plantas (Sosa-Flores *et al.*, 2014) mientras que en el repollo la irradiación de las semillas causó tolerancia frente al estrés biótico en las plantas adultas (Brown *et al.*, 2001).

Sería deseable aplicar esta misma técnica en especies hortícolas tan importantes como el tomate; sin embargo, no se dispone de información acerca de la respuesta germinativa, del vigor de las plántulas y del crecimiento de las plantas de esta especie cuando las semillas son sometidas a irradiación. of the opportunity and survival capacity of the embryo once the seed germinates (Long *et al.*, 2015). In the particular case of UV-B radiation the photoreceptor is called UVR8 (Kami *et al.*, 2010; Heijde and Ulm, 2012).

Unlike UV-B radiation, so far no specific receptor for UV-C radiation has been found, perhaps because it naturally does not reach the Earth's surface since it is completely blocked by the O_3 molecules of the atmosphere. The UV-C radiation has been investigated mainly for the effects of post-harvest application on fruits, leaves and vegetables. Decreased protein synthesis, delayed maturation, increased flavonoid levels, accumulation of phytoalexins, and induction of resistance have also been found, with negative responses in cell processes, metabolism and growth (Promyou and Supapvanich, 2012).

The usefulness of the application in the irradiation of the seeds has been little studied for UV-B and UV-C radiation, despite the fact that, theoretically, the changes induced in the seed by irradiation could be seen in later stages of the Growth (Magliano and Casal, 2004; González-Aguilar et al., 2007) by counting seed coatings and underlying cell layers with a large number of receptors, proteins and signaling compounds (Moïse et al., 2005). It is known that in sunflower and soybean seeds irradiated with UV-C show positive responses to abiotic stress (Foroughbakhch et al., 2015), in the melon irradiation of the seeds with UV-B caused changes in the morphology and chemical composition of plants (Sosa-Flores et al., 2014), while in the cabbage seed irradiation caused tolerance to biotic stress in adult plants (Brown et al., 2001). It would be desirable to apply this same technique in horticultural species as important as the tomato; however, no information is available on the germinative response, vigor of seedlings and the growth of plants of this species when the seeds are subjected to irradiation.

The objective of this study was to test the feasibility of using UV-B and UV-C tomato seed irradiation as a biophysical tool to modify both germination and vigor responses as well as plant growth.

Materials and methods

The experiment was carried out at the Agraria Antonio Narro Autonomous University, in Buenavista Saltillo Coahuila, Mexico, located at 25° 21' 19" north latitude and El objetivo de este estudio fue comprobar la factibilidad de utilizar la irradiación de semillas de tomate con UV-B y UV-C como una herramienta biofísica para modificar tanto las respuestas en germinación y vigor como el crecimiento de las plantas.

Materiales y métodos

El experimento se llevó a cabo en las instalaciones de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, en Buenavista Saltillo Coahuila, México, ubicada a 25° 21' 19" latitud norte y a 101° 01' 48" longitud oeste a una altura de 1 779 msnm. El material vegetal utilizado fue tomate (*Solanum lycopersicum* L.) híbrido Big Rio. El experimento comprendió dos etapas: en la primera etapa se determinaron a nivel de laboratorio las pruebas de germinación y vigor de las plántulas obtenidas de las semillas irradiadas con varias dosis de radiación UV-B y UV-C. En base a los resultados obtenidos de la primera etapa se eligieron las mejores dosis para irradiar las semillas a utilizarse en la segunda etapa.

La primera etapa se inició con la irradiación de las semillas el día 7 de noviembre de 2014 usando una cámara de irradiación con una lámpara modelo 3UV-36, la cual emite radiación en diferentes rangos: UV-A, UV-B y UV-C. La irradiancia de la lámpara en el rango UV-B es de 0.06 W m⁻², mientras que la UV-C es de 0.03 W m⁻². Los tratamientos aplicados se muestran en el Cuadro 1 (UV-B) y Cuadro 2 (UV-C).

Cuadro 1. Concentración de tratamientos de irradiación UV-B de la primera etapa.

Table 1. Concentration of treatments of UV-B irradiationof the first stage.

Tratamientos UV-B	Tiempo de irradiación (min)	Energía aplicada (kJ m ⁻²)
T1	0	0
Τ2	5	1.8
Т3	15	5.4
Τ4	30	10.8
Т5	45	16.2
Т6	60	21.6
Τ7	75	27
Τ8	90	32.4

at 101° 01' 48" west longitude at a height of 1 779 m. The plant material used was tomato (*Solanum lycopersicum* L.) hybrid Big Rio. The experiment consisted of two stages: in the first stage, the germination and vigor tests of the seedlings obtained from the seeds irradiated with several doses of UV-B and UV-C radiation. Based on the results obtained from the first stage the best doses were chosen to irradiate the seeds to be used in the second stage.

The first stage was initiated with the irradiation of the seeds on November 7, 2014 using an irradiation chamber with a lamp model 3UV-36, which emits radiation in different ranges: UV-A, UV-B and UV-C. The irradiance of the lamp in the UV-B range is 0.06 W m-2, while the UV-C is 0.03 W m-2. The applied treatments are shown in Table 1 (UV-B) and 2 (UV-C).

Cuadro 2. Concentración de tratamientos de irradiación UV-C de la primera etapa.

