



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Fisiología de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a baja radiación en fase de maduración

Aura Mercedes Cepeda Quevedo

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agrícolas
Palmira, Colombia
2023

Fisiología de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a baja radiación en fase de maduración

Aura Mercedes Cepeda Quevedo

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Agrarias con énfasis en Fisiología de Cultivos

Director:

M.Sc. Yeison Mauricio Quevedo Amaya

Codirectora:

Ph. D. María Sara Mejía de Tafur

Línea de Investigación:

Fisiología de Cultivos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agrícolas

Palmira, Colombia

2023

*A Dios, por la vida y por todas las
bendiciones que me brinda día a día.
A mis padres y a cada uno de mis seres
queridos, quienes, con su amor y palabras,
me impulsaron a seguir adelante.*

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.



Nombre: Aura Mercedes Cepeda Quevedo

Fecha Agosto del 2023

Agradecimientos

Al Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia – Cenicaña, por la financiación del proyecto de investigación, así como por brindarme el tiempo necesario para cursar mi maestría.

Al Ingeniero Mauricio Quevedo, mi director y jefe, por su tiempo, aportes y comentarios en la redacción de la tesis y análisis de datos. Su guía y conocimientos fueron valiosos en el desarrollo de este trabajo.

A la profesora María Sara Mejía de Tafur, por el apoyo logístico, así como por su orientación y consejos en el desarrollo de esta investigación.

A Sergio Rivas miembro del personal de apoyo operativo de Cenicaña, por su colaboración, compromiso y dedicación en la recolección de datos.

A la superintendencia de Cenicaña por su ayuda en el montaje experimental. Su apoyo fue fundamental para establecer las condiciones adecuadas y garantizar el correcto desarrollo del experimento.

Al Ingeniero Jhon Felipe Sandoval y al equipo del área de maduración por el apoyo en la recolección de muestras de campo.

Al equipo de trabajo del laboratorio de caña de Cenicaña por el procesamiento de muestras y determinación de parámetros de calidad y rendimiento del jugo.

A todas aquellas personas que colaboraron de alguna manera e hicieron posible el desarrollo de este proyecto de investigación.

A la Universidad Nacional de Colombia por brindarme la oportunidad de formarme y desarrollarme como profesional.

Resumen

Fisiología de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a baja radiación en fase de maduración.

La radiación solar (RS) es vital para la fotosíntesis, pero su variabilidad puede afectar el rendimiento del cultivo y desencadenar respuestas fisiológicas y adaptativas para mantener el equilibrio metabólico. El objetivo del estudio fue determinar la respuesta fisiológica a la baja RS en dos variedades de caña de azúcar en la etapa de maduración en Colombia. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%) usando mallas de color negro. Se identificaron estrategias de adaptación, se determinó la eficiencia fotoquímica, fotosintética, el efecto en la partición de fotoasimilados y acumulación de sacarosa. Como estrategia de adaptación, la variedad CC 01-678 incrementó el SPAD para tolerar la sombra. Mientras que, la variedad CC 05-430 incrementó su crecimiento apical para evitar la sombra, favoreciendo la captación y uso de la RS en ambientes limitantes. Aunque se observaron diferencias entre variedades e interacciones en ciertos parámetros, estas diferencias no fueron consistentes en las siete semanas de evaluación. Sin embargo, la RS resultó ser el factor principal en las respuestas fisiológicas, los tres niveles de baja RS (67, 80 y 95%) mostraron similitudes notables entre sí, pero difirieron significativamente del testigo (0%). La baja RS afectó negativamente la oxidación de QA⁻ y generó un bloqueo que incrementó la emisión de fluorescencia, disminuyó la tasa de transporte de electrones, y el rendimiento operacional del PSII. Dichas alteraciones disminuyeron la velocidad de producción de ATP y NADPH, reduciéndose la fotosíntesis, el punto de compensación de luz, la respiración y la actividad de RuBisCO. La ralentización de las reacciones del ciclo de Calvin-Benson, disminuyeron la eficiencia fotosintética y la calidad del jugo de la caña de azúcar, resultando en la pérdida de entre 1 y 2 unidades porcentuales de sacarosa durante las siete semanas de RS limitada.

Palabras clave: Sombra, fotosíntesis C₄, fluorescencia de la clorofila, transitorio OJIP, transporte de electrones, rendimiento cuántico, sacarosa.

Abstract

Physiology of sugarcane (*Saccharum spp.*) in response to low radiation during the ripening stage

Solar radiation (SR) is essential for photosynthesis, but its variability can impact crop yield and trigger physiological and adaptive responses to maintain metabolic balance. The aim of the study was to determine the physiological response to low SR in two sugarcane varieties during the ripening stage in Colombia. Four conditions were evaluated: open field (0%) and three levels of SR reduction (67, 80, and 95%) using black shading nets. Adaptation strategies were identified, and photochemical and photosynthetic efficiency, as well as the effect on photoassimilate partitioning and sucrose accumulation, were determined. As an adaptation strategy, variety CC 01-678 increased SPAD to tolerate shade, while CC 05-430 variety increased apical growth to avoid shade, promoting the capture and utilization of SR in limiting environments. Although differences were observed between varieties and interactions in certain parameters, these differences were not consistent over the seven weeks of evaluation. However, SR was the primary factor in physiological responses, as the three low SR levels (67, 80, and 95%) showed notable similarities among themselves but significantly differed from the control (0%). Low SR negatively affected QA⁻ oxidation, leading to a blockage that increased fluorescence emission, reduced the electron transport rate, and reduced the operational efficiency of PSII. These alterations decreased ATP and NADPH production rates, resulting in decreased photosynthesis, light compensation point, respiration, and RuBisCO activity. Slowing down the Calvin-Benson cycle reactions decreased photosynthetic efficiency and the quality of sugarcane juice, resulting in a loss of between 1 and 2 percentage units of sucrose during the seven weeks of limited SR.

Keywords: Shade, C₄ photosynthesis, chlorophyll fluorescence, OJIP transients, electron transport, quantum yield

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Lista de figuras	XIV
Lista de tablas	XVI
Lista de Símbolos y abreviaturas	XVIII
Introducción	1
Objetivos	5
Objetivo general.....	5
Objetivos específicos	5
Marco teórico	7
Efecto de la radiación solar en la fisiología de las plantas	7
Fisiología de la Caña de azúcar.....	9
Maduración y sacarosa en la caña de azúcar	14
Respuestas fisiológicas de la caña de azúcar a la baja radiación	15
Crecimiento	15
Ajuste de la maquinaria fotosintética	17
Productividad y rendimiento	17
Referencias bibliográficas	18
1. Capítulo I: Eficiencia fotoquímica de la caña de azúcar (<i>Saccharum spp.</i>) en respuesta a la baja radiación	27
Resumen	27
1.1 Introducción.....	28
1.2 Metodología	31
1.2.1 Zona de estudio	31
1.2.2 Material vegetal y establecimiento del cultivo	31
1.2.3 Diseño experimental, tratamientos y muestreo	32
1.2.4 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa	32
1.2.5 Fluorescencia de la clorofila.....	33
1.2.6 Análisis transitorio rápido de la fluorescencia de clorofila (OJIP)	33
1.2.7 Análisis estadístico	35
1.3 Resultados	36
1.3.1 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa	37
1.3.2 Fluorescencia de la clorofila.....	38

1.3.3	Análisis transitorio rápido de la fluorescencia de clorofila (OJIP)	39
1.4	Discusión	46
1.5	Conclusión	51
1.6	Referencias Bibliográficas.....	52
2.	Capítulo II: Fotosíntesis de la caña de azúcar (<i>Saccharum spp.</i>) en respuesta a la baja radiación.....	57
	Resumen.....	57
2.1	Introducción	58
2.2	Metodología.....	61
2.2.1	Zona de estudio.....	61
2.2.2	Material vegetal y establecimiento del cultivo	61
2.2.3	Diseño experimental, tratamientos y muestreo	62
2.2.4	Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa.....	62
2.2.5	Curva de la fotosíntesis en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (A/PAR)	63
2.2.6	Curva de la fotosíntesis en respuesta al carbono intercelular (A/Ci)	63
2.2.7	Fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y respiración oscura ...	64
2.2.8	Análisis estadístico	65
2.3	Resultados.....	65
2.3.1	Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa.....	66
2.3.2	Curva de la fotosíntesis en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (A/PAR)	67
2.3.3	Curva de la fotosíntesis en respuesta al carbono intercelular (A/Ci)	70
2.3.4	Fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y respiración oscura ...	74
2.4	Discusión	75
2.5	Conclusiones	81
2.6	Referencias Bibliográficas.....	83
3.	Capítulo III: Adaptación fisiológica y rendimiento de la caña de azúcar (<i>Saccharum spp.</i>) en respuesta a la baja radiación.....	89
	Resumen.....	89
3.1	Introducción	90
3.2	Metodología.....	93
3.2.1	Zona de estudio.....	93
3.2.2	Material vegetal y establecimiento del cultivo	93
3.2.3	Diseño experimental, tratamientos y muestreo	94
3.2.4	Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa.....	94
3.2.5	Contenido relativo de clorofila	94
3.2.6	Crecimiento apical.....	95
3.2.7	Parámetros de crecimiento.....	95
3.2.8	Parámetros de biomasa	95
3.2.9	Parámetros de calidad y rendimiento de jugo.....	96
3.2.10	Análisis estadístico	97
3.3	Resultados.....	97
3.3.1	Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa.....	97
3.3.2	Contenido relativo de clorofila	98
3.3.3	Crecimiento apical.....	100
3.3.4	Parámetros de crecimiento.....	101
3.3.5	Parámetros de biomasa	104

3.3.6	Parámetros de calidad y rendimiento de jugo	105
3.4	Discusión	107
3.5	Conclusiones.....	109
3.6	Referencias Bibliográficas	110
4.	Discusión general	115
4.1	Referencias Bibliográficas	121
5.	Conclusiones y recomendaciones.....	125
5.1	Conclusión general.....	125
5.2	Modelo Conceptual	126
A.	Anexo: Tablas suplementarias Capítulo I.....	129
B.	Anexo: Tablas suplementarias Capítulo II.....	133
C.	Anexo: Tablas suplementarias Capítulo III.....	137

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1: Estados fenológicos de la caña de azúcar.	10
Figura 2: Reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis en la membrana de los tilacoides.	12
Figura 3: Mecanismo de concentración de CO ₂ en especies C4.	13
Figura 1- 1: Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) a la baja radiación.	37
Figura 1- 2: Variables de fluorescencia en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	38
Figura 1- 3: Variables de fluorescencia en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	39
Figura 1- 4: Curva OJIP (<i>origin, inflection, intermediary peak, and peak</i>) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	40
Figura 1- 5: Análisis transitorio OJIP (<i>origin, inflection, intermediary peak, and peak</i>) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	41
Figura 1- 6: Parámetros OJIP (<i>origin, inflection, intermediary peak, and peak</i>) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	42
Figura 1- 7: Flujos de energía y eficiencias cuánticas en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	43
Figura 1- 8: Eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón después de QA ⁻ (Ψ_0) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	44
Figura 1- 9: Probabilidad de un fotón absorbido mueva un electrón después de QA ⁻ (ϕ_{E_0}) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	45
Figura 1-10 Índices vitales en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.	46
Figura 2- 1: Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) a la baja radiación.	66
Figura 2- 2: Curvas de luz en respuesta a la baja radiación.	69
Figura 2- 3: Curvas A/Ci en respuesta a la baja radiación.	72
Figura 2- 4: Variables bioquímicas en respuesta a la baja radiación.	73
Figura 2- 5: Variables de intercambio de gases en respuesta a la baja radiación.	75

Figura 3- 1: Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) a la baja radiación.....	98
Figura 3- 2: Índice SPAD en dos variedades de caña de azúcar en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración	99
Figura 3- 3: Crecimiento apical en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	101
Figura 3- 4: Parametrós de crecimiento en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	102
Figura 3- 5: Parametrós de crecimiento en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	103
Figura 3- 6: Biomasa en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	104
Figura 3- 7: Parametros de calidad del jugo en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	105
Figura 3- 8: Dinámica del porcentaje de sacarosa en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	106
Figura 5- 1: Modelo conceptual de efectos y respuestas fisiológicas de la caña de azúcar en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración	127
Figura C - 1: Sacarosa porciento caña en respuesta a la baja radiación en dos variedades de caña de azúcar durante la fase de maduración.	143

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1- 1. Ecuaciones para el cálculo de parámetros en el análisis transitorio de la clorofila – OJIP.....	35
Tabla 2- 1: parámetros de la <i>curva de luz</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	68
Tabla 2- 2: Variables de la <i>curva A/Ci</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	70
Tabla A- 1: Análisis de varianza para variables de <i>fluorescencia de la clorofila</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	129
Tabla A- 2: Análisis de varianza para variables de la <i>curva OJIP</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	130
Tabla A- 3: Análisis de variables de la <i>curva OJIP</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	132
Tabla B- 1: Análisis de varianza de variables de la <i>curva de luz</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	133
Tabla B- 2: Análisis de varianza de variables de la <i>curva A/Ci</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	134
Tabla B- 3: Análisis de varianza de variables de <i>intercambio de gases</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	135
Tabla B- 4: Análisis de medias para las variables de <i>intercambio de gases</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	136
Tabla C- 1: Análisis de varianza del <i>contenido relativo de clorofila (SPAD)</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	137
Tabla C- 2: Análisis de medias del <i>SPAD</i> en las variedades CC 01-678 y CC 05-430 en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	138
Tabla C- 3: Análisis de varianza de <i>crecimiento apical</i> en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.....	139
Tabla C- 4: Análisis de medias del <i>crecimiento apical</i> en las variedades CC 01-678 y CC 05-430 en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	140

Tabla C- 5: Análisis de varianza de parámetros de crecimiento en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	141
Tabla C- 6: Análisis de varianza de la biomasa del cultivo en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	141
Tabla C- 7: Análisis de varianza de parámetros de calidad y rendimiento del jugo en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.	142

Lista de Símbolos y abreviaturas

<i>Abreviatura</i>	<i>Término</i>	<i>Unidades</i>
<i>Intercambio de gases</i>		
<i>A</i>	Tasa fotosintética	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>g_s</i>	Conductancia estomática	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>E</i>	Transpiración	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>R_d</i>	Tasa respiratoria	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>PCL</i>	Punto de compensación de luz	$\mu\text{mol}(\text{fot}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>Am_{PAR}</i>	Tasa fotosintética máxima (con PAR saturante)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>ε_{PAR}</i>	Eficiencia cuántica	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)/\mu\text{mol}(\text{fot})$
<i>Rd_{PAR}</i>	Tasa respiratoria en curva de luz	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>Am_{CO2}</i>	Tasa fotosintética máxima (con CO2 saturante)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>PCC</i>	Punto de compensación de carbono	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>ε_{CO2}</i>	Eficiencia de carboxilación	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>Rd_{CO2}</i>	Tasa respiratoria en curva de carbono	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>VC_{max}</i>	Tasa máxima de carboxilación de la RubisCO	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>Vp_{max}</i>	Tasa máxima de carboxilación de la PEPC	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>J_{max}</i>	Tasa máxima de flujo de electrones	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Abreviatura	Término	Unidades
Cinética de la fluorescencia OJIP		
ABS/RC	Absorción de fotones por centro de reacción	-
Dio/RC	Flujo de fotones absorbidos y disipados (fluorescencia + calor) por centro de reacción	-
Et _o /RC	Flujo de transporte de electrones de QA a QB por centro de reacción	-
Tr _o /RC	Tasa de captura de excitones por centro de reacción	-
φ _{Po}	Rendimiento máximo de la fotoquímica primaria	-
φ _{Do}	Producto cuántico máximo de disminución de excitación fotoquímica	-
Ψ _o	Eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón más allá de QA ⁻ en la cadena de transporte de electrones	-
φ _{Eo}	Probabilidad de un fotón absorbido mueva un electrón después de QA ⁻	-
F _o 50 μs	Fluorescencia inicial emitida mientras los centros de reacción están abiertos	-
FJ 2ms	Reducción parcial de QA	-
FI 30 ms	Reducción de QA y QB	-
FP 300 ms	Fluorescencia máxima emitida	-
Fv	Fluorescencia máxima variable	-
Vj	Fluorescencia relativa en el paso J	-
Vt	Fluorescencia relativa en el tiempo	-
Mo	Tasa neta de centros de reacción cerrados	-
DF	Fuerza impulsora en el PSII con respecto a la absorción de luz	-
PI	Índice de funcionamiento de centros de reacción activos	-
Q _A	Quinona A primer aceptor de e ⁻	-
Q _B	Quinona B segundo aceptor de e ⁻	-

XX Fisiología de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a la baja radiación en la fase de maduración.

Abreviatura	Término	Unidades
Parámetros De crecimiento		
Alt	Altura	cm
Alt PQ	Altura a punto de quiebre	cm
Crec AP	Crecimiento apical	cm
Diam	Diámetro	mm
Entre	Numero de Entrenudos	unidad
H Seca	Hojas Secas	unidad
H Verde	Hojas Verdes	unidad
Pobl	Población	unidad
IAF	Índice de área foliar	cm
Biomasa del cultivo		
Bio Total	Biomasa Total	g
PF Total	Peso fresco total	g
TCH	Toneladas de caña por hectárea	Tonelada
Ms Total	Materia seca total	%
Parámetros de calidad y rendimiento del jugo		
F	Fibra	%
H	Humedad	%
MS	Materia seca	%
P	Pureza	%
S	Sacarosa	%
Contenido relativo de Clorofila		
SPAD	SPAD de la primera hoja completamente expandida	SPAD
Fluorescencia de la clorofila		
ETR	Tasa de transporte de electrones	-
Fo	Fluorescencia mínima	-
Fv/Fm	Rendimiento cuántico máximo del PSII	-
NPQ	Disipación no fotoquímica de la energía	-
Φ PSII	Rendimiento fotoquímico operacional del PSII	-

Introducción

La caña de azúcar (*Saccharum spp*) es originaria de las islas del Archipiélago Malayo, Nueva Guinea y Polinesia (Parthasarathy, 1948). Como cultivo agroindustrial además de azúcar genera energía, etanol, mieles, melazas, bagazo entre otros derivados (FAO, 2020). La caña de azúcar forma parte del conjunto de cultivos primarios de importancia a nivel mundial, aportando alrededor del 20% de la producción agrícola global, equivalentes a 1,900 millones de toneladas. La mayor parte de esta producción, el 54%, proviene del continente americano, liderado por Brasil, México, Estados Unidos, Guatemala y Colombia (FAO, 2022).

En Colombia el sector de la caña de azúcar genera un aporte a la economía nacional y regional al representar el 2,8% del PIB agrícola del país, fomentando cerca de 286,000 empleos distribuidos en los departamentos de Valle del Cauca, Cauca, Risaralda, Caldas, Quindío y Meta (Asocaña, 2022). Sin embargo, el rendimiento del cultivo depende de la acumulación de biomasa y sacarosa en los tallos, condicionados por la genética de las variedades, el equilibrio de las reacciones en la etapa de maduración y la interacción con factores ambientales como la radiación solar (RS), el agua, CO₂ y nutrientes (Marchiori et al., 2014).

La variabilidad climática ha ocasionado un aumento en la frecuencia de eventos meteorológicos extremos, originando diferentes tipos de estrés abiótico, que afectan fisiológicamente el crecimiento y rendimiento del cultivo (Flack-Prain et al., 2021; Shrivastava et al., 2017). Según los datos del clima en el valle de río Cauca, se ha observado que la disponibilidad de RS está influenciada por varios factores, incluyendo la ubicación geográfica, la presencia de una bimodalidad climática y la ocurrencia de eventos climáticos como "El Niño" o "La Niña", lo cuales son determinantes en el comportamiento de la RS en dicha región (Cenicaña, 2021).