Table 2. Concentration of	treatments	of UV-C	irradiation
of the first stage.			

Tratamientos UV-C	Tiempo de irradiación (min)	Energía aplicada (kJ m ⁻²)
T1	0	0
T2	5	0.9
Т3	15	2.7
Τ4	30	5.4
Т5	45	8.1
T6	60	10.8
Τ7	75	13.5
Т8	90	16.2

The energy doses in the UV-C range are lower because the lamp emits radiation with a lower photon flux density. Once irradiated, the seeds were placed in aluminized paper bags, to avoid that the surrounding radiation could modify the stimulation caused by UV radiation (Musil *et al.*, 1998), and brought to seed the next day.

The irradiated seeds were seeded in rolls of anchor paper for germination, each roll corresponded to a replicate containing 25 seeds, and the rolls were distributed in a completely random design inside a LAB-LINE germination chamber at 25 °C with constant illumination. The paper moisture was checked and checked every day. The seeds were kept under these conditions for 15 days, after which the evaluations were done: percentage of germinated seeds, percentage of

Las dosis de energía en el rango UV-C son menores ya que la lámpara emite radiación con una densidad de flujo fotónico menor. Una vez irradiadas, las semillas fueron colocadas en bolsas de papel aluminizado, para evitar que la radiación del entorno pudiera modificar el estímulo causado por la radiación UV (Musil *et al.*, 1998), y llevadas a siembra al día siguiente.

Las semillas irradiadas se sembraron en rollos de papel anchor para germinación, cada rollo correspondió a una repetición conteniendo 25 semillas, los rollos se distribuyeron en un diseño completamente al azar dentro de una cámara de germinación LAB-LINE a 25 °C con iluminación constante. Cada día se verificó y controló la humedad del papel. Las semillas se mantuvieron bajo estas condiciones por 15 días, después se realizaron las evaluaciones de: porcentaje de semillas germinadas, porcentaje de plántulas normales, longitud de hipocótilo (cm), longitud de radícula (cm) y peso seco (mg), los datos se analizaron en el programa SAS utilizando un Anova y una prueba de comparación de medias mediante Tukey ($\alpha \le 0.05$).

La segunda etapa experimental se llevó a cabo de marzo a julio del año 2015 en un invernadero tipo capilla con cubierta rígida de policarbonato ubicado en la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro en Saltillo, Coahuila, México. Los tratamientos aplicados en la segunda etapa se muestran en el Cuadro 3.

Las semillas irradiadas se sembraron directamente en contenedores de poliestireno de 1L conteniendo sustrato de perlita y turba ácida en una proporción 1:1 y distribuidos bajo un diseño completamente al azar, Los contenedores se colocaron en mesas plásticas de 0.85 m de altura para facilitar el manejo y las mediciones. El riego de los contenedores se llevó a cabo inicialmente con agua corriente, a los 10 días ocurrió la emergencia de las plántulas y 10 días después se comenzó a aplicar la fertilización con solución Steiner (Steiner, 1961) a 25%, la cual se aplicó mediante tubines y goteros estaca con gasto de 1.2 L h⁻¹.

Transcurridos 50 días después de la siembra se llevaron a cabo evaluaciones de unidades SPAD en las láminas foliares con un SPAD 502 plus marca Minolta. La altura de las plantas fue medida con una cinta métrica y el diámetro del tallo con un vernier digital a un centímetro de distancia de la base, ambas variables se midieron a los 52 días después de la siembra. A los 65 días después de la siembra se realizaron impresiones epidérmicas sobre la tercera hoja totalmente normal seedlings, length of hypocotyl (cm), length of radicle (cm) and dry weight (mg), the data were analyzed in the SAS program using an Anova and a means comparison test using Tukey ($\alpha \le 0.05$).

The second experimental stage was carried out from march to july 2015 in a greenhouse type chapel with rigid polycarbonate cover located at the Autonomous Agrarian Antonio Narro University in Saltillo, Coahuila, Mexico. The treatments applied in the second stage are shown in Table 3.

Cuadro 3. Concentración de tratamientos de irradiación UV-B y UV-C de la segunda etapa.

Table 3. Concentration of treatments of UV-B and UV-Cirradiation of the second stage.

Tratamientos	Tiempo de irradiación (min)	Energía aplicada (kJ m ⁻²)
T1 (UV-B)	0	0
T2 (UV-B)	5	1.8
T3 (UV-B)	15	5.4
T4 (UV-B)	30	10.8
T5 (UV-C)	5	0.9
T6 (UV-C)	15	2.7

The irradiated seeds were seeded directly into polystyrene containers of 1L containing perlite substrate and acid peat in a 1:1 ratio and distributed under a completely random design. The containers were placed on plastic tables of 0.85 m height to facilitate handling and measurements. The irrigation of the containers was carried out initially with running water, the emergence of the seedlings occurred at 10 days and 10 days later the fertilization with Steiner solution (Steiner, 1961) was started at 25%, which was applied by through of tubines and droppers with a cost of 1.2 Lh^{-1} .

After 50 days after sowing, SPAD unit evaluations were performed on leaf blades with a SPAD 502 plus Minolta brand. The height of the plants was measured with a tape measure and the diameter of the stem with a digital vernier one centimeter away from the base, both variables were measured at 52 days after sowing. At 65 days after seeding, epidermal impressions were made on the third fully expanded leaf to determine the stomatal density of the beam and underside (stomas mm⁻²) using a 40x objective of a composite (Carl Zeiss) chambered microscope Digital (Pixera Winder Pro) and measurement software (Axion expandida para determinar la densidad estomática del haz y del envés (estomas mm⁻²) utilizando un objetivo de 40x de un microscopio compuesto (Carl Zeiss) con cámara digital (Pixera Winder Pro) y un software de medición (Axion Vision Rel. 4.8). Los pesos frescos y secos de las plantas fueron evaluados usando 5 plantas elegidas al azar de cada tratamiento transcurridos 65 días después de la siembra.

El análisis de datos se realizó con el programa SAS versión 9.1 utilizando una ANOVA y una prueba de comparación de medias mediante Tukey ($\alpha \le 0.05$).

Resultados y discusión

Respuestas de germinación y vigor frente a la irradiación UV-B

La radiación UV-B provocó diferencias en las variables semillas germinadas (%), plántulas normales (%) y peso seco (g), por otro lado no existieron diferencias en las variables longitud de hipocótilo (cm) y longitud de raíz (cm). En las variables en donde se observaron diferencias entre los tratamientos y el testigo ($p \le 0.05$) se observa una tendencia al incremento con un máximo en el tratamiento con 5.4 kJ m⁻², después una disminución que alcanza los valores más bajos con 16.2 kJ m⁻², posteriormente vuelve a presentar una tendencia positiva alcanzando otro pico en el tratamiento con 27 kJ m⁻² (Figura 1).

En la variable semillas germinadas (Figura 1a), el tratamiento con 5.4 kJ m⁻² de radiación UV-B es estadísticamente superior ($p \le 0.05$) al testigo, esta clase de respuesta ha sido explicada por Luckey (1980), este científico menciona que la aplicación subletal de un agente capaz de inducir un estrés físico o químico puede generar respuestas positivas en las semillas. Al parecer a los 5.4 kJ m⁻² se alcanza un umbral de respuesta en la semilla en el que pudieron actuar ciertos receptores que desencadenaron una respuesta enfocada a acelerar la germinación. Las dosis mayores a 5.4 kJ m⁻² dieron lugar a respuestas no diferentes al testigo, pero con el tratamiento de 27 kJ m⁻² se alcanza de nuevo un valor 21% superior al testigo. Posiblemente con esta cantidad de energía mayor pudo alcanzarse un segundo umbral de respuesta en la semilla, en dicho umbral pudieron verse involucrados diferentes receptores.

Vision Rel. 4.8). The fresh and dry weights of the plants were evaluated using 5 plants randomly chosen from each treatment 65 days after planting.

Data analysis was performed using the SAS version 9.1 program using ANOVA and Tukey's mean comparison test ($\alpha \le 0.05$).

Results and discussion

Germination and vigor responses to UV-B irradiation

The UV-B radiation caused differences in the variables germinated seeds (%), normal seedlings (%) and dry weight (g), on the other hand there were no differences in the variables length of hypocotyl (cm) and length of root (cm). In the variables where differences between the treatments and the control ($p \le 0.05$) were observed, a tendency to increase with a maximum in the treatment with 5.4 kJ m⁻² is observed, then a decrease that reaches the lowest values with 16.2 kJ m⁻², then again a positive trend reaching another peak in the treatment with 27 kJ m⁻² (Figure 1).

In the germinated seeds variable (Figure 1a), the treatment with 5.4 kJ m⁻² of UV-B radiation is statistically superior ($p \le 0.05$) to the control, this kind of response has been explained by Luckey (1980), who Mentions that the sublethal application of an agent capable of inducing physical or chemical stress can generate positive responses. Apparently at 5.4 kJ m⁻², a response threshold was reached in the seed in which certain receptors that trigger a response aimed at accelerating germination could act. Doses greater than 5.4 kJ m⁻² resulted in responses not different from the control, but with the treatment of 27 kJ m⁻² a value 21% higher than the control was reached again. Possibly with this higher amount of energy a second response threshold could be reached in the seed, in that threshold could be involved different receptors.

These kinds of responses with several maxima, and perhaps dependent on different receptors, are very valuable for the seeds from an adaptive point of view, since they allow a greater flexibility in the response to different environmental contexts (examples: different depths under the soil in a seed bank or different types or canopy coverings on a seed bank) and ensure that it is not only a certain threshold value or individual stimulus that triggers the germination process and the growth of the embryo (Long *et al.*, 2015).

Esta clase de respuestas con varios máximos, y tal vez dependientes de diferentes receptores son muy valiosas para las semillas desde un punto de vista adaptativo, ya que permiten una mayor flexibilidad en la respuesta frente a diferentes contextos ambientales (ejemplos: diferentes profundidades bajo el suelo en un banco de semillas o distintos tipos o coberturas de dosel sobre un banco de semillas) y aseguran que no sea solamente un cierto valor umbral o un estímulo individual el que desencadene el proceso germinativo y el crecimiento del embrión (Long et al., 2015).