En el 2021, las condiciones climáticas en el valle del río Cauca estuvieron marcadas por un evento meteorológico conocido como “la niña”, el cual ocasiono el incremento de precipitaciones por encima de lo normal, reducciones en la temperatura del aire y de la RS (Cenicaña, 2021). Es factible que estas variaciones climáticas hayan tenido un impacto directo en la productividad de la caña de azúcar, manifestándose en una marcada fluctuación y una disminución del 3% en el rendimiento comercial en comparación con el año 2020, generando incertidumbre y preocupación en la comunidad del sector cañicultor (Cenicaña, 2021).

La RS es determinante en la productividad del cultivo. La RS está compuesta por una onda electromagnética transversal integrada por muchos fotones energizados a diferentes frecuencias y actúa como suministro de energía desencadenando respuestas fisiológicas necesarias en las reacciones metabólicas (Neo et al., 2022). Aunque el espectro de la RS emitida es bastante amplio las plantas solo pueden absorber la radiación fotosintéticamente activa en el rango de los 400 a 700 nm, para ello cuentan con una serie de complejos antenas que transfieren la energía hacia el centro de reacción donde a partir de agua y CO₂ se completa el proceso fotosintético obteniendo glucosa y liberando oxígeno (Taiz & Zeiger, 2015). La glucosa finalmente es utilizada para generar intermediarios metabólicos y sintetizar diferentes compuestos como ácidos nucleicos, proteínas, lípidos, metabolitos primarios, pigmentos, enzimas y hormonas (Azcón-Bieto & Talón, 2003).

La disponibilidad de RS para la planta depende de la ubicación geográfica, altitud, clima, hora del día y la época del año, estos factores alteran el ángulo de inclinación de los rayos del sol generando alta fluctuación y afectando la calidad del recurso (Tanaka et al., 2019). Fisiológicamente la RS estimula la absorción de CO₂ a través de los estomas y proporciona energía para la fijación de CO₂ (Ballaré, 2014), por lo cual fluctuaciones en la RS alteran la velocidad de apertura y cierre estomático, desequilibran el flujo de electrones en la cadena de transporte, reducen los procesos fotoprotectores y la inducción fotosintética tiene una cinética más lenta (Shi et al., 2022; Xia et al., 2022). Mientras que, morfológicamente la baja RS puede ocasionar elongación de tallos, entrenudos y peciolo, elevación de las hojas, ramificación reducida y aceleración de la floración (Fiorucci Fankhauser, 2017).

La baja RS en caña de azúcar durante la fase de macollamiento ha ocasionado reducción de la fotosíntesis, conductancia estomática, respiración, tasa de transporte de electrones, actividad de la ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RubisCO) y la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC), además, se ha encontrado menor contenido de materia seca, grosor en la epidermis de la hoja y alteraciones en la disposición de los cloroplastos (Sales et al., 2018).

Para nuestro conocimiento, no hay evidencia científica que cuantifique la respuesta fisiológica de la caña de azúcar durante la fase maduración a la baja RS en variedades Cenicaña - Colombia para la zona seca semiseca de la región del valle del río Cauca. Por ende, es necesario determinar el grado de influencia de la RS sobre la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (PSII), la eficiencia fotosintética, la partición de fotoasimilados y el impacto sobre la dinámica, acumulación y rendimiento de sacarosa en dos variedades contrastantes en su maduración natural y acumulación de sacarosa.

A partir del estudio se busca comprender las respuestas de la caña de azúcar a los cambios en la intensidad de la RS y generar información relevante para desarrollar técnicas agronómicas (bioestimulación hormonal, mineral, química u orgánica) o de mejoramiento que incrementen la eficiencia fotosintética en campo, ayuden a la selección de genotipos con alto potencial genético, uso eficiente de la RS y alta productividad. Este tipo de tecnología será clave en la optimización de los procesos en campo, favoreciendo la producción de sacarosa y la sostenibilidad del cultivo.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la respuesta fisiológica a la baja radiación solar en las variedades de caña de azúcar CC 01-678 y CC 05-430 durante la etapa de maduración, en zona semiseca del valle del río Cauca.

Objetivos específicos

- Cuantificar el efecto de la baja radiación sobre la eficiencia fotoquímica en dos variedades, en zona semiseca del valle del río Cauca.
- Estimar el efecto de la baja radiación sobre la eficiencia fotosintética en dos variedades, en zona semiseca del valle del río Cauca.
- Identificar estrategias de adaptación a la baja radiación en dos variedades, en zona semiseca del valle del río Cauca.
- Determinar el efecto de la baja radiación sobre la partición de fotoasimilados y la acumulación de sacarosa en dos variedades, en zona semiseca del valle del río Cauca

Marco teórico

Efecto de la radiación solar en la fisiología de las plantas

La comprensión de cómo las plantas responden a la variabilidad climática representa un gran reto para el sector agrícola (Jonard et al., 2022). Cambio en los patrones de precipitación, fluctuaciones de la temperatura y la radiación solar (RS) promueven eventos climáticos adversos como sequías, inundaciones y olas de calor, que afectan el rendimiento de los cultivos (Schewe et al., 2014).

La RS es un recurso vital para los organismos autótrofos, ya que es la principal fuente de energía para la fotosíntesis (Montero, 2022). La radiación fotosintéticamente activa (RFA) se ubica en una franja de longitud de onda de 400 a 700 nm (Karp, 2017). Las plantas emplean la energía de esta sección del espectro visible en las reacciones fotoquímicas y disipan la otra porción mediante calor y fluorescencia, como un mecanismo de protección (Taiz & Zeiger, 2015).

En la fase I de la fotosíntesis, se produce la captación de energía lumínica y la fotólisis del agua, lo cual resulta en la liberación de oxígeno, protones de hidrogeno y electrones. El oxígeno es utilizado en el proceso respiratorio o es emitido hacia el ambiente. En tanto que, los electrones se desplazan a través de una serie de complejos proteicos, que incluyen el fotosistema II (PSII), el citocromo y el fotosistema I (PSI), para generar NADPH. Por otro lado, los protones de hidrógeno generan un gradiente electroquímico el cual fluye a través de la bomba ATP sintasa para producir ATP (Hitchcock et al., 2022).

Durante la fase II de la fotosíntesis se emplea la energía química obtenida en la fase I para llevar a cabo la fijación y asimilación de CO₂. En especies C₄, las reacciones tienen lugar en las células del mesófilo y en las células del haz vascular donde se produce el ciclo C₄ catalizado por la enzima PEP carboxilasa y el ciclo de Calvin- Benson (C₃) por la enzima

RuBisCO, respectivamente. El producto final de estas reacciones es la glucosa, destinada a los procesos respiratorios o de almacenamiento (Lundgren et al., 2014; von Caemmerer & Furbank, 2016).

Los cambios en la calidad, intensidad y dirección de la RS, puede convertirse en un factor de estrés abiótico. Un suministro inadecuado de RS puede reducir la eficiencia fotosintética, causar fotoinhibición o fotodaño, afectando el desarrollo y la productividad del cultivo (Fiorucci & Fankhauser, 2017).

En especies que no están adaptadas al sombrío, la baja RS puede generar cambios en las características morfológicas de las hojas, reduciendo el área y grosor foliar. A nivel fotosintético, puede incrementarse la concentración de carbono en el espacio intercelular, reducirse la conductancia estomática, la transpiración, la tasa respiratoria y la asimilación de carbono. Adicional, las curvas de luz han evidenciado puntos de compensación de luz y de saturación bajos (Givnish, 1988; Slattery et al., 2018; Valladares & Niinemets, 2008; Ward & Woolhouse, 1986). En relación con la fluorescencia, se han observado reducciones en el rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m), en el rendimiento fotoquímico operacional del PSII (Φ_{PSII}), la tasa de transporte de electrones (ETR) y en la disipación no fotoquímica de la energía (NPQ) en condiciones de RS limitada, según lo reportado por (Zhou et al., 2022).

La eficiencia fotosintética puede afectarse por la disponibilidad de CO₂, la regeneración de la ribulosa-1,5-bisfosfato (RuBP), la actividad de RuBisCO y la velocidad de apertura estomática. Adicionalmente, en especies C₄, la sincronía en los ciclos C₄ y C₃, la activación de la enzima piruvato fosfato diquinasa (PPDK) y la fuga de CO₂ actúan como factores limitantes (Arce Cubas et al., 2023; De Souza et al., 2020; Wang et al., 2021; Wimalasekera, 2019).

Las plantas pueden tener cambios en la composición y organización de las proteínas fotosintéticas presentes en los tilacoides (PSII/PSI), así como exhibir mayor o menor proporción de complejos de acuerdo con la disponibilidad de RS (Schramma et al., 2023). El contenido de pigmentos también tiende a cambiar y generarse una variación en la

relación clorofila a/b y en la cantidad de antenas colectoras de radiación (LCHII) respecto al centro de reacción (Ermakova et al., 2021).

De acuerdo con el estudio realizado por Taylor & Long (2017) se ha observado que menor inducción fotosintética durante las transiciones de sombra a sol pueden llegar a ocasionar un 21% de pérdida de productividad en trigo. Además, en el caso del arroz se ha reportado que la baja radiación, desde la formación de la panícula hasta la madurez del grano, tiene un impacto negativo significativo en el rendimiento de los granos (Panigrahy et al., 2020). Un metaanálisis realizado por Laub et al. (2022) examinó las respuestas de rendimiento de diferentes tipos de cultivos ante distintos niveles de reducción de la RS. Los resultados revelaron que todos los cultivos experimentaron pérdidas de rendimiento cuando la reducción de la radiación superaba el 50%. Las frutas y verduras mostraron reducciones de rendimiento entre el 20 y 40%. En cuanto a los cereales C₃, el maíz, los tubérculos y las leguminosas de grano se observaron pérdidas de rendimiento que oscilaban entre 60 y 80%.

Fisiología de la Caña de azúcar

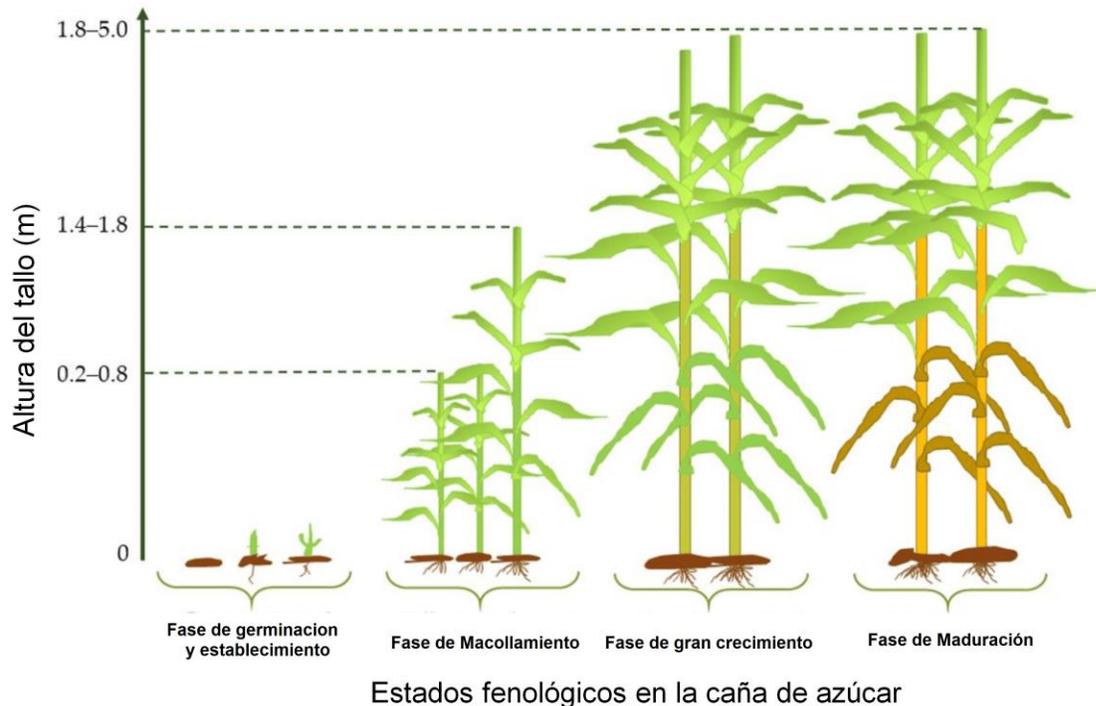
La caña de azúcar contribuye significativamente a la economía de muchos países, especialmente del trópico y subtropical, pues se cultiva para la producción de azúcar y subproductos como etanol, mieles, bagazo, bioenergía entre otros (Moore et al., 2013). A nivel mundial se encuentran sembradas 26.3 millones de hectáreas con una producción de 1900 millones de toneladas, siendo Brasil, India y China los mayores productores con el 65% del mercado global (FAO, 2022).

La caña de azúcar (*Saccharum spp.*) pertenece a la familia Poaceae, es una especie perenne que a nivel comercial se propaga principalmente de forma vegetativa (James, 1980). A partir de segmentos de tallos emergen yemas que generan a su vez tallos primarios y cohortes que conforman la población de una cepa. Cada tallo consta de nudos y entrenudos que varían en cantidad, longitud, diámetro y color dependiendo el genotipo. Las hojas, en forma de lanza con bordes afilados y espinosos, se disponen alternadamente en una vaina que envuelve el tallo. Mientras que, el sistema de raíces se compone de raíces superficiales y profundas que facilitan tanto la absorción de agua como el anclaje

de la planta. El área y la longitud de la raíz varían según el genotipo, la humedad y condiciones del suelo (Bakker, 1999; Dinesh Babu et al., 2022; Moore et al., 2013).

El ciclo de crecimiento de la caña de azúcar abarca un periodo de 12 a 18 meses antes de la cosecha. Sin embargo, estos tiempos suelen variar en función del país, la variedad, las condiciones de cultivo y los parámetros geográficos (Som-ard et al., 2021). Desde el punto de vista de crecimiento y desarrollo, la caña de azúcar avanza a través de cuatro estados fenológicos (Figura 1): i) germinación y establecimiento (0 a 60 días) donde a partir de la yema del tallo emerge la plántula e inicia su desarrollo, ii) macollamiento (60 a 150 días) la plántula produce nuevos brotes y conforma una cepa, iii) gran crecimiento (150 a 240 días) comprende el desarrollo de hojas y la elongación del tallo, finalmente iv) la maduración (240 a 360 días) la caña alcanza su máximo contenido de sacarosa para ser cosechada (Mall et al., 2016).

Figura 1: Estados fenológicos de la caña de azúcar.



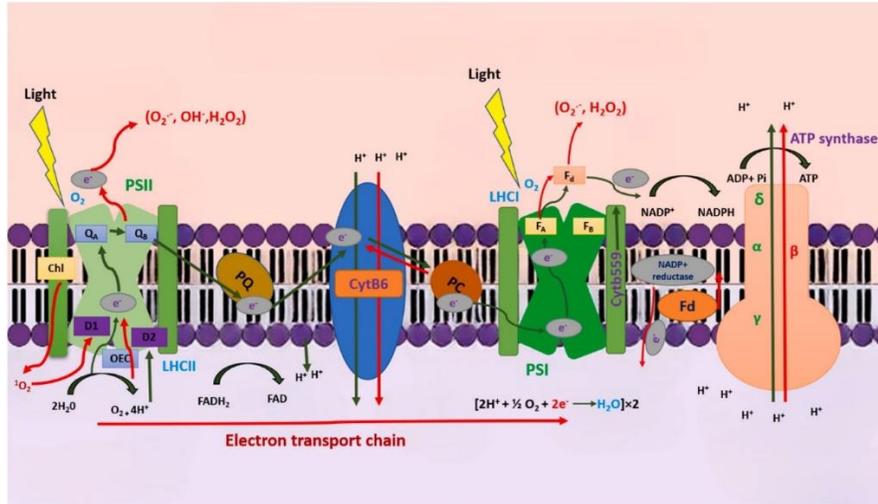
Nota: Adaptado de Remote Sensing Applications in Sugarcane Cultivation: A Review (pag 3), Som-ard et al., (2021)

El clima es un factor determinante en la fenología de un cultivo. Debido a que la caña de azúcar permanece en campo por más de 12 meses, se encuentra expuesta a diversas variaciones en los parámetros climáticos. Estas variaciones climáticas ejercen una influencia directa sobre el desarrollo y crecimiento de la planta, así como en su rendimiento de azúcar, calidad y contenido de jugo (Shrivastava et al., 2017).

La caña de azúcar presenta una notable capacidad de adaptación, exhibiendo un óptimo crecimiento dentro de un rango de temperaturas comprendido entre los 20 y 40°C. Una respuesta favorable a períodos prolongados de RS, entre las 12 y 14 horas diarias, alta humedad relativa, superando el umbral del 70%. Mientras que, las precipitaciones deben estar distribuidas de manera uniforme entre 1100-1500 mm (Zhao & Li, 2015).

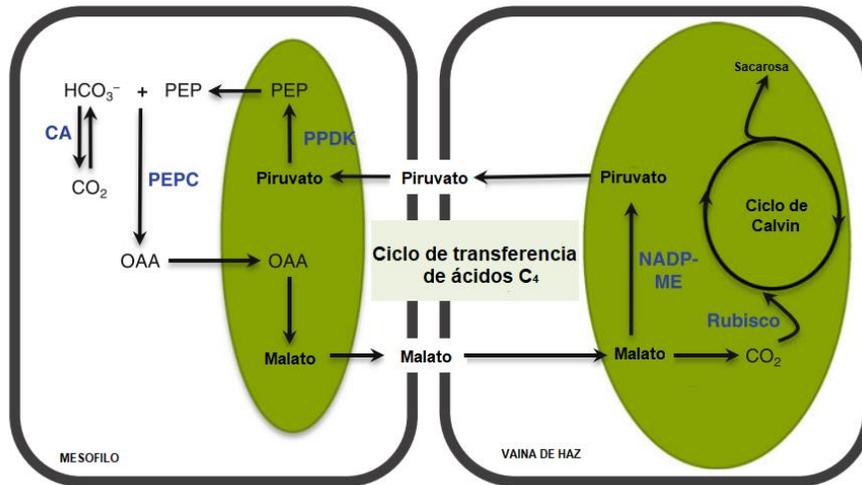
La intensidad de la RS desempeña un papel indispensable en esta especie C₄ que se destaca por su alta capacidad fotosintética (Sales et al., 2021). La RS intensa favorece el rendimiento de la caña de azúcar y sacarosa, sobre todo si es perpendicular al cultivo y si oscila entre 7-9 horas, ya que favorecen la fotosíntesis (Zhao & Li, 2015).

La tasa de fotosíntesis determina la eficiencia fotosintética de una planta, el uso de la RS y el rendimiento del cultivo (Minhas et al., 2017). La fase I de la fotosíntesis involucra múltiples reacciones dependientes de la energía luminosa (Figura 2). Los complejos antena pigmento proteína absorben los fotones de energía y los transfieren hacia el centro de reacción P680 del PSII. Allí, ocurre la fotólisis del agua, liberando oxígeno, protones de hidrógeno y electrones. Los electrones energizados se transportan a través de complejos proteicos hasta el centro de reacción P700 del PSI para generar NADPH. En tanto el ATP se produce mediante un gradiente electroquímico de protones de hidrógeno que fluyen a través de la bomba ATP sintasa (Hitchcock et al., 2022).