Resultados muy similares se encontraron en el porcentaje de plántulas normales (Figura 1b), los tratamientos con 1.8 y 5.4 kJ m⁻² fueron superiores al testigo tal vez como consecuencia de un efecto hormético por radiación mencionado por Luckey (1980). Normalmente estas respuestas son positivas ya que la formación de una plántula normal asegura el crecimiento óptimo y mejor productividad (Delibaltova e Ivanova, 2006). El tratamiento con 27 kJ m⁻² mostró un nuevo pico de respuesta al igual que en la variable semillas germinadas, lo que pudiera indicar la acción de diferentes receptores o cascadas de señalización activadas con diferentes umbrales de energía.

Porcentaje

Porcentaje

Similar results were found in the percentage of normal seedlings (Figure 1b), treatments with 1.8 and 5.4 kJ m⁻² were superior to the control, perhaps as a consequence of a hormone-induced radiation effect mentioned by Luckey (1980). Normally these responses are positive since the formation of a normal seedling ensures optimum growth and better productivity (Delibaltova and Ivanova, 2006). The treatment with 27 kJ m⁻² showed a new response peak as in germinated seeds variable, which could indicate the action of different signaling receptors or cascades activated with different energy thresholds.

In the hypocotyl length variable (Figure 1c) as well as in the root length (Figure 1d) there was no significant difference $(p \ge 0.05)$. Other authors found response to irradiation in these variables, Kacharava et al. (2009) irradiated bean seeds for 30 minutes and found an increase in plant height, but with 90 min the height decreased.

а



10

8

6

c)

а

a

Figura 1. Diferentes dosis de radiación UV-B aplicada a las semillas de tomate híbrido Big Rio y su efecto en la germinación y vigor de las plántulas. Las barras en cada gráfico señalan valores promedio para cada variable y literales diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas según una prueba de Tukey ($p \le 0.05$).



En la variable longitud de hipocótilo (Figura 1c) al igual que en la longitud de raíz (Figura 1) no existió diferencia significativa ($p \ge 0.05$). Otros autores encontraron respuesta a la irradiación en estas variables, Kacharava et al. (2009) irradiaron semillas de frijol durante 30 minutos y encontró un incremento en la altura de planta, pero con 90 min la altura disminuyó. De igual manera, Hidema et al. (2006) encontraron que la radiación suplementaria con UV-B disminuyó el crecimiento de la planta y la produción de grano en el arroz. No se dispone hasta el momento de una explicación de porqué frente al estímulo con UV-B ocurren respuestas diferentes, positivas o negativas o neutras, entre especies incluso de la misma familia (Kossuth y Biggs, 1981). Lo mismo ocurre con las distintas respuestas exhibidas por diferentes variables en la misma especie, tal como se muestra en este estudio.

En el peso seco (Figura 1e) se repite la misma respuesta ya descrita para el porcentaje de semilas germinadas y de plántulas normales, con máximos en 5.4 y 27 kJ m⁻². Un resultado análogo fue descrito por Kacharava *et al.* (2009), quienes reportaron un incremento en la materia seca aplicando 60 minutos de radiación ultravioleta a semilla de frijol.

Respuestas de germinación y vigor frente a la irradiación UV-C

Al contrario que con la irradiación con UV-B en el caso de la UV-C no se presentaron respuestas positivas. Posiblemente que esta diferencia provenga del hecho de que, al contrario que la UV-B, la radiación UV-C no es un componente natural en los ecosistemas (Nawkar et al., 2013). En concordancia con Promyou y Supapvanich, (2012) es posible que las respuestas observadas en las semillas germinadas y las plántulas sean resultado del daño oxidativo causado por la exposición inclusive a las dosis más pequeñas de UV-C. Ello explica en parte por qué las respuestas negativas fueron evidentes en los procesos más sensibles al daño oxidativo sobre la germinación y la obtención de plántulas normales después de la germinación (Figura 2a y 2b). Mientras que los procesos posteriores que dieron lugar a la longitud de hipocótilo, la longitud de la raíz y el peso seco, que son variables evidenciadas solamente en plántulas normales, no se vieron afectadas (Figuras 2c, 2d y 2e). Estos últimos resultados son coincidentes con los reportados por Foroughbakhch-Pournavab et al. (2015) en trigo y girasol.

Similarly, Hidema *et al.* (2006) found that supplementary UV-B radiation decreased plant growth and grain yield in rice. It is not available until an explanation of why stimulus against UV-B occur different, positive or negative, or neutral responses, between species even in the same family (Kossuth and Biggs, 1981). The same happens with the different responses exhibited by different variables in the same species, as shown in this study.

In the dry weight (Figure 1e), the same response already described for the percentage of germinated seedlings and normal seedlings, with maxima at 5.4 and 27 kJ m⁻², is repeated. An analogous result was described by Kacharava *et al.* (2009), who reported an increase in dry matter by applying 60 minutes of ultraviolet radiation to bean seed.

Germination and vigor responses to UV-C irradiation

In contrast to UV-B irradiation in the case of UV-C, no positive responses were reported. This difference probably arises from the fact that, unlike UV-B, UV-C radiation is not a natural component in ecosystems (Nawkar et al., 2013). In agreement with Promyou and Supapvanich, (2012) it is possible that the observed responses in germinated seeds and seedlings are the result of the oxidative damage caused by the exposure even to the smaller doses of UV-C. This explains in part why the negative responses were evident in the processes most sensitive to oxidative damage on germination and normal seedling production after germination (Figure 2a and 2b). While the subsequent processes that gave rise to hypocotyl length, root length and dry weight, which are variables evidenced only in normal seedlings, they were not affected (Figures 2c, 2d and 2e). The latter results coincide with those reported by Foroughbakhch-Pournavab et al. (2015) in wheat and sunflower.