Figura 2: Reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis en la membrana de los tilacoides.

Nota: Tomado de Regulation of photosynthesis under salt stress and associated tolerance mechanisms (pag 8), Zahra et al., (2022).

La caña de azúcar es una especie C_4 , que se caracteriza por presentar una anatomía foliar “Kranz” y una bioquímica especializada que permite la compartimentalización de las reacciones de la fase II de la fotosíntesis (Ludwig, 2013). En la fase II de la fotosíntesis (Figura 3), el CO_2 es fijado en el mesófilo mediante la acción de la enzima anhidrasa carbónica (CA), que hidrata el CO_2 para producir bicarbonato (HCO_3^-). La enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) cataliza el HCO_3^- para convertirlo en oxalacetato (OAA) y luego a malato. El malato es descarboxilado en la vaina del haz, liberando CO_2 , piruvato y NADPH a partir de la reducción de NADP+. El piruvato regenera la enzima fosfoenolpiruvato (PEP) en el mesófilo. Mientras que, la enzima Ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa-oxigenasa (RuBisCO) asimila el CO_2 en azúcar en el ciclo de Calvin-Benson (Denton et al., 2013; Ludwig, 2013; Lundgren et al., 2014).

Figura 3: Mecanismo de concentración de CO₂ en especies C₄.

Nota: Adaptado de Evolution of the C₄ photosynthetic pathway: events at the cellular and molecular levels (pag 149), Ludwig, (2013)

El mecanismo de concentración de CO₂ (Figura 3) en especies C₄, optimiza su concentración alrededor de la enzima RuBisCO, mejorando su eficiencia de carboxilación y reduciendo su actividad oxigenasa (Sales et al., 2021). Este mecanismo reduce la fotorrespiración, la conductividad estomática y transpiración. Por estas razones las especies C₄ evidencian alta capacidad fotosintética, mayor eficiencia en el uso del agua, nitrógeno, radiación y en general producen más biomasa comparado con las especies C₃ (Denton et al., 2013; Kromdijk et al., 2010; Ludwig, 2013; Sales et al., 2021)

Una vez metabolizado el CO₂, se transforma en azúcares en los órganos fuente y se transportan hacia los órganos demanda a través del floema. Durante la respiración celular, los azúcares proporcionan la energía necesaria para llevar a cabo la absorción de nutrientes y la producción de intermediarios metabólicos. Estos intermediarios se integran a la estructura celular, contribuyendo a la formación de compuestos como la celulosa, hemicelulosas y lignina. Finalmente, la fracción de energía restante se almacena en la vacuola y/o se convierte en polímeros como el almidón (Wang et al., 2013)

Maduración y sacarosa en la caña de azúcar

La fase de maduración en la caña de azúcar se considera la senescencia fisiológica de la planta, esta ocurre entre la fase de crecimiento y su muerte (Cardozo & Sentelhas, 2013). En la mayoría de las variedades cultivadas en el valle del río Cauca la maduración inicia a partir de los 10 meses de edad evidenciando los siguientes cambios fisiológicos y bioquímicos en la planta: i) reducción de la tasa de crecimiento, ii) conversión del carbono asimilado en las hojas (polisacáridos de reserva, almidón y celulosa) a sacarosa, iii) acumulación de sacarosa desde la parte basal de los tallos hasta la parte apical (Cardozo & Sentelhas, 2013; Komor, 2000).

Durante la etapa de maduración, el proceso de síntesis, transporte, hidrólisis y almacenamiento de la sacarosa experimenta cambios significativos para acumular grandes cantidades de sacarosa en órganos demanda (Komor, 2000). La dinámica entre órganos fuente y demanda es determinante en la producción de fotoasimilados (McCormick et al., 2006). La traslocación de los fotoasimilados desde la fuente hacia la demanda ocurre a través de dos rutas: la vía simplástica para la translocación directa de sacarosa y la vía apoplástica para translocar las hexosas provenientes de la hidrólisis de la sacarosa (Misra et al., 2022; Vasantha et al., 2022).

En la síntesis de sacarosa participan enzimas como la sacarosa fosfato sintasa y sacarosa sintasa (Maloney et al., 2015), mientras que, las hexosas se obtienen de la hidrólisis de la sacarosa mediante la acción de enzimas como la invertasa ácida, la invertasa neutra y la sacarosa sintasa y ser utilizadas por los órganos demanda en el crecimiento y mantenimiento estructural (Misra et al., 2022). Sin embargo, durante la etapa de maduración la síntesis de sacarosa es mayor que la hidrólisis, debido a la necesidad de acumular grandes cantidades de sacarosa en los tallos, la cual determina el grado de madurez y el rendimiento de la caña de azúcar (Vasantha et al., 2022).

No obstante, el rendimiento de sacarosa en la caña de azúcar puede verse afectado por diversos factores que pueden limitar su acumulación. Estos factores incluyen la genética de la planta, desequilibrios en las reacciones bioquímicas, el clima y el manejo del cultivo,

que pueden influir en el equilibrio entre el metabolismo y catabolismo de los fotoasimilados y, en última instancia, afectar la acumulación de sacarosa (Cardozo & Sentelhas, 2013; Sachdeva et al., 2011)

La alta variabilidad climática limita la disponibilidad de recursos como el agua, la RS, la temperatura y los nutrientes, generando un estrés que afecta los procesos metabólicos del cultivo (Sales et al., 2015; Vasantha et al., 2022). Durante la fase de maduración, se requieren condiciones climáticas particulares, que incluyen cielos despejados, ausencia de precipitaciones, así como días cálidos y secos, que favorecen la acumulación de sacarosa (Zhao & Li, 2015).

De acuerdo con el análisis de datos climáticos de la industria azucarera ecuatoriana, se identificó una relación positiva entre alta RS y la producción de azúcar. Por otro lado, en condiciones de baja RS, se observó que la caña de azúcar producía una mayor cantidad de materia extraña (hojas verdes, secas, cogollos) y presentaba tallos con altos contenidos de agua. Esto resultó en un incremento en las toneladas de caña por hectárea, pero con menores contenidos de sacarosa (Castillo & Silva Cifuentes, 2022).

En consecuencia, es importante llevar a cabo investigaciones que aborden el impacto de diversas variables climáticas en la maduración de la caña de azúcar. Mediante la generación de información científica, será posible optimizar prácticas agronómicas en campo y/o priorizar características de selección de genotipos que presenten respuestas favorables ante dichas condiciones.

Respuestas fisiológicas de la caña de azúcar a la baja radiación

Crecimiento

La RS regula la fisiología de la planta a través de la fijación de carbono y actúa como señalizador en procesos relacionados con el crecimiento y desarrollo (Paradiso & Proietti, 2022). Niveles insuficientes o excesivos de radiación pueden generar estrés lumínico (Demarsy et al., 2018). Las plantas han desarrollado dos estrategias contrapuestas, la

tolerancia a la sombra o la evitación de la sombra, como respuestas a la competencia por la RS. Estas estrategias se basan en la percepción de cambios ambientales a través de fotoreceptores y señalización hormonal (Ruberti et al., 2012; Yang et al., 2020).

Los fotoreceptores son proteínas que responden a estímulos de RS y mediante cascadas de señalización activan diferentes respuestas fisiológicas en las plantas (Fankhauser & Chory, 1997; Meisel et al., 2011; Salvatori et al., 2022). Estos fotoreceptores son sensibles a diferentes longitudes de onda de luz. Por ejemplo, los criptocromos y fototropinas son sensibles a la luz azul y ultravioleta, y están implicados en procesos como la fotomorfogénesis, el fototropismo, la apertura estomática y la síntesis de clorofila (Palma et al., 2021). Por otro lado, los fitocromos responden al rojo y rojo lejano, lo que induce la acumulación de antocianinas y regula el desarrollo vegetativo y la arquitectura del dosel (Si et al., 2022). Adicionalmente, los criptocromos también pueden responder a la luz verde, lo que promueve la elongación temprana del tallo (Palma et al., 2021).

La fotomorfogénesis al ser mediada por los criptocromos, genera cambios en la forma y tamaño de la planta (Palma et al., 2021). A baja RS, las hojas son pequeñas y delgadas, puede presentarse rasgos de evitación a la sombra como elongación de hipocótilo, tallo, pecíolos, hiponastia, dominancia apical y cambio en el ángulo foliar (Ruberti et al., 2012; Shi et al., 2022). A nivel celular, la baja RS altera la relación células esponjosas/ células de empalizada, los estomas son más grandes, aunque la densidad y apertura estomática son menores. Dichas modificaciones se consideran como rasgos de tolerancia a la sombra, ya que, permiten a la planta aumentar su capacidad de fotosíntesis en condiciones de baja RS (Givnish, 1988; Zhou et al., 2022).

El fototropismo se considera como respuesta de evitación a la sombra que propicia el crecimiento de la planta en dirección a la luz, adicional activa el movimiento de cloroplastos para optimizar la absorción de RS (Demarsy et al., 2018). Plantas sometidas a baja RS presentan incremento en la altura de la planta y el área foliar (Zhou et al., 2022), los cloroplastos disminuyen su movimiento y se distribuyen a lo largo de las paredes tangenciales para cubrir las zonas con menor exposición a la RS y mejorar su eficiencia (Schramma et al., 2023; Shi et al., 2022).

Ajuste de la maquinaria fotosintética

A nivel estructural la relación tilacoide/grana en las hojas puede verse afectada por la intensidad de la RS, en condiciones de baja RS hay un aumento en la superficie de los tilacoides, lo que se traduce en una mayor relación tilacoide/grana, mientras que, los cloroplastos, tienden a aumentar su tamaño (Givnish, 1988).

Bioquímicamente, el contenido de pigmentos suele aumentar en condición de baja radiación, las hojas acumulan más clorofila total y una proporción alta de clorofila b con respecto a la clorofila a (Ermakova et al., 2021) La proporción de centros de reacción PSII/PSI también presenta una variación, la relación en plantas de sombra puede ser 3:1, mientras que, en plantas de sol la proporción es 2:1 (Ermakova et al., 2021). En tanto, el contenido de nitrógeno foliar, la cantidad de RuBisCO y componentes del ciclo de las xantofilas son menores (Givnish, 1988).

Productividad y rendimiento

Las limitaciones causadas por la disponibilidad de RS son de gran importancia en el rendimiento de la caña de azúcar, así como en su composición química y la acumulación de sacarosa en los tallos (Minhas et al., 2017). En un estudio realizado por McCormick et al. (2006), se evaluó el efecto del sombreado parcial en las hojas de caña de azúcar y se encontró que las hojas sombreadas mostraron niveles bajos de sacarosa, mientras que los entrenudos jóvenes presentaron un mayor contenido de hexosas y una concentración de sacarosa más baja. Esto sugiere que la disponibilidad de RS afecta directamente la síntesis y distribución de los azúcares en la planta.

Además, estudios como el de Schwerz et al. (2019) han examinado los componentes del rendimiento y la calidad del jugo de caña de azúcar en diferentes sistemas de cultivo. En este caso, se observaron reducciones significativas en el número de tallos, peso, diámetro, volumen de jugo y sacarosa total cuando la caña de azúcar se cultivaba en sistemas agroforestales en comparación con el monocultivo. Estas reducciones se atribuyeron a la menor cantidad relativa de radiación solar interceptada por las plantas debido a la sombra

generada por los árboles, lo que afectó negativamente la acumulación de sacarosa en los tallos.

El sombreado parcial de hojas también ha sido objeto de investigación por Roopendra et al., (2019), quienes encontraron que este factor conlleva a un aumento en los azúcares reductores y una disminución en el contenido de sacarosa y los grados brix en las cañas sombreadas en comparación con el grupo de control. Esto indica que la disponibilidad adecuada de RS es esencial para mantener los niveles óptimos de sacarosa y la calidad del azúcar en la caña de azúcar.

La disponibilidad de RS condiciona el rendimiento de la caña de azúcar, afectando la acumulación de sacarosa en los tallos, impactando en la composición química de los jugos y en la producción final del azúcar.

Referencias bibliográficas

- Arce Cubas, L., Vath, R. L., Bernardo, E. L., Sales, C. R. G., Burnett, A. C., & Kromdijk, J. (2023). Activation of CO₂ assimilation during photosynthetic induction is slower in C₄ than in C₃ photosynthesis in three phylogenetically controlled experiments. *Frontiers in Plant Science*, 13, 5323. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1091115>
- Asocaña. (2022). Un dulce sabor que se transforma. Informe anual 2021 – 2022. Sector Agroindustrial de la Caña. <http://www.asocana.org/documentos/672022-B663EF18-00FF00,000A000,878787,C3C3C3,0F0F0F,B4B4B4,FF00FF,FFFFFF,2D2D2D,A3C4B5.pdf>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2003). Fundamentos de fisiología vegetal. In McGrawHill.
- Bakker, H. (1999). The Morphology of the Sugar Cane Plant. In *Sugar Cane Cultivation and Management* (pp. 3–8). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4725-9_2
- Ballaré, C. L. (2014). Light Regulation of Plant Defense. *Annual Review of Plant Biology*, 65(1), 335–363. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040145>
- Cardozo, N. P., & Sentelhas, P. C. (2013). Climatic effects on sugarcane ripening under the influence of cultivars and crop age. *Scientia Agricola*, 70(6), 449–456. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162013000600011>
- Castillo, R. O., & Silva Cifuentes, E. (2022). Sugarcane Breeding and Supporting Genetics Research in Ecuador. *Sugar Tech*, 24(1), 222–231. <https://doi.org/10.1007/s12355-021-01057-4>
- CENICAÑA. (2021). Informe Anual 2021. Centro de Investigación de La Caña de Azúcar de Colombia, 138. https://www.cenicana.org/wp-content/uploads/2022/04/ia2021_Abril13_2022.pdf
- De Souza, A. P., Wang, Y., Orr, D. J., Carmo-Silva, E., & Long, S. P. (2020). Photosynthesis across African cassava germplasm is limited by Rubisco and mesophyll conductance at steady state, but by stomatal conductance in fluctuating light. *New Phytologist*, 225(6), 2498–2512. <https://doi.org/10.1111/nph.16142>
- Demarsy, E., Goldschmidt-Clermont, M., & Ulm, R. (2018). Coping with ‘Dark Sides of the Sun’ through Photoreceptor Signaling. *Trends in Plant Science*, 23(3), 260–271. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.007>
- Denton, A. K., Simon, R., & Weber, A. P. M. (2013). C₄ photosynthesis: from evolutionary analyses to strategies for synthetic reconstruction of the trait. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3), 315–321. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.02.013>
- Dinesh Babu, K. S., Janakiraman, V., Palaniswamy, H., Kasirajan, L., Gomathi, R., & Ramkumar, T. R. (2022). A short review on sugarcane: its domestication,

- molecular manipulations and future perspectives. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 69(8), 2623–2643. <https://doi.org/10.1007/s10722-022-01430-6>
- Ermakova, M., Bellasio, C., Fitzpatrick, D., Furbank, R. T., Mamedov, F., & von Caemmerer, S. (2021). Upregulation of bundle sheath electron transport capacity under limiting light in C 4 *Setaria viridis*. *The Plant Journal*, 106(5), 1443–1454. <https://doi.org/10.1111/tpj.15247>
- Fankhauser, C., & Chory, J. (1997). Light control of plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 13(1), 203–229. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.13.1.203>
- FAO. (2020). Sugarcane | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/sugarcane/en/>
- FAO. (2022). World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2022. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc2211en>
- Fiorucci, A.-S., & Fankhauser, C. (2017). Plant Strategies for Enhancing Access to Sunlight. *Current Biology*, 27(17), R931–R940. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.085>
- Flack-Prain, S., Shi, L., Zhu, P., Rocha, H. R., Cabral, O., Hu, S., & Williams, M. (2021). The impact of climate change and climate extremes on sugarcane production. *GCB Bioenergy*, 13(3), 408–424. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12797>
- Givnish, T. (1988). Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective. *Functional Plant Biology*, 15(2), 63. <https://doi.org/10.1071/PP9880063>
- Hitchcock, A., Hunter, C. N., Sobotka, R., Komenda, J., Dann, M., & Leister, D. (2022). Redesigning the photosynthetic light reactions to enhance photosynthesis – the PhotoRedesign consortium. *The Plant Journal*, 109(1), 23–34. <https://doi.org/10.1111/tpj.15552>
- Hussain, S., Hussain, S., Khaliq, A., Ali, S., & Khan, I. (2019). Physiological, Biochemical, and Molecular Aspects of Seed Priming. In *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings* (pp. 43–62). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_3
- James, N. I. (1980). Sugarcane. In *Hybridization of Crop Plants* (pp. 617–629). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America. <https://doi.org/10.2135/1980.hybridizationofcrops.c44>

- Karp, G. (2017). Fotosíntesis y el cloroplasto. In *Biología celular y molecular. Conceptos y experimentos*, 7e (pp. 1–36). McGraw-Hill Education.
accessmedicina.mhmedical.com/content.aspx?aid=1139752883
- Komor, E. (2000). The physiology of sucrose storage in sugarcane. In *Developments in Crop Science* (Vol. 26, Issue C, pp. 35–53). [https://doi.org/10.1016/S0378-519X\(00\)80003-3](https://doi.org/10.1016/S0378-519X(00)80003-3)
- Kromdijk, J., Griffiths, H., & Schepers, H. E. (2010). Can the progressive increase of C4 bundle sheath leakiness at low PFD be explained by incomplete suppression of photorespiration? *Plant, Cell & Environment*, 33(11), 1935–1948.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02196.x>
- Laub, M., Pataczek, L., Feuerbacher, A., Zikeli, S., & Högy, P. (2022). Contrasting yield responses at varying levels of shade suggest different suitability of crops for dual land-use systems: a meta-analysis. *Agronomy for Sustainable Development*, 42(3), 51. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00783-7>
- Ludwig, M. (2013). Evolution of the C4 photosynthetic pathway: events at the cellular and molecular levels. *Photosynthesis Research*, 117(1–3), 147–161.
<https://doi.org/10.1007/s11120-013-9853-y>
- Lundgren, M. R., Osborne, C. P., & Christin, P.-A. (2014). Deconstructing Kranz anatomy to understand C4 evolution. *Journal of Experimental Botany*, 65(13), 3357–3369.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru186>
- Mall, R. K., Sonkar, G., Bhatt, D., Sharma, N. K., Baxla, A. K., & Singh, K. K. (2016). Managing impact of extreme weather events in sugarcane in different agro-climatic zones of Uttar Pradesh. *Mausam*, 67(1), 233–250.
<https://doi.org/10.54302/mausam.v67i1.1187>
- Maloney, V. J., Park, J.-Y., Unda, F., & Mansfield, S. D. (2015). Sucrose phosphate synthase and sucrose phosphate phosphatase interact in planta and promote plant growth and biomass accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 66(14), 4383–4394. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv101>
- Marchiori, P. E. R., Machado, E. C., & Ribeiro, R. V. (2014). Photosynthetic limitations imposed by self-shading in field-grown sugarcane varieties. *Field Crops Research*, 155, 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.025>
- McCormick, A. J., Cramer, M. D., & Watt, D. A. (2006). Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. *New Phytologist*, 171(4), 759–770.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01785.x>
- Meisel, L. A., Urbina, D. C., & Pinto, M. E. (2011). Fotorreceptores y Respuestas de Plantas a Señales Lumínicas. *Fisiología Vegetal*, 18, 1–9.
http://www.biouls.cl/librofv/web/pdf_word/Capitulo_18.pdf

-
- Minhas, P. S., Rane, J., & Pasala, R. K. (2017). Abiotic Stress Management for Resilient Agriculture. In P. S. Minhas, J. Rane, & R. K. Pasala (Eds.), *Abiotic Stress Management for Resilient Agriculture*. Springer Singapore. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-5744-1>
- Misra, V., Mall, A. K., Ansari, S. A., & Ansari, M. I. (2022). Sugar Transporters, Sugar-Metabolizing Enzymes, and Their Interaction with Phytohormones in Sugarcane. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10778-z>
- Moore, P. H., Paterson, A. H., & Tew, T. (2013). Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology. In P. H. Moore & F. C. Botha (Eds.), *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology* (John Wiley). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118771280>
- Neo, D. C. J., Ong, M. M. X., Lee, Y. Y., Teo, E. J., Ong, Q., Tanoto, H., Xu, J., Ong, K. S., & Suresh, V. (2022). Shaping and Tuning Lighting Conditions in Controlled Environment Agriculture: A Review. *ACS Agricultural Science & Technology*, 2(1), 3–16. <https://doi.org/10.1021/acsagscitech.1c00241>
- Palma, C. F. F., Castro-Alves, V., Morales, L. O., Rosenqvist, E., Ottosen, C.-O., & Strid, Å. (2021). Spectral Composition of Light Affects Sensitivity to UV-B and Photoinhibition in Cucumber. *Frontiers in Plant Science*, 11, 2016. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.610011>
- Panigrahy, M., Majeed, N., & Panigrahi, K. C. S. (2020). Low-light and its effects on crop yield: Genetic and genomic implications. *Journal of Biosciences*, 45(1), 102. <https://doi.org/10.1007/s12038-020-00070-1>
- Paradiso, R., & Proietti, S. (2022). Light-Quality Manipulation to Control Plant Growth and Photomorphogenesis in Greenhouse Horticulture: The State of the Art and the Opportunities of Modern LED Systems. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(2), 742–780. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10337-y>
- Parthasarathy, N. (1948). Origin of Noble Sugar-Canes (*Saccharum officinarum*). *Nature*, 161(4094), 608–608. <https://doi.org/10.1038/161608a0>
- Roopendra, K., Chandra, A., & Saxena, S. (2019). Increase in Sink Demand in Response to Perturbed Source–Sink Communication by Partial Shading in Sugarcane. *Sugar Tech*, 21(4), 672–677. <https://doi.org/10.1007/s12355-018-0665-4>
- Ruberti, I., Sessa, G., Ciolfi, A., Possenti, M., Carabelli, M., & Morelli, G. (2012). Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response. *Biotechnology Advances*, 30(5), 1047–1058. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2011.08.014>

- Sachdeva, M., Bhatia, S., & Batta, S. K. (2011). Sucrose accumulation in sugarcane: a potential target for crop improvement. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(5), 1571–1583. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0741-9>
- Sales, C. R. G., Marchiori, P. E. R., Machado, R. S., Fontenele, A. V., Machado, E. C., Silveira, J. A. G., & Ribeiro, R. V. (2015). Photosynthetic and antioxidant responses to drought during sugarcane ripening. *Photosynthetica*, 53(4), 547–554. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0146-x>
- Sales, Cristina R.G., Ribeiro, R. V., Hayashi, A. H., Marchiori, P. E. R., Silva, K. I., Martins, M. O., Silveira, J. A. G., Silveira, N. M., & Machado, E. C. (2018). Flexibility of C4 decarboxylation and photosynthetic plasticity in sugarcane plants under shading. *Environmental and Experimental Botany*, 149, 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.027>
- Sales, Cristina R G, Wang, Y., Evers, J. B., & Kromdijk, J. (2021). Improving C4 photosynthesis to increase productivity under optimal and suboptimal conditions. *Journal of Experimental Botany*, 72(17), 5942–5960. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab327>
- Salvatori, N., Alberti, G., Muller, O., & Peressotti, A. (2022). Does Fluctuating Light Affect Crop Yield? A Focus on the Dynamic Photosynthesis of Two Soybean Varieties. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.862275>
- Schramma, N., Perugachi Israëls, C., & Jalaal, M. (2023). Chloroplasts in plant cells show active glassy behavior under low-light conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(3), e2216497120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2216497120>
- Schwerz, F., Elli, E. F., Behling, A., Schmidt, D., Caron, B. O., & Sgarbossa, J. (2019). Yield and qualitative traits of sugarcane cultivated in agroforestry systems: Toward sustainable production systems. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 34(4), 280–292. <https://doi.org/10.1017/S1742170517000382>
- Shi, Y., Ke, X., Yang, X., Liu, Y., & Hou, X. (2022). Plants response to light stress. *Journal of Genetics and Genomics*, 49(8), 735–747. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2022.04.017>
- Shrivastava, A. K., Pathak, A. D., Misra, V., Srivastava, S., Swapna, M., & Shukla, S. P. (2017). Sugarcane Crop: Its Tolerance Towards Abiotic Stresses. *Abiotic Stress Management for Resilient Agriculture*, 375–397. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5744-1_17
- Si, C., Yang, S., Lou, X., Zhang, G., & Zhong, Q. (2022). Effects of light spectrum on the morphophysiology and gene expression of lateral branching in Pepino (*Solanum*

- muricatum). *Frontiers in Plant Science*, 13, 3739.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1012086>
- Slattery, R. A., Walker, B. J., Weber, A. P. M., & Ort, D. R. (2018). The Impacts of Fluctuating Light on Crop Performance. *Plant Physiology*, 176(2), 990–1003.
<https://doi.org/10.1104/pp.17.01234>
- Som-ard, J., Atzberger, C., Izquierdo-Verdiguier, E., Vuolo, F., & Immitzer, M. (2021). Remote Sensing Applications in Sugarcane Cultivation: A Review. *Remote Sensing*, 13(20), 4040. <https://doi.org/10.3390/rs13204040>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2015). *Plant Physiology and Development* (2014 Sinauer (ed.); 6th ed., Vol. 6).
- Tanaka, Y., Adachi, S., & Yamori, W. (2019). Natural genetic variation of the photosynthetic induction response to fluctuating light environment. *Current Opinion in Plant Biology*, 49, 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.04.010>
- Taylor, S. H., & Long, S. P. (2017). Slow induction of photosynthesis on shade to sun transitions in wheat may cost at least 21% of productivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1730), 20160543. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0543>
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Vasanth, S., Arun Kumar, R., Tayade, A. S., Krishnapriya, V., Ram, B., Bakshi, & Solomon, S. (2021). Physiology of Sucrose Productivity and Implications of Ripeners in Sugarcane. *Sugar Tech* 2021, 1–17. <https://doi.org/10.1007/S12355-021-01062-7>
- Vasanth, S., Kumar, R. A., Tayade, A. S., Krishnapriya, V., Ram, B., & Solomon, S. (2022). Physiology of Sucrose Productivity and Implications of Ripeners in Sugarcane. *Sugar Tech*, 24(3), 715–731. <https://doi.org/10.1007/s12355-021-01062-7>
- von Caemmerer, S., & Furbank, R. T. (2016). Strategies for improving C4 photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 31, 125–134.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.04.003>
- Wang, J., Nayak, S., Koch, K., & Ming, R. (2013). Carbon partitioning in sugarcane (*Saccharum species*). *Frontiers in Plant Science*, 4(JUN), 201.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00201>

- Wang, Y., Chan, K. X., & Long, S. P. (2021). Towards a dynamic photosynthesis model to guide yield improvement in C4 crops. *The Plant Journal*, 107(2), 343–359. <https://doi.org/10.1111/tpj.15365>
- Ward, D. A., & Woolhouse, H. W. (1986). Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C4 grasses from open and shaded habitats. I. Gas exchange, leaf anatomy and ultrastructure. *Plant, Cell and Environment*, 9(4), 261–270. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11611679>
- Wimalasekera, R. (2019). Effect of Light Intensity on Photosynthesis. In *Photosynthesis, Productivity and Environmental Stress* (pp. 65–73). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119501800.ch4>
- Xia, H., Chen, K., Liu, L., Plenkovic-Moraj, A., Sun, G., & Lei, Y. (2022). Photosynthetic regulation in fluctuating light under combined stresses of high temperature and dehydration in three contrasting mosses. *Plant Science*, 323, 111379. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111379>
- Yang, J., Li, C., Kong, D., Guo, F., & Wei, H. (2020). Light-Mediated Signaling and Metabolic Changes Coordinate Stomatal Opening and Closure. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1915. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.601478>
- Zahra, N., Al Hinai, M. S., Hafeez, M. B., Rehman, A., Wahid, A., Siddique, K. H. M., & Farooq, M. (2022). Regulation of photosynthesis under salt stress and associated tolerance mechanisms. *Plant Physiology and Biochemistry*, 178, 55–69. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.03.003>
- Zhao, D., & Li, Y.-R. (2015). Climate Change and Sugarcane Production: Potential Impact and Mitigation Strategies. *International Journal of Agronomy*, 2015(4), 1–10. <https://doi.org/10.1155/2015/547386>
- Zhou, Q., Zhao, F., Zhang, H., & Zhu, Z. (2022). Responses of the growth, photosynthetic characteristics, endogenous hormones and antioxidant activity of *Carpinus betulus* L. seedlings to different light intensities. *Frontiers in Plant Science*, 13, 4946. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1055984>

1. Capítulo I: Eficiencia fotoquímica de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a la baja radiación.

Resumen

La radiación solar (RS) es la fuente energética de la fotosíntesis. No obstante, cambios en la intensidad de RS pueden alterar la eficiencia fotoquímica y el potencial de rendimiento del cultivo. El objetivo del estudio fue determinar el efecto de la baja RS sobre la eficiencia fotoquímica de dos variedades contrastantes de caña de azúcar durante la fase de maduración en Colombia. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%) mediante el uso de mallas de color negro. Se empleó un equipo de intercambio de gases con fluorómetro para las mediciones de fluorescencia de clorofila y curvas OJIP. Aunque se observaron diferencias entre variedades e interacciones en ciertos parámetros, estas diferencias no fueron consistentes en las siete semanas de evaluación. Sin embargo, se destacó la RS como el factor determinante en las respuestas fotoquímicas, exhibiendo similitudes entre sí, pero difiriendo del testigo. La baja RS no afectó F_v/F_m , pero redujo NPQ (12%), ETR (19,5%) y Φ PSII (19,4%). Los pasos F_i y F_p de la curva OJIP fueron los más sensibles al emitir mayor fluorescencia. F_v se elevó (12%) y V_j disminuyó (10%). Los flujos específicos de energía ABS/RC, D_{io}/RC , E_{to}/RC y T_{ro}/RC y las eficiencias cuánticas ϕP_o y ϕD_o no presentaron cambios. ϕE_o (15%) se redujo, en tanto Ψ_o (10%) y los índices vitales PI (25%) y DF (18%) se incrementaron. La baja RS, no disminuyó la absorción de RS por parte de antenas colectoras y el P680, ni tampoco la transferencia de electrones desde P680* hacia QA^- . La baja RS pudo haber disminuido el potencial redox del PSII, lo cual afectó la oxidación de QA^- y redujo el flujo de electrones hacia QB^+ . El exceso de QA^- generó un bloqueo, que resultó en la reducción de la ETR, el aumento en la emisión de fluorescencia y la disminución del Φ PSII. Estas alteraciones en las reacciones fotoquímicas del PSII pueden reducir las tasas de fotosíntesis y resultar en pérdida de rendimiento durante la fase de maduración de la caña de azúcar.

Palabras clave: Fotosíntesis C_4 , transitorio OJIP, sombra, fluorescencia, transporte de electrones, quinona.

1.1 Introducción

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las plantas y otros organismos autótrofos a partir de radiación solar (RS), CO₂ y agua, pueden obtener oxígeno y compuestos de carbono altamente energéticos (Muhammad et al., 2021). En la primera fase de la fotosíntesis, el fotosistema II (PSII), absorbe y transfiere la energía de excitación destinada a la oxidación del agua y al transporte de los electrones (Viola et al., 2022).

El PSII es un complejo pigmento-proteína compuesto por múltiples subunidades que se acoplan en la membrana de los tilacoides (Terentyev, 2022). Su estructura incluye proteínas antena captadoras de luz, el complejo de evolución de oxígeno, un centro de reacción compuesto por las proteínas D1 y D2, así como, subunidades y factores auxiliares necesarios para la estabilización y protección del sistema (Azcón-Bieto & Talón, 2003; Nelson & Yocum, 2006; Rühle & Leister, 2016). Las proteínas D1 y D2 forman un sistema duplicado pero asimétrico que alberga diferentes componentes que participan en el transporte de los electrones como tirosinas, clorofilas, feofitinas y quinonas, y en conjunto forman la rama activa y protectora del PSII (Azcón-Bieto & Talón, 2003).

En la fotosíntesis, los complejos antena (LHCII) captan la RS y transfieren la energía hacia el centro de reacción. El P680* excitado transfiere electrones a la feofitina (Feo), oxidando el P680⁺ y reduciendo Feo⁻. Los electrones continúan su trayecto a través de reacciones redox que involucran a las quinonas (QA, QB y PQ) y luego son transferidos al citocromo b6f, la plastocianina y el fotosistema I (PSI), para reducir el NADP⁺ a NADPH. El P680⁺ actúa como agente oxidante del agua, liberando electrones y oxígeno hacia el lumen. Este proceso genera un gradiente electroquímico de protones que impulsa la síntesis de ATP en la ATP sintasa tilacoidal (Azcón-Bieto & Talón, 2003; Sharkey et al., 2012).

La fluctuación en la intensidad de la RS afecta la actividad fotoquímica del PSII, puede ocasionar fotodaño o fotoinhibición, limitar la actividad fotosintética y por consiguiente, el crecimiento y el rendimiento del cultivo (Murata et al., 2007). La energía proveniente del sol puede seguir varias rutas, invertirse en las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis o disiparse a través de fluorescencia y calor como mecanismo de fotoprotección evitando daños en el PSII por exceso de energía (Takahashi & Badger, 2011).

La eficiencia fotoquímica del PSII depende de la producción de NADPH y ATP, su potencial puede verse afectado tanto por el bajo suministro como por el exceso de RS (Kochetova et al., 2022). En condición de exceso de RS el PSII puede saturarse de energía y la clorofila de P680 entra en un estado de excitación singlete o triplete generando aumento en la tasa de producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y por ende fotoinhibición (Viola et al., 2022).

El bajo suministro de RS también puede ocasionar fotodaño en condiciones extremas, la reducción en la velocidad de transporte de los electrones reduce la energía disponible para llevar a cabo las reducciones de quinonas, aumentando la probabilidad de que los electrones sean atrapados por los estados S2/S3 del complejo de evolución de oxígeno, generando una molécula de clorofila triplete (Ch^*) que puede dar origen a las ROS y como consecuencia afectar la eficiencia del PSII (Sharkey et al., 2012).

Medir la emisión de fluorescencia de la clorofila es una herramienta no destructiva, rápida y eficaz en la detección del estrés en una planta. Existen varios métodos para determinar la eficiencia del PSII, entre los más utilizados esta la fluorescencia de la clorofila modulada por amplitud de pulso, imágenes de fluorescencia de la clorofila y análisis de curvas OJIP (Origin, Inflection, Intermediate Peak, and Peak) (Swoczyna et al., 2022).

La señal de fluorescencia de la clorofila es característica de organismos fotosintéticos, proviene del excedente de energía de los procesos fotoquímicos del PSII o que no se disipa como calor (Bağcı et al., 2019). El método de la fluorescencia de la clorofila modulada por amplitud de pulso permite cuantificar la cantidad de energía lumínica absorbida y utilizada en la fotoquímica del PSII, mediante la eficiencia operacional del fotosistema II (Φ_{PSII}), la disipación no fotoquímica de la energía (NPQ) que se convierte en calor, el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m) y la velocidad de transporte de electrones (ETR) (Moustakas et al., 2022).

El análisis transitorio de la clorofila (OJIP) mide la emisión de la fluorescencia de la clorofila en puntos específicos en el tiempo relacionados con el transporte de los electrones al interior de la maquinaria fotosintética del PSII (Moreno et al., 2008; Stirbet et al., 2014). A partir de los valores obtenidos es posible calcular los flujos de energía y las eficiencias

cuánticas con las que se absorben y transfieren excitones a lo largo de los diferentes donadores y aceptores de electrones (Strasser et al., 2000). Las curvas OJIP proporcionan una herramienta que permite discernir con precisión el punto exacto de interferencia en las reacciones lumínicas y, al mismo tiempo, comprender cómo el estrés impacta en la eficiencia fotosintética del cultivo (Stirbet & Govindjee, 2011).

La caña de azúcar (*Sacharum spp.*) es un cultivo industrial a partir del cual se extrae azúcar, se genera energía y otros subproductos como mieles, bagazo, etanol y fertilizantes, se cultiva en más de 100 países de trópicos y subtrópicos generando un gran aporte a la economía mundial (FAO, 2020). La caña de azúcar es muy eficiente en la conversión cuántica de la energía lo que le permite tener alta capacidad fotosintética y alto potencial en la producción de biomasa y aunque su rendimiento teórico puede llegar a las 470 toneladas de caña por hectárea, no obstante, la alta variabilidad climática puede reducirlo entre un 60 - 70% aproximadamente (Shrivastava et al., 2015).

La Niña es un fenómeno de variabilidad climática que ocurre en el Pacífico tropical. Se caracteriza por un aumento en la intensidad de los vientos y una disminución en las temperaturas superficiales del mar, lo que a su vez propicia una mayor cantidad de precipitaciones a lo largo del ecuador, desplazándolas hacia el oeste y confinándolas a un rango más estrecho de longitudes (McPhaden, 2003).

Las precipitaciones elevadas pueden ocasionar sobresaturación hídrica en el suelo y repercutir negativamente en el crecimiento de las plantas (Kaur et al., 2020). Adicionalmente, el aumento de la nubosidad en las épocas lluviosas puede atenuar significativamente la RS incidente en la superficie terrestre (Díaz-Torres et al., 2017), reduciendo la energía disponible para los procesos de fotosíntesis y metabolismo vegetal.

La comprensión de las limitaciones fisiológicas que experimenta un cultivo frente al desequilibrio en el suministro de sus recursos vitales es esencial para aumentar la productividad del cultivo, desarrollar estrategias de mejoramiento genético y aplicar prácticas de manejo que mejoren la tolerancia de la planta al estrés abiótico (Sharma et al., 2020).

Los procesos metabólicos que ocurren durante la fase de maduración de la caña de azúcar son altamente sensibles a la variabilidad climática, lo que significa que condiciones de estrés abiótico pueden tener un impacto en la cantidad final de unidades de sacarosa producidas por la planta. Por esta razón, una demanda del sector agroindustrial de la caña de azúcar de Colombia es comprender el papel que juega cada factor abiótico en la acumulación de sacarosa y como su alteración puede repercutir en la fisiología de la planta. El estudio tuvo como objetivo determinar el efecto de la baja RS sobre la eficiencia fotoquímica en las variedades de caña de azúcar CC 01-678 y CC 05-430 durante la fase de maduración, en zona semiseca del valle del río Cauca. Para ello se evaluó la emisión de fluorescencia mínima de la clorofila (F_o), F_v/F_m , NPQ, ETR y $\Phi PSII$. Además de cuantificar la cinética de la fluorescencia de la clorofila mediante las curvas OJIP.