In relation to germinated seeds (Figure 2a) the response to radiation was practically the same with all doses of UV-C, showing lower values to the control with the doses of 0.9, 2.7, 8.1 and 10.8 kJ m⁻², whereas with the doses of 5.4, 13.5 and 16.2 there were no significant differences ($p \ge 0.05$), these results indicate the great sensitivity of the germinative response to the UV-C stimulus and are very similar to those reported by Brown *et al.* (2001), who irradiated lettuce seeds and found responses of this type, depending on the dose, in the incidence variables of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* and in that of colony forming units.

En lo referente a semillas germinadas (Figura 2a) la respuesta frente a la radiación fue prácticamente la misma con todas las dosis de UV-C, mostrando valores menores al testigo con las dosis de 0.9, 2.7, 8.1 y 10.8 kJ m⁻², mientras que con las dosis de 5.4, 13.5 y 16.2 no existieron diferencias significativas ($p \ge 0,05$), estos resultados señalan la gran sensibilidad de la respuesta germinativa frente al estímulo con UV-C y son muy similares a los reportados por Brown *et al.* (2001), quienes irradiaron semillas de lechuga y encontraron respuestas de este tipo, en función de la dosis, en las variables de incidencia de *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* y en la de unidades formadoras de colonias.





Longitud de hipocótilo en relación a la energía aplicada (kJ m⁻²)





- Figura 2. Diferentes dosis de radiación UV-C aplicada a las semillas de tomate híbrido Big Rio y su efecto en la germinación y vigor de las plántulas. Las barras en cada gráfico señalan valores promedio para cada variable y literales diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas según una prueba de Tukey ($p \le 0.05$).
- Figure 2. Different doses of UV-C radiation applied to Big Rio hybrid tomato seeds and their effect on germination and vigor of seedlings. The bars in each graph indicate mean values for each variable and different literals on each bar indicate significant differences according to a Tukey test ($p \le 0.05$).

En el porcentaje de plántulas normales (Figura 2b) solo la dosis más alta de 16.2 kJ m⁻² mostró un valor más bajo que el testigo, lo que de nuevo apoya la explicación de que al contrario In the percentage of normal seedlings (Figure 2b) only the highest dose of 16.2 kJ m⁻² showed a lower value than the control, again supporting the explanation that unlike que el estímulo con UV-B, que parece una respuesta a un estímulo fotomorfogénico, la respuesta frente a la UV-C se da por el daño oxidativo o de otra índole que causa la gran cantidad de energía acarreada por los fotones UV-C. Estos resultados coinciden con los de Brown *et al.* (2001), quien reporta que el diámetro de la cabeza de plantas de lechuga, obtenidas de semillas tratadas con dosis bajas de radiación UV-C no fue diferente al testigo, mientras que en las provenientes de semillas tratadas con dosis más altas el diámetro se redujo considerablemente. Otras respuestas negativas frente a la radiación UV-C aplicada en tejidos de plantas son el bajo contenido de proteína, disfunciones en los cloroplastos, daños al ADN y en varios procesos celulares (Danon y Gallois, 1998; Rastogi *et al.*, 2010; Ruiz-López *et al.*, 2010).

Respuestas de las plantas obtenidas de las semillas irradiadas con UV-B y UV-C

En la segunda etapa, las variables de unidades SPAD y densidad estomática del haz y envés fueron diferentes al testigo, lo que indica que la radiación aplicada a la semilla es capaz de generar cambios que se hacen visibles en etapas posteriores (Figura 3), tal como fue descrito por Musil *et al.* (1998) y Magliano y Casal (2004) para las señales ambientales percibidas en la pre-germinación por los fitocromos.

Para la variables altura de planta (Figura 3a) y diámetro de tallo (Figura 3b) ningún tratamiento fue diferente al testigo. Este comportamiento de las plantas de tomate fue diferente al reportado para otras especies como el repollo que mostró mayor crecimiento al irradiarse las semillas con 3.6 kJ m⁻² de UV-C (Brown *et al.*, 2001), *Arabidopsis* con disminución en los pecíolos frente a la radiación UV-B (Gruber *et al.*, 2009) o la soya que mostró menor longitud en las plántulas cuando sus semillas fueron irradiadas con UV-C (Foroughbakhch-Pournavab *et al.*, 2015). De nuevo parece aplicar la diferente respuesta de cada especie (Kossuth y Biggs, 1981) considerando factores como el tamaño de la semilla, el grosor de testa, la composición química u otras propiedades intrínsecas de la semilla de cada especie.

En la densidad estomática del haz (Figura 3c) y del envés (Figura 3d) se encontraron cambios inducidos por la irradiación de las semillas con UV-B y UV-C determinando que la respuesta en las plantas fue elevar la densidad estomática en el haz, mientras que para la densidad estomática en el envés se encontró una tendencia inversa the UV-B stimulus, which resembles a response to a photomorphogenic stimulus, the response to UV-C is due to oxidative or other damage caused by the large amount of energy carried by UV-C photons. These results coincide with those of Brown *et al.* (2001), who reports that the diameter of the head of lettuce plants obtained from seeds treated with low doses of UV-C radiation was not different from the control, whereas in seeds treated with higher doses the diameter was reduced considerably. Other negative responses to UV-C radiation applied to plant tissues are low protein content, dysfunctions in chloroplasts, DNA damage, and in various cellular processes (Danon and Gallois, 1998; Rastogi *et al.*, 2010; Ruiz-López *et al.*, 2010).