1.2 Metodología

1.2.1 Zona de estudio

El estudio se realizó en campo, en el lote 13E de la estación experimental San Antonio de los Caballeros, del Centro de investigación de la caña de azúcar de Colombia – CENICAÑA, georreferenciado en las coordenadas 3°21' N, 76°17' W. El lote de evaluación está ubicado en la zona agroecológica seca - semiseca perteneciente al valle del río Cauca, con una consociación de suelos Cantarina y Palmira, ambos con orden taxonómico Mollisols y correspondiente al grupo de suelo 6 – 11 y de humedad H1. La zona de estudio se encuentra a una altitud de 1000 m.s.n.m, con una precipitación de 1141 mm, humedad relativa de 80% y temperatura media anual de 23.3 °C.

1.2.2 Material vegetal y establecimiento del cultivo

Se utilizaron dos variedades de caña de azúcar Cenicaña-Colombia contrastantes en su maduración natural y acumulación de sacarosa: la CC 01-678 (madurez fisiológica temprana y alta sacarosa) y la CC 05-430 (madurez fisiológica tardía y sacarosa intermedia). Para la siembra del material se tomaron trozos de tallo con aproximadamente 4 yemas, se depositaron en el interior del surco asegurando los trozos de tallo quedaran traslapados y distribuidos uniformemente en cada parcela experimental. Posterior a la siembra, se programaron labores agronómicas necesarias para un adecuado crecimiento

y desarrollo del cultivo (riegos periódicos, aporque, fertilización y control de arvenses). Las siete semanas de evaluación del experimento se llevaron a cabo entre Marzo y Abril del 2022 con un volumen de precipitación de 258 mm considerado normal para la época del año. La temperatura media fue de 23 °C y la RS media de 430 cal cm² día⁻¹.

1.2.3 Diseño experimental, tratamientos y muestreo

Un diseño de bloques completos aleatorizados en arreglo factorial 4x2 (porcentaje de RS x variedad) fue empleado. Se evaluaron cuatro bloques y en cada bloque ocho parcelas de las cuales se asignaron cuatro para cada variedad, para un total de 32 parcelas en campo, cada parcela estuvo conformada por cuatro surcos a una longitud de 3 m y distancia de siembra de 1,65 m entre surcos con área efectiva de 15 m².

A una altura de 5 m se instalaron mallas en color negro disponibles en el mercado con diferentes calibres para generar gradientes de sombra y reducir el porcentaje de RS incidente. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%)

La evaluación experimental se llevó cabo en la etapa de maduración, 12 meses después de emergencia del cultivo por un periodo de siete semanas. La evaluación de la fluorescencia de la clorofila y el análisis transitorio rápido de la fluorescencia de clorofila (OJIP) se realizó quincenalmente en la semana 1, 3, 5, 7 desde las 7 hasta las 11 h.

1.2.4 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se midió bajo los diferentes porcentajes de reducción de la RS (0, 67, 80 y 95%). Para esto, se empleó una barra cuántica (Spectrum Technologies, Inc. Aurora, Illinois, USA.), los datos fueron registrados cada 10 minutos desde las 7 hasta las 17 h. La RS diaria, la precipitación y la temperatura también fueron registradas por la estación meteorológica “Cenicaña” de la Red Meteorológica Automatizada (RMA).

1.2.5 Fluorescencia de la clorofila

Para cuantificar la fluorescencia de la clorofila se utilizó el equipo de intercambio de gases abierto con fluorómetro multifase (Li-6800-01, Li-COR, Lincoln, Nebraska, EE. UU.) y siguiendo las recomendaciones del fabricante. En cada una de las semanas evaluadas, se realizaron mediciones en la primera hoja completamente expandida de un tallo seleccionado al azar. Las hojas se adaptaron a la oscuridad por 30 minutos. Para realizar las mediciones se usó un flash rectangular (objetivo rojo: $9000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, duración: 1000ms, tasa de salida: 100 Hz, margen: 5 puntos), se configuro el fluorómetro (acción en el registro: F_0 y F_m (oscuridad) o F_s y F_m' (luz), tasa de modulación oscura: 200 Hz, tasa de modulación de luz: 1 kHz, tasa de modulación de flash: 250 kHz) y el pulso oscuro (objetivo rojo lejano: $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, duración: 5 s, antes: 1 s, después: 1 s, margen: 5), una vez terminada la configuración se apagó las luz actínica, se introdujo en la cámara la hoja evitando la exposición a luz directa, posteriormente se encendió el fluorómetro y se esperó que la fluorescencia se estabilizara para tomar la lectura.

Los valores tomados en la hoja adaptada a la oscuridad permitieron calcular F_v/F_m y F_0 , posteriormente la misma porción de hoja se adaptó a la luz por 30 minutos a una PAR de $2000 \mu\text{mol}$ de fotones de luz $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (color: r90B40), una vez pasado el tiempo se cambió la configuración del fluorómetro (tasa de modulación oscura: 50 Hz, tasa de modulación de luz: 50 kHz, tasa de modulación de flash: 250 kHz), se encendió y se esperó la estabilidad de la fluorescencia para consolidar los datos. Los valores tomados en la hoja adaptada a la luz permitieron calcular la NPQ, el Φ_{PSII} y ETR.

1.2.6 Análisis transitorio rápido de la fluorescencia de clorofila (OJIP)

Para realizar el análisis transitorio de la fluorescencia se empleó el equipo de intercambio de gases abierto con fluorómetro multifase (Li-6800-01; LI-COR, Lincoln, NE, EE. UU). En cada una de las semanas evaluadas, se realizaron mediciones en la primera hoja completamente expandida de un tallo seleccionado al azar, la hoja seleccionada se adaptó a la oscuridad por 30 minutos. La configuración del fluorómetro fue igual a la descrita en el apartado 1.2.5, se utilizó un flash inducción (objetivo rojo: $15000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, duración: 1000 ms, margen: 5 puntos), se encendió el fluorómetro se esperó la estabilización de la fluorescencia, que tomó aproximadamente 120 s y finalmente se tomó la lectura.

El fluorómetro multifase arrojó diferentes valores de fluorescencia de la clorofila en diferentes tiempos correspondientes a los diferentes pasos del transitorio de la fluorescencia: F_0 como O (fluorescencia a 40-50 μ s), FJ o fluorescencia en el punto J (2 ms), FI o fluorescencia en el punto I (30 ms) y fluorescencia en el punto P (300 ms) o fluorescencia máxima (F_m). Adicionalmente se obtuvo la fluorescencia variable (F_v), la fluorescencia variable a los 2 ms (V_j), la fluorescencia relativa en el tiempo (V_t) y la pendiente desde el origen de la fluorescencia (M_0). Los datos completos de las curvas OJIP se trazaron en escala logarítmica para evaluar la diferencia de la fluorescencia en los diferentes pasos en condiciones de baja RS en contraste con el testigo (Tabla 1-1).

A partir de la información recolectada se calculó el flujo de fotones absorbidos por los pigmentos antena (ABS/RC), el flujo de energía disipada en fluorescencia o calor por centro de reacción (DIO/RC), el flujo de energía atrapada y destinada a la fotoquímica por centro de reacción (TRO/RC) y el flujo de transporte de electrones de QA a QB por centro de reacción (ETO/RC) (Tabla 1-1).

Se calcularon las eficiencias cuánticas como el producto cuántico máximo de la fotoquímica primaria (ϕ_{Po}), el producto cuántico máximo de disminución de excitación fotoquímica (ϕ_{Do}), la eficiencia con la que un excitón atrapado mueve un electrón más allá de QA en la cadena de transporte de electrones (ψ_0) y la probabilidad de que un excitón absorbido mueva un electrón después de QA (ϕ_{Eo}). Finalmente se calcularon los índices vitales como el índice de funcionamiento (PI) y la fuerza impulsora en el PSII con respecto a la absorción de luz (DF), mencionados por (R.J. Strasser et al., 2000) y (Moreno et al., 2008) en sus revisiones (Tabla 1-1).

Tabla 1- 1. Ecuaciones para el cálculo de parámetros en el análisis transitorio de la clorofila – OJIP.

Parámetros técnicos		
Fluorescencia a 50 μ s	F _o	
Fluorescencia máxima	F _m	
Fluorescencia variable a 2 ms	F _v	= F _m -F _o
Pendiente desde el origen de la fluorescencia	M _o	=(F ₃₀₀ μ s-F _o) / (F _m -F _o)
Fluorescencia variable a 2 ms	V _j	= (F _{2ms} -F _o) / (F _m -F _o)
Flujos específicos expresados por centros de reacción (RC)		
Absorción por RC	ABS/RC	= (M _o /V _j) / (1-F _o /F _m)
Atrapamiento a tiempo 0 por RC	TR _o /RC	=M _o /V _j =(ABS/RC) Ψ P _o
Disipación a tiempo 0 por RC	D _l _o /RC	= (ABS/RC) - (TR _o /RC)
Transporte electrónico a tiempo 0 por RC	ET _o /RC	= (TR _o /RC) Ψ _o
Eficiencias cuánticas (o relaciones de flujo)		
Producto cuántico máximo de la fotoquímica primaria	Φ _{P_o}	= TR _o /ABS = (F _m -F _o) / (F _m - (1- (F _o /F _m) = F _v /F _m)
Producto cuántico máximo de disminución de excitación fotoquímica	Φ _{D_o}	=D _l _o /ABS =1- Φ _{P_o} =F _o /F _m
Eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón después de QA ⁻	Ψ _o	= ET _o /TR _o = 1-V _j
Probabilidad de un excitón absorbido mueva un electrón después de QA	Φ _{E_o}	= Φ _{P_o} - Ψ _o = (TR _o /ABS) / (ET _o /TR _o) = ET _o /ABS = (1-F _o /F _m) (1-V _j)
Índices vitales		
Índice de funcionamiento	PI	= [RC/ABS] [Φ _{P_o} / (1- Φ _{P_o})] [Ψ _o / 1- Ψ _o]
Fuerza impulsora en el PSII con respecto a la absorción de luz	DF	Log [PI _{ABS}]

Nota: Adaptado de La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas (pág. 124), Moreno et al., (2008) y the fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic simples (pág. 474), Strasser et al., (2000).

1.2.7 Análisis estadístico

Se evaluó el efecto del porcentaje de reducción de la RS (0, 67, 80 y 95%) por bloque y variedad con análisis independientes para cada tiempo (semana 1, 3, 5 y 7). Las pruebas de significancia estadística se llevaron a cabo usando ANOVA de dos vías y las medias se clasificaron usando la prueba Least Significant Difference de Fisher (LSD) al 95% de nivel de significancia con software estadístico R versión 4.1.0 (R Core Team, 2022), para la elaboración de graficas se usó el paquete ggplot2 versión 3.3.5 (Wickham, 2016) y Microsoft Excel 2016 (Microsoft Corp., Redmond, WA, EE. UU).

1.3 Resultados

Para determinar el efecto de la baja RS sobre la eficiencia fotoquímica del PSII se evaluaron diferentes parámetros de la fluorescencia de la clorofila y de las curvas OJIP, en dos variedades de caña de azúcar durante la etapa de maduración. El análisis estadístico se realizó de forma independiente para cada semana experimental, se tuvo en cuenta el factor variedad, la RS y la interacción entre la variedad por la RS (Anexo Tabla A-1 y Tabla A-2).

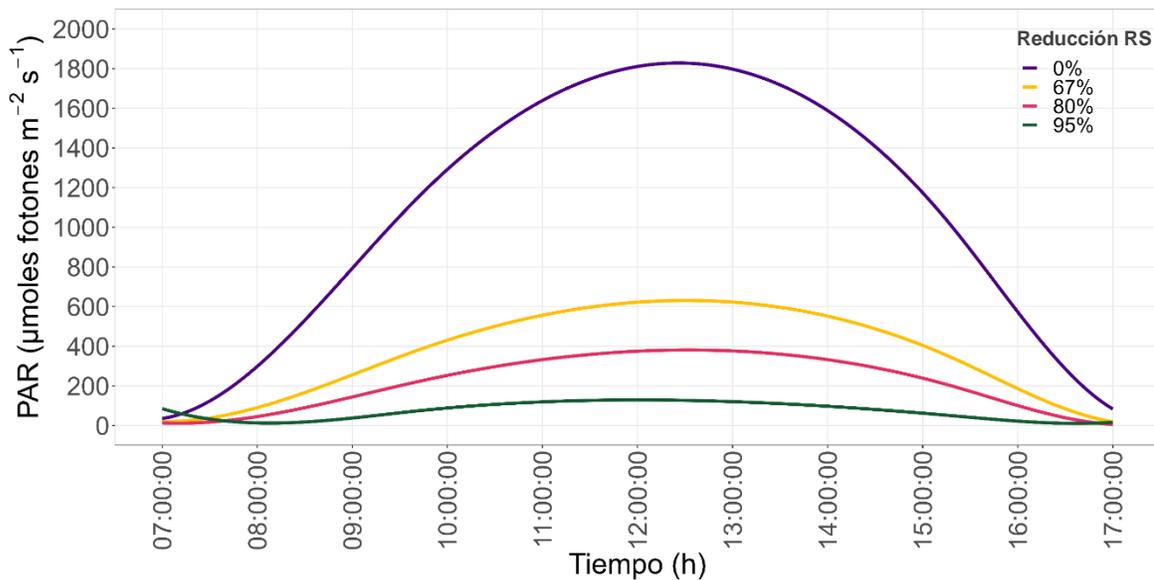
Dentro del período de las siete semanas de evaluación, se identificaron pocas diferencias estadísticamente significativas entre el factor variedad y la interacción entre variedad y RS. Debido a la falta de consistencia estadística a lo largo del tiempo, se determinó que estos dos factores no aportaron significativamente al desarrollo y explicación de los resultados del estudio.

En contraste con lo mencionado anteriormente, el factor RS demostró ser consistente, mostrando diferencias estadísticamente significativas en la mayoría parámetros y semanas evaluadas. Por lo tanto, se consideró como el factor principal para explicar las respuestas fisiológicas observadas. Estadísticamente, los tres niveles de RS presentaron similitudes entre sí en la mayoría de los parámetros, pero mostraron diferencias significativas al compararse con el testigo. Por esa razón, los resultados de las pruebas de comparación de medias y los gráficos de este capítulo se realizaron específicamente para el factor RS.

1.3.1 Variación diaria de la radiación fotosintéticamente activa

Durante las siete semanas de evaluación se monitoreo la variación incidente de la PAR en las telas oscuras desde las 7 h hasta las 17 h (Figura 2-1). Se encontró que en promedio el testigo a campo abierto (0%) presento valores entre los 103 – 1777 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que, reducciones del 67% presentaron una variación entre 30 - 620 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el 80% entre 17 - 374 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el 95% entre 1 - 129 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Figura 1- 1: Variación diaria de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) a la baja radiación.

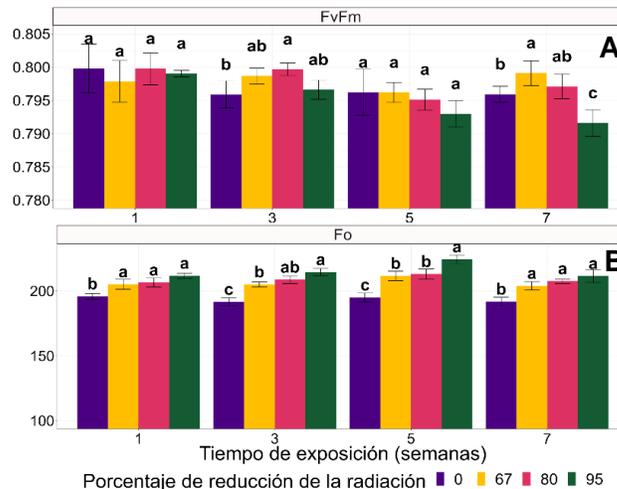


Nota: Los datos corresponden al promedio diario de las siete semanas de evaluación desde las 7 h hasta las 17 h.

1.3.2 Fluorescencia de la clorofila

La prueba de comparación de medias y los gráficos se realizaron para el factor RS con significancia estadística ($P \leq 0,05$) en todas las semanas de evaluación. Aunque en la anova, Fv/Fm presentó diferencias estadísticas en la séptima semana de evaluación (Anexo Tabla A-1), la prueba de medias evidencio un promedio general de 0,80 (Figura 1-2A), valor representativo de una planta sana o no estresada (Koetle et al., 2022; Masoabi et al., 2023; Sakaigaichi et al., 2019). La Fo, por el contrario, presentó diferencias significativas en las siete semanas de evaluación (Anexo Tabla A-1), y en condición de baja RS (67, 80 y 95%) tuvo un incremento promedio del 8,6% comparado con el testigo (0%) durante las siete semanas evaluadas (Figura 1-2B).

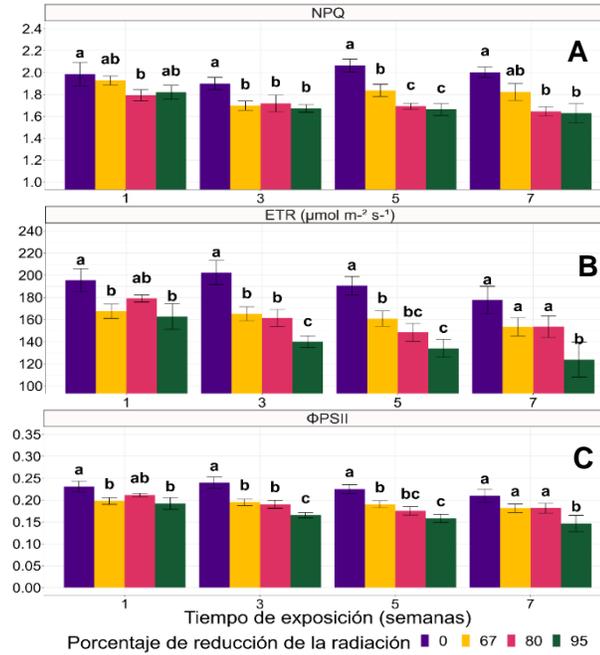
Figura 1- 2: Variables de fluorescencia en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: A): Rendimiento cuántico máximo del PSII (Fv/Fm), B) Fluorescencia mínima (Fo). Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$). según la prueba LSD.

La ETR y Φ PSII presentaron diferencias significativas en las siete semanas de evaluación (Anexo Tabla A-1). Contrario a NPQ, que solo las presentó en la semana 3, 5 y 7. En la Figura 1-3A. Como respuesta el NPQ, fue mayor en un 12% en el testigo (0%) comparado con los tratamientos de baja RS (67, 80 y 95%). Entre tanto, la ETR y Φ PSII disminuyeron en promedio en un 19,5% en las siete semanas de evaluación (Figura 1-3B y Figura 1-3C).