Plant responses from seeds irradiated with UV-B and UV-C

In the second stage, the SPAD and stomatal density variables of the beam and underside were different to the control, indicating that the radiation applied to the seed is capable of generating changes that become visible in later stages (Figure 3), such as described by Musil *et al.* (1998) and Magliano and Casal (2004) for environmental signals perceived in pre-germination by phytochromes.

For the variables plant height (Figure 3a) and stem diameter (Figure 3d) no treatment was different from the control. This behavior of tomato plants was different from that reported for other species such as cabbage, which showed higher growth when the seeds were irradiated with 3.6 kJ m⁻² of UV-C (Brown *et al.*, 2001), *Arabidopsis* with decreased petiole vs. UV-B radiation (Gruber *et al.*, 2009) or soybean showed lower seedling length when seeds were irradiated with UV-C (Foroughbakhch-Pournavab *et al.*, 2015). Again, the different response of each species seems to apply (Kossuth and Biggs, 1981), considering factors such as seed size, seed thickness, chemical composition or other intrinsic seed properties of each species.

In the stomatal beam density (Figure 3c) and the underside (Figure 3d), changes induced by irradiation of the seeds with UV-B and UV-C were found determining that the response in the plants was to raise the density stomatal in the beam, whereas for the stomatal density in the back an inverse trend was found against the higher dose of energy applied with UV-B, but an opposite response when applying UV-C. Wargent *et al.* (2009) indicated that these adaptive responses to UV radiation impact on plant performance, modifying the interaction with different environmental factors through changes in form, physiology and biochemistry.

frente a la mayor dosis de energía aplicada con UV-B, pero una respuesta contraria al aplicar la UV-C. Wargent *et al.* (2009) indicaron que este tipo de respuestas adaptativas frente a la radiación UV impactan en el desempeño de las plantas, modificando la interacción con los diferentes factores ambientales a través de cambios en la forma, fisiología y bioquímica.



100

80

60

40

20

Estomas mm⁻²

d)

b

T

Figura 3. Respuesta de las plantas obtenidas de semillas de tomate híbrido Big Rio irradiadas con UV-B y UV-C y sembradas en macetas bajo invernadero. Las barras en cada gráfico señalan valores promedio para cada variable y literales diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas según una prueba de Tukey ($p \le 0.05$).

Figure 3. Response of the plants obtained from Big Rio hybrid seeds irradiated with UV-B and UV-C and planted in pots under greenhouse. The bars in each graph indicate mean values for each variable and different literals on each bar indicate significant differences according to a Tukey test ($p \le 0.05$).

Resultados análogos fueron obtenidos por Benavides-Mendoza *et al.* (2003) al irradiar semillas de trigo con un láser de baja intensidad (AsAlGa), observando que con una dosis de 6 kJ m⁻² las plántulas obtenidas de las semillas irradiadas Similar results were obtained by Benavides-Mendoza *et al.* (2003) when irradiating wheat seeds with a low-intensity laser (AsAlGa), observing that at a dose of 6 kJ m^{-2} the seedlings obtained from the irradiated seeds showed higher

mostraron valores mayores de densidad estomática en el haz y en el envés al crecer en un ambiente propicio para el crecimiento, mientras que al germinar en un medio con diferentes niveles de salinidad las plántulas irradiadas presentaron una clara respuesta adaptativa disminuyendo la densidad estomática, respuesta que no fuen observada en el testigo. Es probable que las plantas de tomate obtenidas de las semillas irradiadas con UV muestren respuestas con algún trasfondo de adaptación a un ambiente en donde se detecta una mayor cantidad de energía radiante, lo cual implicaría la necesidad de ajustes en los caracteres de la epidermis.

En las variables de peso fresco (Figura 3e) y peso seco (Figura 3f) no se encontró diferencia de ninguno de los tratamientos con el testigo. De nuevo estos resultados parecen indicar una respuesta específica para las plantas de tomate, ya que Kacharava *et al.* (2009) observaron incrementos en el peso fresco de algunas variedades de *Phaseolus vulgaris* con aplicaciones de 60 y 90 min de UV-B; así como, un aumento en el peso de remolacha blanca con 60 min de UV-B aplicada a la semilla. En la lechuga la irradiación de las semillas con un láser de baja intensidad causó aumento en la biomasa radical pero no cambió el peso de las hojas y el tallo (Benavides-Mendoza *et al.*, 2003).

Las unidades SPAD (Figura 3g) disminuyeron con los tratamientos 5.8 y 10.5 kJ m⁻² de UV-B. La respuesta puede explicarse considerando que las unidades SPAD miden indirectamente la concentración de clorofila en las láminas foliares (Rodríguez-Mendoza *et al.*, 1998) y que este pigmento responde de forma inversa a la cantidad de energía radiante detectada en el ambiente (Vu *et al.*, 1984; Strid *et al.*, 1990). Los resultados aquí obtenidos indican claramente que dicha señalización ocurre desde la semilla. En contraste con la UV-B en el caso de la irradiación con UV-C no hubo diferencias con el testigo, pero la Figura 3g muestra una tendencia positiva en los datos distinta a la exhibida por los de UV-B.

Conclusión

La irradiación de las semillas de tomate con UV-B y UV-C modificó tanto las respuestas en germinación y vigor como el crecimiento de las plantas obtenidas de las semillas irradiadas. La irradiación con UV-B en 5.4 kJ m⁻² aumentó la germinación y la cantidad de plántulas normales obtenidas. values of stomatal density in the bundle and at the back to grow in an environment conducive to growth, while germinating in a medium with different levels of salinity irradiated seedlings presented a clear adaptive response decreasing the stomatal density, a response that was not observed in the control. It is probable that the tomato plants obtained from the seeds irradiated with UV show responses with some background of adaptation to an environment where a greater amount of radiant energy is detected, which would imply the necessity of adjustments in the characters of the epidermis.

In the variables of fresh weight (Figure 3e) and dry weight (Figure 3-F) no difference was found in any of the treatments with the control. Again these results seem to indicate a specific response for tomato plants, since Kacharava *et al.* (2009) observed increases in the fresh weight of some varieties of *Phaseolus vulgaris* with applications of 60 and 90 min of UV-B; as well as an increase in the weight of white beet with 60 min of UV-B applied to the seed. In the lettuce irradiation of the seeds with a low intensity laser caused increase in the radical biomass but did not change the weight of the leaves and the stem (Benavides-Mendoza *et al.*, 2003).

The SPAD units (Figure 3g) decreased with UV-B treatments 5.8 and 10.5 kJ m⁻². The response can be explained by the fact that SPAD units indirectly measure chlorophyll concentration in foliar sheets (Rodríguez-Mendoza *et al.*, 1998) and that this pigment responds inversely to the amount of radiant energy detected in the environment (Vu *et al.*, 1984; Strid*et al.*, 1990). The results obtained clearly indicate that such signaling occurs from the seed. In contrast to UV-B in the case of UV-C irradiation there were no differences with the control, but Figure 3g shows a positive trend in data different from that exhibited by UV-B.

Conclussion

The irradiation of tomato seeds with UV-B and UV-C modified both the germination and vigor responses as well as the growth of the plants obtained from the irradiated seeds. Irradiation with UV-B at 5.4 kJ m⁻² increased germination and the amount of normal seedlings obtained. In contrast, irradiation of tomato seeds with UV-C had no positive effect on germination and vigor.

En cambio, la irradiación de las semillas de tomate con UV-C no presentó ningún efecto positivo en la germinación y el vigor.

Los efectos de la irradiación de las semillas con UV-B y UV-C se extendieron a las etapas posteriores de crecimiento de las plantas. La irradiación con UV-B con 10.8 disminuyó las lecturas de unidades SPAD en las hojas y disminuyó la densidad estomatica en el envés. La densidad estomática del haz fue aumentada en todas las plantas de semillas irradiadas con UV-B, independientemente de la dosis. Por su parte las plantas obtenidas de semillas irradiadas con UV-C mostraron aumento en la densidad estomática en el haz y disminución en la del envés.

Agradecimientos

El autor C. Diaz-Leyva agradece al CONACYT el apoyo económico para realizar estudios de posgrado.

Literatura citada

- Benavides, M. A.; Garnica, S. J.; Michtchenko, A.; Hernández, A. C.; Ramírez, R. H.; Hernández, D. J. y Robledo, T. V. 2003. Respuesta al estrés y crecimiento de plántulas cuyas semillas fueron irradiadas con láser de baja intensidad. Agrofaz. 3(1):269-272.
- Bornman, J. F.; Barnes, P. W.; Robinson, S. A.; Ballare, C. L.; Flint, S. D. and Caldwell, M. M. 2015. Solar ultraviolet radiation and ozone depletion-driven climate change: effects on terrestrial ecosystems. Photochem. Photobiol. Sci. 14(1): 88-107.
- Brown, J. E.; Lu, T. Y.; Stevens, C.; Khan, V. A.; Lu, J.; Wilson, C. L. and Droby, S. 2001. The effect of low dose ultraviolet light-C seed treatment on induced resistance in cabbage to black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*). Crop Prot. 20(10):873-883.
- Carrasco, R. L. 2009. Efecto de la radiación ultravioleta-B en plantas. Idesia. 27(3):59-76.
- Danon, A. and Gallois, P. 1998. UV-C radiation induces apoptotic-like changes in Arabidopsis thaliana. FEBS Lett. 437(1-2):131-136.
- Delibaltova, V. and Ivanova, R. 2006. Impact of the pre-sowing irradiation of seeds by helium-neon laser on the dynamics of development of some cotton varieties. J. Environ. Protec. Ecol. 7(4):909-917.
- Foroughbakhch, P. R.; Bacópulos, M. E. y Benavides, M. A. 2015. Efecto de la irradiación con UV-C en la germinación y vigor de tres especies vegetales. Eco. Rec. Agrop. 2(5):129-137.
- González, A. G. A.; Zavaleta, G. R. and Tiznado, H. M. E. 2007. Improving postharvest quality of mango 'Haden' by UV-C treatment. Postharv. Biol. Tech. 45(1):108-116.