Figura 1- 3: Variables de fluorescencia en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración

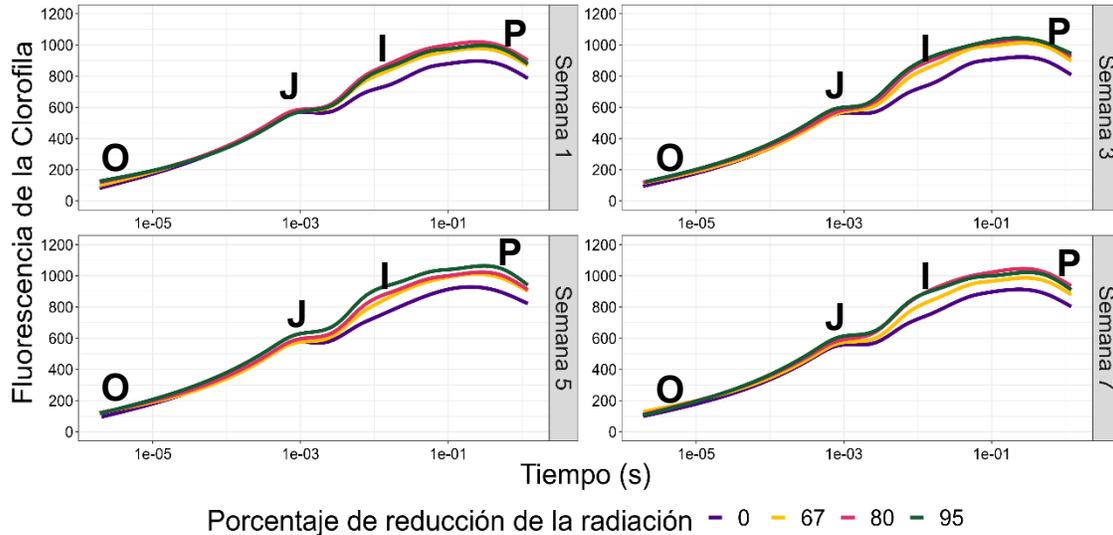


Nota: A) Disipación no fotoquímica de la energía (NPQ), B) Tasa de transporte de electrones (ETR), C) Rendimiento fotoquímico operacional del PSII (ΦPSII). Se ilustra el gráfico de barras con medias y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

1.3.3 Análisis transitorio rápido de la fluorescencia de clorofila (OJIP)

La prueba de comparación de medias y los gráficos se realizaron para el factor RS, los parámetros que presentaron significancia estadística ($P \leq 0,05$) en todas las semanas de evaluación. La construcción de la curva OJIP permitió determinar la dinámica de emisión de la fluorescencia en los pasos F_0 , F_j , F_i y F_p (Figura 1-4). El paso F_0 presentó diferencias significativas a partir de la tercera semana y el paso F_j a partir de la quinta semana (Anexo Tabla A-2). No obstante, los pasos F_i y F_p fueron los más sensibles al presentar diferencias significativas desde la primera semana y durante todo el tiempo experimental (Anexo Tabla A-2).

Figura 1- 4: Curva OJIP (*origin, inflection, intermediary peak, and peak*) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.

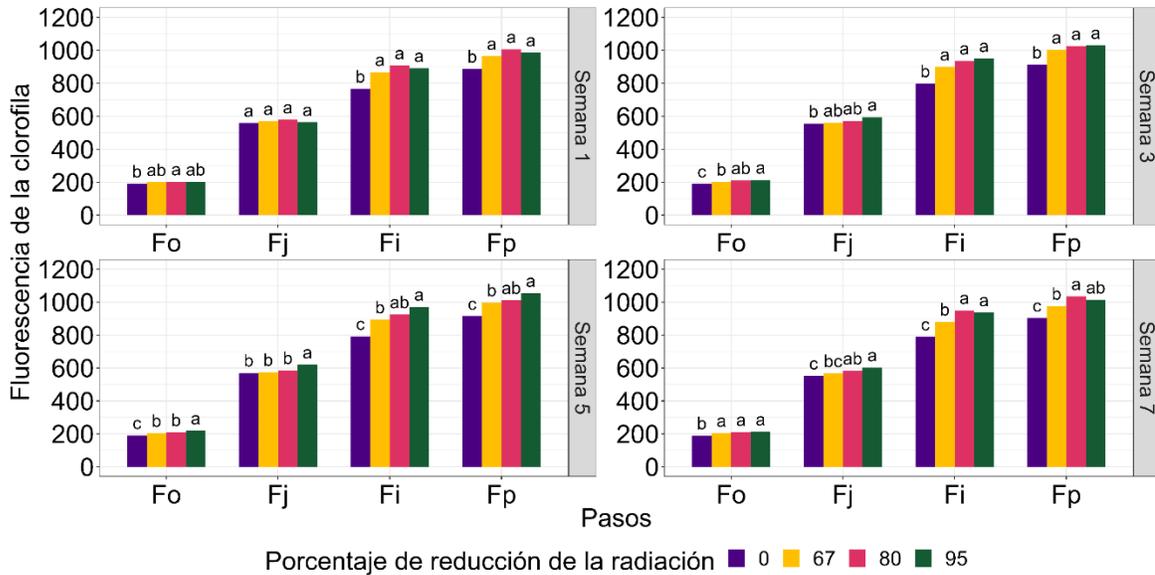


Nota: La curva es una representación de los datos de fluorescencia trazados en una escala de tiempo logarítmica por cada semana de evaluación.

La prueba de comparación de medias para la curva OJIP evidenció que, a partir de la tercera semana, el paso F_o presentó un incremento promedio del 9% en la emisión de fluorescencia en todos los porcentajes de reducción de la RS (67, 80 y 95%) comparado con el testigo (0%) (Tabla A- 3). El paso F_j aunque se afectó a partir de la tercera semana, la diferencia significativa solo se presentó a 95% de reducción de la RS con un incremento promedio de 8,5% en la emisión de la fluorescencia en relación al testigo (0%) (Tabla A- 3).

Por el contrario, el paso F_i y el F_p revelaron diferencias significativas entre los tratamientos reducción de la RS (67, 80 y 95%) y el testigo (0%) en cada una de las semanas evaluadas (Figura 1-5). En promedio la emisión de fluorescencia en condición de baja RS se incrementó en 16.6% en el paso F_i y en 11,5 % en el paso F_p cuando se compararon con el testigo (0%) (Tabla A- 3).

Figura 1- 5: Análisis transitorio OJIP (*origin, inflection, intermediary peak, and peak*) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración

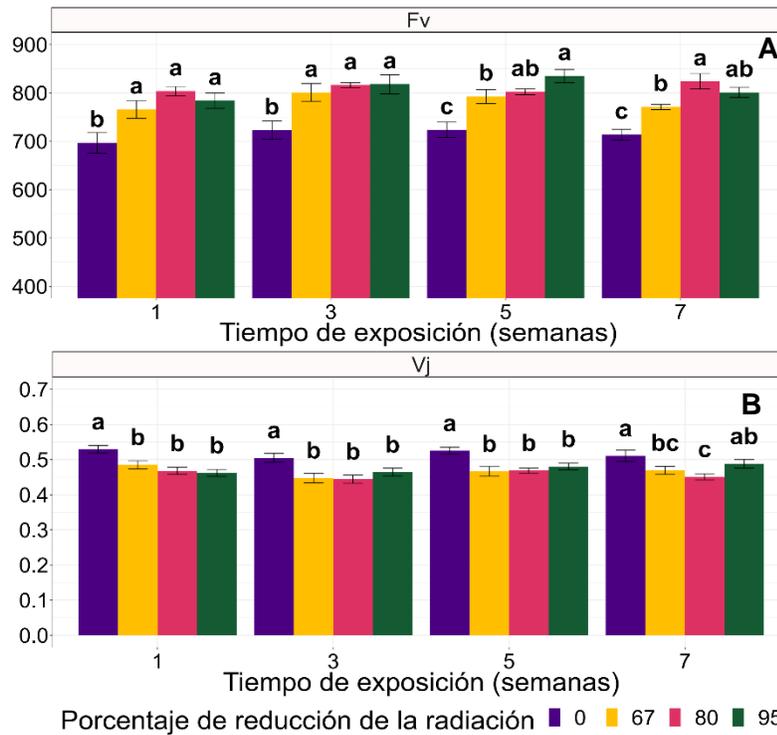


Nota: Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística (P < 0.05). según la prueba LSD.

Continuando con los parámetros técnicos, la V_t y la M_o no presentaron diferencias significativas en ninguno de los factores analizados en el modelo ni en ninguna de las semanas evaluadas. En cambio, la F_v y fluorescencia variable a 2_{ms} o en el paso J (V_j) presentaron diferencias en el factor RS en cada una de las semanas de evaluación (Anexo Tabla A-2).

Durante las siete semanas de evaluación F_v tuvo un incremento medio porcentual del 12% en la emisión de fluorescencia en la reducción de la RS (67, 80 y 95%) comparado con el testigo (0%) (Figura 1-6A). En cambio, los valores de V_j oscilaron entre 0.45 – 0.47 en la reducción de la RS (67, 80 y 95%) y entre 0,51 – 0,53 para el testigo (0%), lo que equivale a una reducción del 11,5% en condición de baja RS (Figura 1-6B).

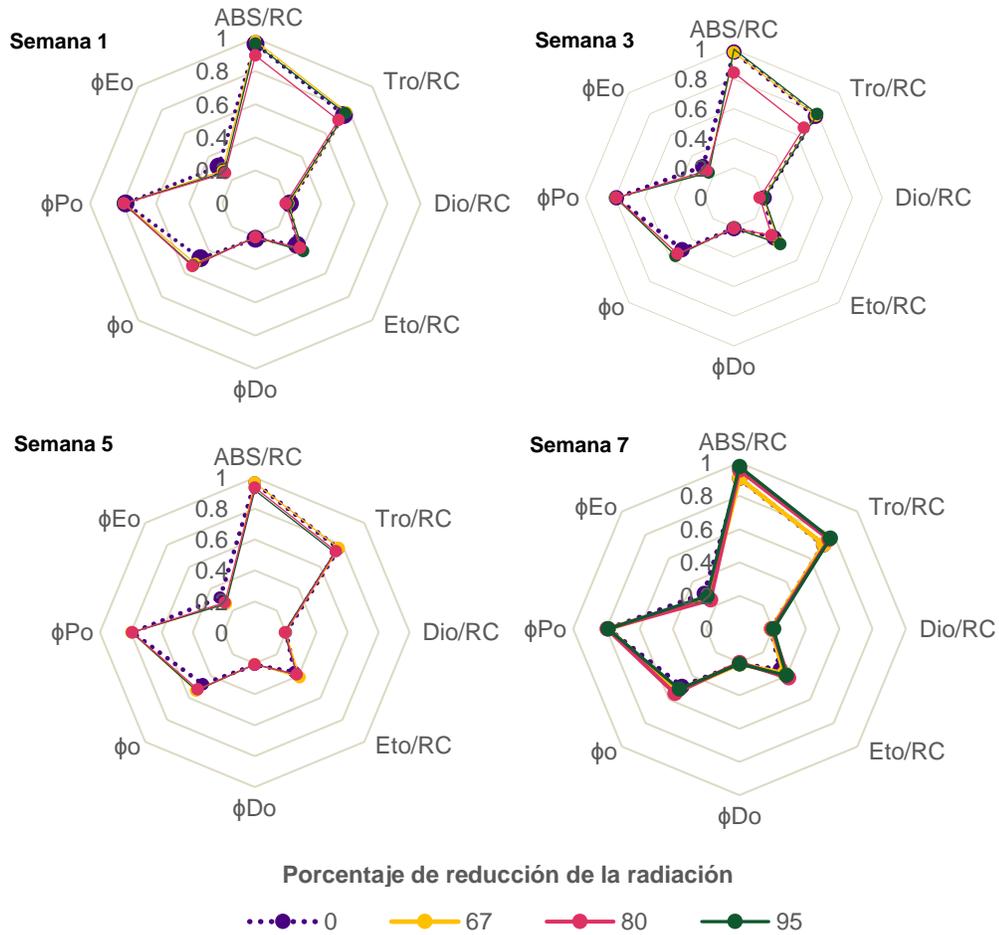
Figura 1- 6: Parámetros OJIP (*origin, inflection, intermediary peak, and peak*) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.



Nota: A) Fluorescencia máxima variable (Fv), B) Fluorescencia relativa en el paso J (Vj). Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$). según la prueba LSD.

En la figura 1-7 se observa los flujos específicos de energía y eficiencias cuánticas en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración. Se encontró que ABS/RC, Dio/RC, Eto/RC y Tro/RC no se presentaron diferencias estadísticamente significativas en la semana 1, 5 y 7 (Anexo Tabla A-2). Del mismo modo, las eficiencias cuánticas ϕPo y ϕDo no mostraron diferencias estadísticamente significativas. No obstante, las variables Ψo y ϕEo si exhibieron diferencias estadísticamente significativas para el factor RS durante las siete semanas evaluadas (Anexo Tabla A-2).

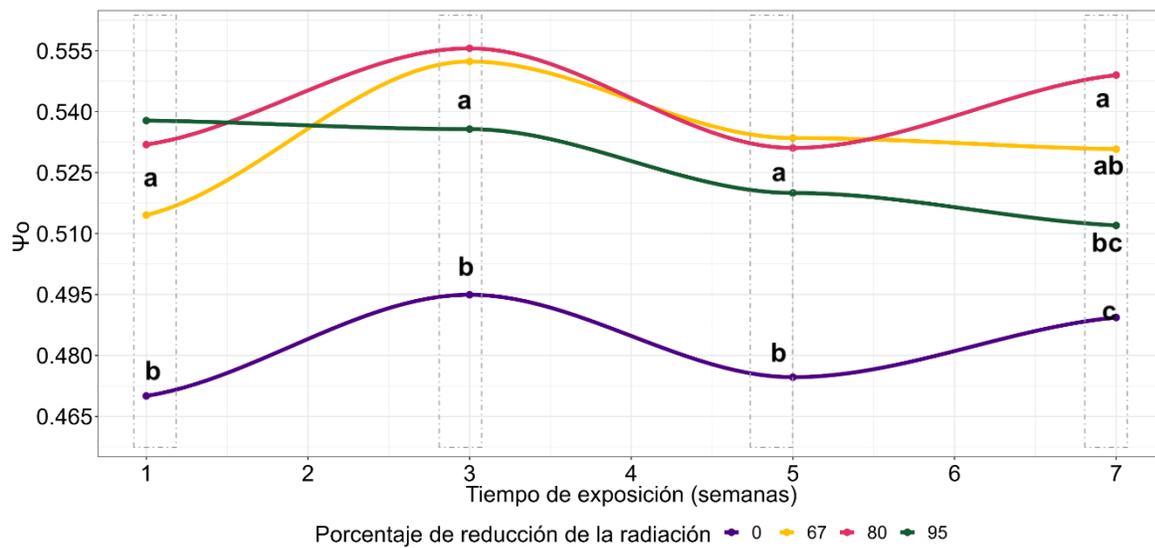
Figura 1- 7: Flujos de energía y eficiencias cuánticas en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración



Nota: ABS/RC :Absorción de fotones por centro de reacción; Dio/RC: Flujo de fotones absorbidos y disipados (fluorescencia + calor) por centro de reacción; Eto/RC:Flujo de transporte de electrones de QA a QB por centro de reacción; Tro/RC: Tasa de captura de excitones por centro de reacción; φPo: Rendimiento máximo de la fotoquímica primaria; φDo: Producto cuántico máximo de disminución de excitación fotoquímica; Ψo: Eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón más allá de QA- en la cadena de transporte de electrones; φEo: Probabilidad de un fotón absorbido mueva un electrón después de QA-.

La prueba de comparación de medias indicó que en la semana 1, 3 y 5 el valor de Ψ_o fue mayor en las diferentes reducciones de la RS (67, 80 y 95%) con un incremento promedio del 11,25% respecto al testigo (0%). Mientras que, en la séptima semana, Ψ_o aumentó 12,2% cuando la reducción de la RS fue del 80%. El promedio general de las siete semanas de evaluación mostró un incremento del 10,5% en Ψ_o en condición de baja RS (Figura 1-8).

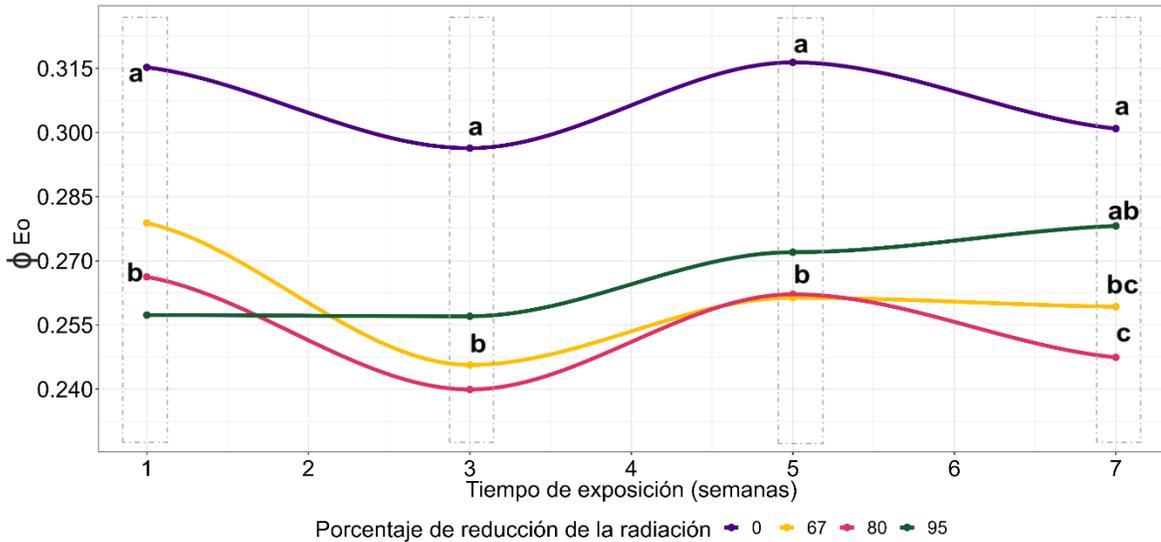
Figura 1- 8: Eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón después de QA^- (Ψ_o) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración



Nota: Se ilustra el gráfico de líneas con medias (n=4). Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

En contraposición, ϕE_o evidenció valores bajos en la semana 1, 3 y 5 en todas las reducciones de la RS (67, 80 y 95%). En la séptima semana, la diferencia fue significativa a una reducción del 80% de la RS. Durante las siete semanas de evaluación la reducción de la RS suscitó una pérdida promedio de eficiencia del 15,3% (Figura 1-9).

Figura 1- 9: Probabilidad de un fotón absorbido mueva un electrón después de QA⁻ (ϕ_{EO}) en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración.

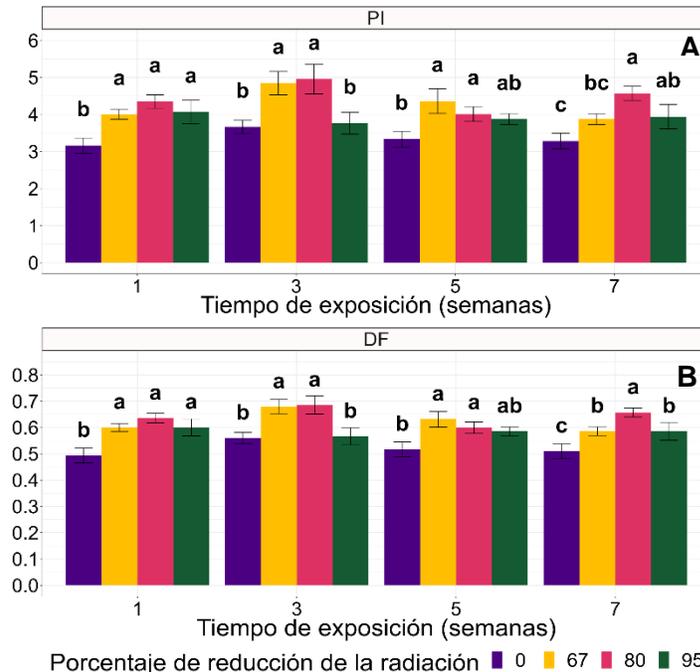


Nota: Se ilustra el gráfico de líneas con medias (n=4). Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

Siguiendo con los índices vitales, se encontró diferencias significativas en el factor RS en cada una de las semanas de evaluación (Anexo Tabla A-2). La respuesta del PI a la reducción de la RS (67, 80 y 95%) mostró un incremento promedio del 25% comparados con el testigo (0%) durante las siete semanas evaluadas (Figura 1-10A).