The effects of irradiation of seeds with UV-B and UV-C were extended to the later stages of plant growth. UV-B irradiation with 10.8 decreased the readings of SPAD units in the leaves and decreased stomatal density in the underside. The stomatal beam density was increased in all seed plants irradiated with UV-B, regardless of the dose. On the other hand, plants obtained from seeds irradiated with UV-C showed an increase in the stomatal density in the beam and a decrease in the density of the underside.

End of the English version



- Gruber, H.; Ulm, R. and Heijde, M. 2009. Regulation of UV-B-induced photomorphogenesis in *Arabidopsis*. Comp. Biochem. Phys. A. 153(2):S200.
- Heijde, M. and Ulm, R. 2012. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants. Trends Plant Sci. 17(4):230-237.
- Hidema, J. and Kumagai, T. 2006. Sensitivity of rice to ultraviolet-B radiation. Ann. Bot. 97(6):933-942.
- Kacharava, N.; Chanishvili, Sh.; Badridze, G.; Chkhubianishvili, E. and Janukashvili, N. 2009. Effect of seed irradiation on the content of antioxidants in leaves of Kidney bean, Cabbage and Beet cultivars. Aust. J. Crop Sci. 3(3):137-145.
- Kami, C.; Lorrain, S.; Hornitschek, P. and Fankhauser, C. 2010. Lightregulated plant growth and development. Curr. Top. Dev Biol. 91:29-66.
- Kossuth, S. V. and Biggs R. H. 1981. Ultraviolet-B radiation effects on early seedling growth of Pinacea species. Can. J. For. Res. 11(2):244-249.
- Long, R. L.; Gorecki, M. J.; Renton, M.; Scott, J. K.; Colville, L.; Goggin, D. E.; Commander, L.E.; Westcott, D. A.; Cherry, H. and Finch, S. W. E. 2015. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. Biol. Rev. 90(1):31-59.
- Luckey, T. D. 1980. Hormesis with ionizing radiation. Boca Raton, FL: CRC Press. 1-122 pp.
- Magliano, T. A. and J. J. Casal. 2004. Pre-germination seed-phytochrome signals control stem extension in dark-grown Arabidopsis seedlings. Photochem. Photobiol. Sci. 3(6):612-616.
- Moïse, J. A.; Han, S.; Gudynaitę, S. L.; Johnson, D. A. and Miki, B. L. 2005. Seed coats: structure, development, composition, and biotechnology. In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 41(5):620-644.
- Musil, C. F.; Newton, R. J. and Farrant, J. M. 1998. Ultraviolet irradiation effects on serotinous shape Leucadendron laureolum seeds: altered seed physiology and ultrastructure, and seedling performance. Plant Ecol. 139(1):25-34.
- Nawkar, G. M.; Maibam, P.; Park, J. H.; Sahi, V. P.; Lee, S. Y. and Kang, C. H. 2013. UV-induced cell death in plants. Int. J. Mol. Sci. 14(1):1608-1628.
- Promyou, S. and Supapvanich, S. 2012. Effect of the ultraviolet-C (UV-C) illimination on postharvest quality and bioactive compounds in yellow bell pepper fruit (*Capsicum annum* L.) during storage. Afr. J. Agric. Res. 7(28):4084-4096.

118 Rev. Mex. Cienc. Agríc. Vol. 8 Núm. 1 01 de enero - 14 de febrero, 2017

- Rastogi, R. P.; Richa; Kumar, A.; Tyagi, M.B. and Sinha, R. P. 2010. Molecular mechanisms of ultraviolet radiation-induced DNA damage and repair. J. Nucl. Acids. 2010(592980):1-32.
- Rodríguez, M. M. N.; Alcántar, G. G.; Aguilar, S. A.; Etchevers, B. J. D. and Santizó, R. J. A. 1998. Estimación de la concentración de nitrógeno y clorofila en tomate mediante un medidor portátil de clorofila. Terra. 16(2):135-141.
- Ruiz, L. G. A.; Qüesta, A. G. y Rodríguez, S. D. C. 2010. Efecto de luz UV-C sobre las propiedades antioxidantes y calidad sensorial de repollo mínimamente procesado. Rev. Iber. Tecnol. Poscosecha. 11(1):101-108.
- Sosa, F. V. P.; Ramírez, G. F.; Benavides, M. A. and H. Ramírez. 2014. Study of morphological and histological changes in melon plants grown from seeds irradiated with UV-B. J. Appl. Hort. 16(3):199-204.

- Steiner, A. A. 1961. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. Plant Soil. 15(2):134-154.
- Strid, Å.; Chow, W.S. and Anderson, J. M. 1990. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthesis in *Pisum sativum*. BBA-Bioenergetics. 1020(3):260-268.
- Troy, T. L. and Thennadil, S. N. 2001. Optical properties of human skin in the near infrared wavelength range of 1 000 to 2 200 nm. J. Biomed. Opt. 6(2):167-176.
- Vu, C. V.; Allen, L. H. and Garrard, L. A. 1984. Effects of enhanced UV-B radiation(280–320nm)onribulose-1,5-bisphosphatecarboxylase in pea and soybean. Environ. Exp. Bot. 24(2):131-143.
- Wargent, J. J.; Gegas, V. C.; Jenkins, G. I.; Doonan, J. H. and Paul, N. D. 2009. UVR8 in Arabidopsis thaliana regulates multiple aspects of cellular differentiation during leaf development in response to ultraviolet B radiation. New Phytol. 183(2):315-326.