De manera similar, el DF a baja RS (67, 80 y 95%) presentó un incremento promedio del 17,3% en contraste con el testigo (0%) durante las siete semanas de evaluadas (Figura 1-10B).

Figura 1-10 Índices vitales en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar en la fase de maduración



Nota: A) Índice de funcionamiento de centros de reacción activos (PI), B) Fuerza impulsora en el PSII con respecto a la absorción de luz (DF). Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

1.4 Discusión

La RS es un componente vital para la fotosíntesis y el exceso o bajo suministro puede limitar el rendimiento de los cultivos (Valladares & Niinemets, 2008). Está es absorbida para reacciones fotoquímicas o emitidas en forma de calor y fluorescencia como mecanismo de fotoprotección (Azcón-Bieto & Talón, 2003). El uso de la fluorescencia de la clorofila permite medir la eficiencia de la fotosíntesis especialmente en condiciones de estrés abiótico (Moreno et al., 2008), donde tiende a incrementarse (Baker, 2008).

Para esta investigación se determinó el efecto de diferentes porcentajes de reducción de la RS (67, 80 y 95%) sobre la eficiencia fotoquímica en dos variedades de caña de azúcar durante la fase de maduración. Aunque se observaron diferencias entre variedades e interacciones en ciertos parámetros, estas diferencias no fueron consistentes en las siete

semanas de evaluación. Sin embargo, la RS resultó ser el factor principal en las respuestas fisiológicas, exhibiendo similitudes entre sí (67, 80, 95%) en la mayoría de los casos comparado con el testigo (0%). Los resultados del análisis estadístico se realizaron para el factor RS, utilizando variables obtenidas mediante técnicas de medición de la fluorescencia de la clorofila, con el objetivo de determinar la eficiencia fotoquímica del cultivo.

La variable F_v/F_m se ha empleado como un indicador de la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (PSII). En condiciones de estrés, la planta puede presentar una disminución significativa en el valor de F_v/F_m (Murchie & Lawson, 2013). Los hallazgos del estudio señalaron que la baja RS (67, 80 y 95%) no ocasionó daño fotoquímico en PSII, ya que el valor promedio de F_v/F_m fue de 0,80 (Figura 1-2A). Estos resultados son respaldados por informes previos en caña de azúcar, donde se ha registrado valores de F_v/F_m entre 0,80 y 0,83 en plantas sanas y en condiciones no estresantes (Koetle et al., 2022; Masoabi et al., 2023; Sakaigaichi et al., 2019).

El estado funcional del PSII es clave en la fotosíntesis y determinante en la captación de RS y en la transferencia de energía. El análisis de F_o indica el grado de apertura de los centros de reacción en el PSII y establece una relación entre la emisión de fluorescencia y la capacidad del $P680^+$ para absorber la energía procedente de LCHII (Goltsev et al., 2016), permitiendo identificar los cambios en la eficiencia fotoquímica de una planta (Strasser et al., 2000). Considerando lo expuesto anteriormente, se encontró que F_o presentó un incremento promedio general del 8,6% en la emisión de fluorescencia durante las siete semanas evaluadas (Figura 1-2B) debido a la baja RS (67, 80 y 95%). Los resultados obtenidos indican que, aunque el PSII es funcional, el bajo suministro de RS generó una alteración que disminuyó la eficiencia en la transferencia de energía de excitación proveniente de LCHII hacia $P680^+$ (Strasser et al., 2004), resultando en una mayor emisión de fluorescencia.

La disipación de la energía de excitación a través de la emisión de fluorescencia a baja RS (67, 80 y 95%) desestabilizó ETR y Φ_{PSII} (Figura 1-3B y Figura 1-3C), pues se encontró una reducción del 19,5 y 19,4% en la ETR y el Φ_{PSII} , respectivamente cuando se compararon con el testigo (0%). Teniendo en cuenta que estas variables establecen una conexión entre la eficiencia de las reacciones en la cadena de transporte de electrones y

el estado funcional del PSII en condiciones adversas (Stirbet & Govindjee, 2011), las disminuciones observadas posiblemente generen un impacto negativo en el rendimiento de la caña de azúcar.

La fluorescencia de la *clorofila a*, además de medir la eficiencia cuántica de la fotoquímica (F_v/F_m , Φ_{PSII}), permite cuantificar la porción de energía que se disipa como calor (NPQ), (Murchie & Lawson, 2013). En el estudio se observó que NPQ fue mayor en el testigo (0%) y menor a baja RS (67, 80 y 95%). Un NPQ alto indica mayor disipación térmica de la energía como mecanismo de fotoprotección. El testigo presentó un NPQ alto porque a campo abierto la RS incidente fue mayor, al igual que el riesgo de fotoinhibición del PSII por desacople de la proteína D1 (Kochetova et al., 2022). Sin embargo, en condiciones de baja RS, NPQ se redujo en un 12%, no se activó en la misma proporción que en el testigo, ya que la disponibilidad de energía radiante fue menor (Figura 1-3A). Por lo tanto, se puede afirmar que el exceso de energía fue disipado mediante el proceso de fluorescencia, lo cual podría explicar el incremento observado en el valor de F_o (Figura 1-2B).

Mediante la metodología OJIP es posible cuantificar los flujos de energía en las membranas de los tilacoides y la eficiencia de la transferencia de electrones en el PSII, identificar la pérdida de energía de excitación por emisión de fluorescencia en diferentes puntos en un tiempo determinado y relacionarlos con el estado redox de los aceptores y la actividad de los centros de reacción del PSII (Goltsev et al., 2016). Esto ofrece una ventaja con respecto a las mediciones en hojas adaptadas a la luz descritos anteriormente. Para nuestro conocimiento, no hay reportes del uso de OJIP en caña de azúcar para la medición del impacto de la baja radiación sobre la fase fotoquímica de la fotosíntesis durante la fase de maduración.

La curva OJIP se compone de varios pasos que representan etapas específicas de la excitación de la clorofila y la transferencia de electrones (Zhang et al., 2016). En los pasos O-J, los centros de reacción están abiertos y pueden recibir la energía de excitación. Esto indica la aceptación de electrones procedentes de $P680^*$ y una reducción parcial de QA^- (Tsimilli-Michael, 2020). En esta investigación, se observó un aumento en la emisión de fluorescencia en el paso J desde la tercera hasta la séptima semana, cuando la planta experimentó una reducción del 95% de la RS incidente (Anexo Tabla A-3). Este aumento

sugiere que una condición extrema de baja RS puede llevar a la desactivación del complejo de evolución del oxígeno (OEC) debido a un bloqueo en la transferencia de electrones desde el lado donador de electrones al lado aceptor P680⁺, causado por la falta de energía (Franić et al., 2020). Esto podría resultar en la retención de electrones en los estados S₂/S₃ del complejo de evolución de oxígeno, lo que, a su vez podría generar una molécula de clorofila excitada (Ch*) capaz de originar especies reactivas de oxígeno (ROS) (Sharkey et al., 2012).

No obstante, en la séptima semana, el valor de Fv/Fm fue de 0.79 (Figura 1-2A), lo que sugiere que el nivel de estrés no alcanzó un grado tan severo como para perturbar significativamente la homeostasis de las ROS y causar daños en PSII. En este contexto, es posible que la disponibilidad limitada de energía (reducción del 95% de la RS) haya afectado la fotólisis del agua debido a la pérdida de capacidad oxidativa de P680*. Este tipo de alteraciones en el flujo de energía, incrementan la emisión de fluorescencia, afectan negativamente la oxidación de QA⁺ y el transporte de electrones a lo largo de PSII.

A pesar de esto, se observó que los pasos I-P fueron los más sensibles a la baja RS (67, 80 y 95%), ya que desde la primera semana de evaluación y hasta la séptima, incrementaron en promedio la emisión de fluorescencia en un 16,6% y 11,5%, respectivamente comparados con el testigo (0%) (Figura 1-5). Estos pasos están relacionados con el estado redox del pool de quinonas (QA, QB, PQ) y el paso de electrones hacia el complejo citocromo (Cyt b₆f) (Stirbet & Govindjee, 2011). Debido a que el incremento de la fluorescencia se da en primera instancia en el paso I, se asume que la alteración de las reacciones fotoquímicas en el PSII es ocasionada por el bloqueó en la transferencia de electrones de QA⁻ a QB⁺, lo que consecuentemente generaría un incremento de fluorescencia en el paso P.

Es probable que el bloqueo en la transferencia de electrones ocurra por daño en la proteína P680 o por falta de energía para la reoxidación de QA⁻ (Strasser et al., 2000). Teniendo en cuenta que, Fv/Fm (Figura 1-2A) presentó un valor normal, se descartan daños por fotooxidación en PSII. Sin embargo, Shibamoto et al. (2009), señalan que la alta emisión de fluorescencia es proporcional a la cantidad de QA⁻ reducida, lo que podría confirmar que QA⁻ no se pudo reoxidar afectado el flujo normal de electrones hacia QB⁺ y demás aceptores, generando un cuello de botella como lo mencionan Sales et al. (2023) en su

estudio. Estos resultados esclarecen el efecto de la baja RS sobre la ETR y Φ_{PSII} , indicando reducción de la eficiencia en las reacciones fotoquímicas (He & Li, 2021; Zhang et al., 2016) y posible afectación en la producción final de energía química destinada al ciclo de Calvin-Benson.

Al analizar los parámetros biofísicos de la curva OJIP (Figura 1-6), se observó que los flujos de energía (ABS/RC, Dio/RC, Eto/RC y Tro/RC) no presentaron diferencias estadísticamente significativas en la mayoría de las semanas evaluadas, por lo cual no se tuvieron en cuenta como variables explicativas en este estudio.

Por el contrario, las eficiencias energéticas Ψ_o y ϕE_o presentaron diferencias significativas en condición de baja RS durante todas las siete semanas evaluadas. En promedio ϕE_o se redujo en un 15% a baja RS (Figura 1-9). Este resultado confirma que los fotones absorbidos no fueron suficientes para mover el electrón después de QA^- , generando un bloqueo como se mencionó anteriormente. Entre tanto, Ψ_o (Figura 1-8) se incrementó en un 10% a baja RS. Esto sugiere, que a pesar de la limitación en la cantidad de fotones disponibles en condición de baja RS, el sistema desarrolló una mayor capacidad para utilizar eficazmente los fotones, mejorando la eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón más allá de QA^- en la cadena de transporte de electrones, comparado con el testigo.

Kouřil et al. (2013) reportaron que a baja RS la síntesis de LHCII es mayor que la de complejos PSII. Un aumento en la cantidad de antenas podría mejorar la absorción de RS, mientras que, la baja densidad de centros de reacción podría reducir la competencia entre ellos, mejorando la eficiencia de captación y transferencia de excitones.

El parámetro F_v que representa la diferencia entre F_m y F_o , también actúa como indicador del estado funcional de PSII. Valores bajos de F_v indican una disminución en la actividad de PSII y aumento en la disipación térmica de la energía de excitación (Goltsev et al., 2016). En este estudio, se encontró que la baja RS causó un incremento del 12% en F_v (Figura 1-5A), lo cual confirma la eficiencia de PSII en la absorción de energía y la reducción de NPQ (Figura 1-3A). Por el contrario, V_j (QA^-/QA) evalúa la eficiencia del transporte de electrones en PSII y representa la fracción de QA^- con relación a la quinona

total (Goltsev et al., 2016; Kumar et al., 2020), se redujo en un 10% a baja RS (Figura 1-5B), lo que significa que se alteró la transferencia del electrón hacia QB^+ (Goltsev et al., 2016; Kumar et al., 2020). Estos resultados ratifican que el bloqueo en el aceptor de electrones QA^- generó una reducción de eficiencia en las reacciones fotoquímicas del PSII.

Finalmente, los índices vitales se relacionan con la eficiencia y los daños que puede presentar el PSII en condición de estrés. El parámetro PI, es el índice de funcionamiento de PSII y el DF es un indicador de las fuerzas impulsoras en el PSII con respecto a la absorción de RS (Banks, 2017; Kumar et al., 2020; Stirbet et al., 2014; Tsimilli-Michael, 2020). En el estudio, PI (25%) y DF (18%) se incrementaron a baja RS (Figura 1-9). Esto sugiere que, la estructura y función del PSII no fue alterada y que LHCII y los centros de reacción fueron más eficientes en la absorción y transferencia de excitones.

1.5 Conclusión

Estos resultados destacan que, las variedades de caña de azúcar y su interacción con la RS no exhibieron diferencias estadísticamente significativas y consistentes a lo largo del período de estudio.

La RS resultó ser el factor principal que influyó en las respuestas fotoquímicas de la caña de azúcar. Los tres niveles de RS exhibieron similitudes entre sí (67, 80 y 95%) pero fueron diferentes al testigo (0%) en la mayoría de los parámetros y semanas evaluadas.

La respuesta fotoquímica de la caña de azúcar a la baja RS (67, 80 y 95%) determino que:

- i) No hubo daño en el PSII (alto F_v , PI y un valor normal de F_v/F_m)
- ii) La eficiencia en la absorción de fotones disponibles fue mayor (altos Ψ_o y DF)
- iii) La contribución de NPQ como mecanismo de fotoprotección se redujo y en su lugar fue mediada por la emisión de fluorescencia.
- iv) Se genero un bloqueo en el transporte de los electrones a partir del aceptor QA^- (alto FI, FP y bajo ϕE_o , V_j)
- v) El bloqueo disminuyó la eficiencia de inversión de energía de excitación reduciéndose ETR y Φ_{PSII} .

1.6 Referencias Bibliográficas

- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2003). Fundamentos de fisiología vegetal. In McGrawHill.
- Bąba, W., Kompała-Bąba, A., Zabochnicka-świętek, M., Luźniak, J., Hanczaruk, R., Adamski, A., & Kalaji, H. M. (2019). Discovering trends in photosynthesis using modern analytical tools: More than 100 reasons to use chlorophyll fluorescence. In *Photosynthetica* (Vol. 57, Issue 2, pp. 668–679).
<https://doi.org/10.32615/ps.2019.069>
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59(1), 89–113.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Banks, J. M. (2017). Continuous excitation chlorophyll fluorescence parameters: a review for practitioners. *Tree Physiology*, 37(8), 1128–1136.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx059>
- Díaz-Torres, J. J., Hernández-Mena, L., Murillo-Tovar, M. A., León-Becerril, E., López-López, A., Suárez-Plascencia, C., Aviña-Rodríguez, E., Barradas-Gimate, A., & Ojeda-Castillo, V. (2017). Assessment of the modulation effect of rainfall on solar radiation availability at the Earth's surface. *Meteorological Applications*, 24(2), 180–190. <https://doi.org/10.1002/met.1616>
- FAO. (2020). Sugarcane | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/sugarcane/en/>
- Franić, M., Jambrović, A., Zdunić, Z., Šimić, D., & Galić, V. (2020). Photosynthetic properties of maize hybrids under different environmental conditions probed by the chlorophyll a fluorescence. *Maydica*, 64(3).
- Goltsev, V. N., Kalaji, H. M., Paunov, M., Bąba, W., Horaczek, T., Mojski, J., Kociel, H., & Allakhverdiev, S. I. (2016). Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russian Journal of Plant Physiology*, 63(6), 869–893. <https://doi.org/10.1134/S1021443716050058>
- HE, Q., & LI, D. (2021). Assessing shade stress in leaves of turf-type tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Photosynthetica*, 59(4), 478–485.
<https://doi.org/10.32615/ps.2021.037>
- Kaur, G., Singh, G., Motavalli, P. P., Nelson, K. A., Orłowski, J. M., & Golden, B. R. (2020). Impacts and management strategies for crop production in waterlogged or flooded soils: A review. *Agronomy Journal*, 112(3), 1475–1501.
<https://doi.org/10.1002/agj2.20093>

- Kochetova, G. V., Avercheva, O. V., Bassarskaya, E. M., & Zhigalova, T. V. (2022). Light quality as a driver of photosynthetic apparatus development. *Biophysical Reviews*, 14(4), 779–803. <https://doi.org/10.1007/s12551-022-00985-z>
- Koetle, M. J., Snyman, S. J., & Rutherford, R. S. (2022). Ex vitro Morpho-Physiological Screening of Drought Tolerant Sugarcane Epimutants Generated Via 5-Azacytidine and Imidacloprid Treatments. *Tropical Plant Biology*, 15(4), 288–300. <https://doi.org/10.1007/s12042-022-09323-9>
- Kouřil, R., Wientjes, E., Bultema, J. B., Croce, R., & Boekema, E. J. (2013). High-light vs. low-light: Effect of light acclimation on photosystem II composition and organization in *Arabidopsis thaliana*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1827(3), 411–419. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.12.003>
- Kumar, D., Singh, H., Raj, S., & Soni, V. (2020). Chlorophyll a fluorescence kinetics of mung bean (*Vigna radiata* L.) grown under artificial continuous light. *Biochemistry and Biophysics Reports*, 24, 100813. <https://doi.org/10.1016/j.bbrep.2020.100813>
- Masoabi, M., Snyman, S., & Van der Vyver, C. (2023). Characterisation of an ethyl methanesulfonate-derived drought-tolerant sugarcane mutant line. *Annals of Applied Biology*, 182(3), 343–360. <https://doi.org/10.1111/aab.12823>
- McPhaden, M. J. (2003). El Niño and La Niña: Causes and Global Consequences. *Encyclopedia of Global Environmental Change, Volume 1, The Earth System: Physical and Chemical Dimensions of Global Environmental Change*, 1, 353–370. <https://www.pmel.noaa.gov/gtmba/featured-publication/el-niño-and-la-niña-causes-and-global-consequences>
- Moreno, G., Vela, P., & Salcedo Alvarez, Martha, O. (2008). La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, 27(4), 119–129. <http://redalyc.uaemex.mx/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=49011464003>
- Moustakas, M., Guidi, L., & Calatayud, A. (2022). Editorial: Chlorophyll fluorescence analysis in biotic and abiotic stress, volume II. *Frontiers in Plant Science*, 13, 4569. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1066865>
- Muhammad, I., Shalmani, A., Ali, M., Yang, Q.-H., Ahmad, H., & Li, F. B. (2021). Mechanisms Regulating the Dynamics of Photosynthesis Under Abiotic Stresses. *Frontiers in Plant Science*, 11, 615942. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615942>
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., & Allakhverdiev, S. I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1767(6), 414–421. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2006.11.019>

- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3983–3998. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Nelson, N., & Yocum, C. F. (2006). Structure and function of photosystems I and II. *Annual Review of Plant Biology*, 57(1), 521–565. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105350>
- Rühle, T., & Leister, D. (2016). Photosystem II Assembly from Scratch. *Frontiers in Plant Science*, 6(JAN2016), 1234. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01234>
- Sakaigaichi, T., Tsuchida, H., Adachi, K., Hattori, T., Tarumoto, Y., Tanaka, M., Hayano, M., Sakagami, J.-I., & Irei, S. (2019). Phenological Changes in the Chlorophyll Content and Its Fluorescence in Field-Grown Sugarcane Clones Under Over-Wintering Conditions. *Sugar Tech*, 21(5), 843–846. <https://doi.org/10.1007/s12355-018-0693-0>
- Sharkey, T. D., Bock, R., Planck, M., & Plant, M. (2012). Photosynthesis (J. J. Eaton-Rye, B. C. Tripathy, & T. D. Sharkey (eds.); Springer, Vol. 34). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1579-0>
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Singh Sidhu, G. P., Bali, A. S., Handa, N., Kapoor, D., Yadav, P., Khanna, K., Bakshi, P., Rehman, A., Kohli, S. K., Khan, E. A., Parihar, R. D., Yuan, H., Thukral, A. K., Bhardwaj, R., & Zheng, B. (2020). Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(2), 509–531. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-10018-x>
- Shibamoto, T., Kato, Y., Sugiura, M., & Watanabe, T. (2009). Redox Potential of the Primary Plastoquinone Electron Acceptor Q A in Photosystem II from *Thermosynechococcus elongatus* Determined by Spectroelectrochemistry. *Biochemistry*, 48(45), 10682–10684. <https://doi.org/10.1021/bi901691j>
- Shrivastava, A. K., Solomon, S., Rai, R. K., Singh, P., Chandra, A., Jain, R., & Shukla, S. P. (2015). Physiological Interventions for Enhancing Sugarcane and Sugar Productivity. *Sugar Tech*, 17(3), 215–226. <https://doi.org/10.1007/s12355-014-0321-6>
- Stirbet, A., Riznichenko, G. Y., Rubin, A. B., & Govindjee. (2014). Modeling chlorophyll a fluorescence transient: Relation to photosynthesis. *Biochemistry (Moscow)*, 79(4), 291–323. <https://doi.org/10.1134/S0006297914040014>
- Stirbet, Alexandrina, & Govindjee. (2011). On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104(1–2), 236–257. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2010.12.010>

- Strasser, R.J., Srivastava, A., & Tsimilli-Michael, M. (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation & Adaptation*, May 2014, 443–480. [http://www.hansatech-instruments.com/docs/the fluorescence transient.pdf](http://www.hansatech-instruments.com/docs/the%20fluorescence%20transient.pdf)
- Strasser, Reto J., Tsimilli-Michael, M., & Srivastava, A. (2004). Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient (pp. 321–362). https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_12
- Swoczyna, T., Kalaji, H. M., Bussotti, F., Mojski, J., & Pollastrini, M. (2022). Environmental stress - what can we learn from chlorophyll a fluorescence analysis in woody plants? A review. *Frontiers in Plant Science*, 13, 4936. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1048582>
- Takahashi, S., & Badger, M. R. (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, 16(1), 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.001>
- Terentyev, V. V. (2022). Macromolecular conformational changes in photosystem II: interaction between structure and function. *Biophysical Reviews*, 14(4), 871–886. <https://doi.org/10.1007/s12551-022-00979-x>
- Tsimilli-Michael, M. (2020). Special issue in honour of Prof. Reto J. Strasser - Revisiting JIP-test: An educative review on concepts, assumptions, approximations, definitions and terminology. *Photosynthetica*, 58(SPECIAL ISSUE), 275–292. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.150>
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Viola, S., Roseby, W., Santabarbara, S., Nürnberg, D., Assunção, R., Dau, H., Sellés, J., Boussac, A., Fantuzzi, A., & Rutherford, A. W. (2022). Impact of energy limitations on function and resilience in long-wavelength Photosystem II. *ELife*, 11. <https://doi.org/10.7554/eLife.79890>
- Zhang, H., Zhong, H., Wang, J., Sui, X., & Xu, N. (2016). Adaptive changes in chlorophyll content and photosynthetic features to low light in *Physocarpus amurensis* Maxim and *Physocarpus opulifolius* “Diabolo.” *PeerJ*, 4(6), e2125. <https://doi.org/10.7717/peerj.2125>

2. Capítulo II: Fotosíntesis de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a la baja radiación

Resumen

A partir de la caña de azúcar se obtiene azúcar y subproductos. Su rendimiento depende del contenido de sacarosa en los tallos, que alcanza su punto máximo hasta la maduración. La genética y el clima influyen en esta acumulación. La variabilidad climática, puede afectar la calidad de la radiación solar (RS), la fotosíntesis y la sincronía en los ciclos C_4 - C_3 , incrementando las fugas de CO_2 . El objetivo del estudio fue determinar el efecto de la baja RS sobre la fotosíntesis de dos variedades de caña de azúcar durante la fase de maduración en Colombia. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%) mediante el uso de mallas de color negro. Para la construcción de curvas de luz y de carbono intercelular, se empleó un equipo de intercambio de gases. Aunque se observaron diferencias entre variedades e interacciones en ciertos parámetros, estas diferencias no fueron consistentes en las siete semanas de evaluación. Sin embargo, se destacó la RS como el factor determinante en las respuestas fotosintéticas, exhibiendo similitudes entre sí, pero difiriendo del testigo. La baja RS no alteró la eficiencia cuántica; sin embargo, redujo en promedio la tasa máxima de fotosíntesis y el punto de compensación de luz en un 25% y 42%, respectivamente. La respiración disminuyó en un 44%, la tasa de transporte de electrones, en un 23% y la actividad de la enzima RuBisCO, en un 33%. Esto indica que, aunque la caña de azúcar absorbió la RS disponible y redujo su gasto energético, la baja RS disminuyó la tasa de conversión de energía lumínica a energía química. Esta disminución en la producción de ATP y NADPH afectó la sincronía de los ciclos C_4 y C_3 , alteró la regeneración de RuBP y la actividad de la enzima RuBisCO. Como resultado, la baja RS resultó en una reducción promedio del 22% en la tasa de fotosíntesis, debido a la disminución de la velocidad de las reacciones de carboxilación en el ciclo de Calvin-Benson.

Palabras Clave: Sombra, vía C_4 , punto de compensación de luz, curva A/Ci, PEP carboxilasa, RuBisCO.

2.1 Introducción

La caña de azúcar pertenece al género *Saccharum spp.*, tiene su origen en las islas del Archipiélago Malayo, Nueva Guinea y Polinesia (Parthasarathy, 1948). Es un cultivo industrial y fuente económica de países ubicados en zonas tropicales y subtropicales (Moore et al., 2013). Es usada como materia prima para la producción de azúcar, etanol, bagazo y bioenergía, entre otros. Además, a nivel mundial cuenta con una superficie cultivada de 26,3 millones de hectáreas con una producción de 1.900 millones de toneladas anuales (FAO, 2022).

La maduración de la caña de azúcar corresponde a la fase donde se alcanza la máxima acumulación de sacarosa en los tallos de la planta (Shanthi et al., 2022). El éxito de este proceso depende de la combinación de factores climáticos, el potencial genético de cada variedad y el manejo del cultivo (Cardozo & Sentelhas, 2013). Durante la fase de maduración, se requieren condiciones climáticas particulares, que incluyen cielos despejados, ausencia de precipitaciones, así como días cálidos y secos, que favorecen la acumulación de sacarosa (Zhao & Li, 2015).

Las precipitaciones prolongadas durante la fase de maduración no solo impactan la acumulación de sacarosa debido al exceso de humedad, sino también debido al incremento de días nublados, lo cual reduce la radiación solar (RS) incidente sobre el cultivo (Cardozo & Sentelhas, 2013).

La RS es la principal fuente de energía que impulsa el proceso de fotosíntesis (Ávila-Zárraga, 2009). Sin embargo, su influencia va más allá del suministro de energía ya que también regula y ejerce control sobre diversos procesos fisiológicos y bioquímicos del aparato fotosintético, lo cual resulta determinante en el crecimiento y rendimiento del cultivo (Durand et al., 2021).

La caña de azúcar es una especie con metabolismo fotosintético C₄, caracterizada por presentar adaptaciones anatómicas y bioquímicas que le confieren una mayor eficiencia en la fijación de carbono (von Caemmerer & Furbank, 2016).

En especies C_4 , la fijación de carbono ocurre en el mesófilo mediante la acción de la enzima anhidrasa carbónica, la cual cataliza la hidratación de CO_2 para producir bicarbonato (HCO_3^-). La enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) convierte el HCO_3^- en oxalacetato y luego en malato, el cual es descarboxilado en la vaina del haz liberando piruvato y CO_2 . El piruvato se transloca al mesófilo para regenerar la enzima fosfoenolpiruvato (PEP). Mientras que, el CO_2 se asimila en forma de glucosa a través de la acción de la enzima ribulosa 1,5 bisfosfato carboxilasa-oxigenasa (RuBisCO) en el ciclo de Calvin-Benson (Denton et al., 2013; Ludwig, 2013; Lundgren et al., 2014).

El mecanismo de concentración de carbono que poseen las especies C_4 , reduce la actividad oxigenasa de la RuBisCO y disminuye los costos fotorrespiratorios comparado con especies C_3 (Sage et al., 2012). No obstante, la regeneración de PEP en las células del mesófilo requiere gastos energéticos adicionales, cuya compensación dependerá de la eficiencia en el uso de la RS y la inversión energética en la fotoquímica de la planta (Marchiori et al., 2014; Yin et al., 2011).

La eficiencia en el uso de la RS está determinada por la calidad espectral y la capacidad del cultivo para interceptarla. Estos aspectos a su vez pueden ser limitados por la alta variabilidad climática, la edad y por características morfológicas foliares propias de cada especie, afectando la conversión de la energía lumínica a energía química a través de la fotosíntesis (Sadras et al., 2016).

Anteriormente, se explicó que las especies con vía C_4 emplean el ciclo C_4 para fijar el CO_2 y el ciclo C_3 para metabolizar el CO_2 y convertirlo en carbohidratos (Arce Cubas et al., 2023; Lundgren et al., 2014). Aunque este mecanismo de concentración de carbono confiere ventajas significativas, estas especies pueden ser más susceptibles a la alta fluctuación de la RS (Wang et al., 2022). La baja RS puede reducir la inducción fotosintética, alterar la sincronía en los ciclos C_4 y C_3 , disminuir la eficiencia cuántica para la fijación de CO_2 , incrementar la tasa de fotorrespiración y las fugas de CO_2 , lo que conlleva a una reducción en la eficiencia fotosintética (Kubásek et al., 2013; Wang et al., 2022).

Ante la elevada variabilidad de la RS, la planta implementa una serie de adaptaciones en su maquinaria fotosintética. Entre estas, se incluye la modulación de las enzimas que intervienen en el ciclo de reducción de carbono, la modificación de los componentes del

transporte de electrones, y la regulación de las proteínas y pigmentos fotosintéticos (Mathur et al., 2018). Por esta razón, el coste energético de la fotosíntesis es mayor en RS fluctuante que en condiciones de estado estacionario (Wang et al., 2022).

Para lograr una fotosíntesis óptima, es esencial que la enzima RuBisCO se encuentre activa y que ocurra la regeneración eficiente de la Ribulosa 1-5 bifosfato (RuBP) (Wimalasekera, 2019). En la fase lumínica de la fotosíntesis, la disponibilidad de RS regula la densidad de flujo fotónico y ejerce una influencia significativa en la producción de ATP y NADPH. Esta energía es crucial para la regeneración de RuBP y, al mismo tiempo, controla la actividad de la enzima RuBisCO (Kaiser et al., 2015; Mathur et al., 2018).

A nivel investigativo, las curvas de fotosíntesis/ radiación fotosintéticamente activa (A/PAR) y las curvas de fotosíntesis/carbono intercelular (A/Ci) permiten implementar modelos bioquímicos de fotosíntesis foliar en función de la intensidad lumínica y la concentración de CO₂ intercelular (Kabir et al., 2023). Esta información permite comprender los cambios metabólicos que ocurren en las enzimas involucradas en la asimilación de carbono, cuantificar la eficiencia y la capacidad fotosintética de las plantas, así como su adaptabilidad a diferentes ambientes (Herrmann et al., 2020; Stinziano et al., 2017).

Un ejemplo concreto de la utilidad de las curvas de luz y curvas A/Ci se ha observado en el estudio de Kabir et al. (2023), donde se evaluó la respuesta del pimiento a diferentes niveles de sombra. La curva A/Ci permitió el cálculo de parámetros bioquímicos de la fotosíntesis como la tasa máxima de carboxilación de Rubisco, la tasa máxima de transporte de electrones para la regeneración de RuBP, la respiración entre otros. A partir de dichos parámetros, Kabir et al. (2023) determinaron la actividad de la RubisCO en los diferentes tratamientos de sombra, su respuesta a diferentes concentraciones de CO₂ y como se relacionó con la capacidad fotosintética del pimiento. Mientras que, la construcción de curvas de luz les permitió estimar parámetros como el punto de compensación de luz, el rendimiento cuántico y la fotosíntesis neta máxima. Estos parámetros resultaron esenciales para comprender cómo la fotosíntesis se ve influenciada por la RS incidente, modelar la fotosíntesis y prever la productividad primaria con relación a la intensidad de la RS.

Para nuestro conocimiento, no se ha reportado la respuesta de las curvas A/PAR y A/Ci en condición de baja RS en la caña de azúcar durante la fase de maduración. En ese sentido, a partir de este estudio se busca determinar el efecto de la baja RS en la eficiencia fotosintética, de dos variedades contrastantes en su maduración natural y la acumulación de sacarosa (CC 01-678, de maduración temprana con alta acumulación de sacarosa, y CC 05-430, de maduración tardía con acumulación intermedia de sacarosa).

2.2 Metodología

2.2.1 Zona de estudio

El estudio se realizó en campo, en el lote 13E de la estación experimental San Antonio de los Caballeros, del Centro de investigación de la caña de azúcar de Colombia – CENICAÑA, georreferenciado en las coordenadas 3°21' N, 76°17' W. El lote de evaluación está ubicado en la zona agroecológica seca - semiseca perteneciente al valle del río Cauca, con una consociación de suelos Cantarina y Palmira, ambos con orden taxonómico Mollisols y correspondiente al grupo de suelo 6 – 11 y de humedad H1. La zona de estudio se encuentra a una altitud de 1000 m.s.n.m, con una precipitación de 1141 mm, humedad relativa de 80% y temperatura media anual de 23.3 °C.

2.2.2 Material vegetal y establecimiento del cultivo

Se utilizaron dos variedades de caña de azúcar Cenicaña-Colombia contrastantes en su maduración natural y acumulación de sacarosa: la CC 01-678 (madurez fisiológica temprana y alta sacarosa) y la CC 05-430 (madurez fisiológica tardía y sacarosa intermedia). Para la siembra del material se tomaron trozos de tallo con aproximadamente 4 yemas, se depositaron en el interior del surco asegurando los trozos de tallo quedaran traslapados y distribuidos uniformemente en cada parcela experimental. Posterior a la siembra, se programaron labores agronómicas necesarias para un adecuado crecimiento y desarrollo del cultivo (riegos periódicos, aporque, fertilización y control de arvenses). Las siete semanas de evaluación del experimento se llevaron a cabo entre Marzo y Abril del 2022 con un volumen de precipitación de 258 mm considerado normal para la época del año. La temperatura media fue de 23 °C y la RS media de 430 cal cm² día⁻¹.

2.2.3 Diseño experimental, tratamientos y muestreo

Un diseño de bloques completos aleatorizados en arreglo factorial 4x2 (porcentaje de RS x variedad) fue empleado. Se evaluaron cuatro bloques y en cada bloque ocho parcelas de las cuales se asignaron cuatro para cada variedad, para un total de 32 parcelas en campo, cada parcela estuvo conformada por cuatro surcos a una longitud de 3 m y distancia de siembra de 1,65 m entre surcos con área efectiva de 15 m².

A una altura de 5 m se instalaron mallas en color negro disponibles en el mercado con diferentes calibres para generar gradientes de sombra y reducir el porcentaje de RS incidente. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%)

La evaluación experimental se llevó cabo en la etapa de maduración, 12 meses después de emergencia del cultivo por un periodo de siete semanas. Desde las 8 hasta las 15 h se realizaron curvas de fotosíntesis en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (A/PAR) y el carbono intercelular (A/Ci), las mediciones se hicieron quincenalmente en la semana 3, 5, 7. Por otro lado, se llevaron a cabo análisis de intercambio de gases en las semanas 1, 3, 5 y 7.

2.2.4 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se midió en los tres tratamientos de baja RS (67, 80 y 95%) y en el testigo a campo abierto (0%). Para esto, se empleó una barra cuántica (Spectrum Technologies, Inc. Aurora, Illinois, USA.), los datos fueron registrados cada 10 minutos desde las 7 hasta las 17 h. La RS diaria, la precipitación y la temperatura también fueron registradas por la estación meteorológica "Cenicaña" de la Red Meteorológica Automatizada (RMA).

2.2.5 Curva de la fotosíntesis en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (A/PAR)

La curva A/PAR se midió utilizando un equipo de fotosíntesis portátil (LI-6400XT; LI-COR, Lincoln, NE, EE. UU.) a una concentración de CO₂ de 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, una humedad relativa que osciló entre 50 - 60 % y una temperatura de la cubeta de 32 °C. La intensidad de la luz se redujo gradualmente de la siguiente manera 2300, 1900, 1600, 1300, 1000, 600, 400, 200, 100 y 0 μmol de fotones de luz $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se seleccionó la primera hoja completamente expandida de un tallo aleatorio de cada una de las parcelas experimentales para cada una de las semanas evaluadas, se introdujo la hoja en la cámara y se esperó 10 minutos hasta estabilizar los parámetros fotosintéticos. Los tiempos de espera para cada radiación fueron de 120 s. A partir del modelo matemático Michaelis Menten (Melgarejo et al., 2010) se obtuvo la tasa fotosintética máxima con PAR saturante ($A_{m \text{ PAR}}$), la eficiencia cuántica (ϵ_{PAR}), la tasa de respiración oscura ($R_{d \text{ PAR}}$) y el punto de compensación de luz (PCL).

2.2.6 Curva de la fotosíntesis en respuesta al carbono intercelular (A/Ci)

La curva de respuesta A/Ci se midió utilizando un equipo de fotosíntesis portátil (LI-6800; LI-COR, Lincoln, NE, EE. UU.) Al interior de la cámara se programaron condiciones estables, la PAR fue 1500 μmol fotones de luz $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, la velocidad del ventilador a 10000 rpm, el flujo del aire a 500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, la velocidad de la bomba alta, la sobrepresión de la cámara a 0.1 kPa, temperatura de la cubeta a 32 °C y la humedad relativa del aire se fijó a 60%. Para la concentración de CO₂ se usaron 10 concentraciones de CO₂ 400, 300, 200, 100, 0, 400, 600, 800, 1000, 1200 ppm de CO₂ y antes de la recolección de los datos se esperó 5 minutos para la estabilización de los parámetros fotosintéticos. El tiempo de espera para coleccionar el dato entre cada PAR estuvo entre los 120 s y 180 s. Se seleccionó la primera hoja completamente expandida de un tallo aleatorio de cada una de las parcelas experimentales para cada una de las semanas evaluadas y se realizó la curva A/Ci. A partir del modelo matemático Michaelis Menten (Melgarejo et al., 2010) se obtuvo el punto de compensación de carbono (PCC), la eficiencia de carboxilación (ϵ_{CO_2}), la tasa fotosintética máxima con CO₂ saturante ($A_{m \text{ CO}_2}$) y la tasa respiración oscura ($R_{d \text{ CO}_2}$).

Para determinar la velocidad máxima de carboxilación de las enzimas PEP (VP_{max}) y RuBisCO (VC_{max}), se utilizaron las ecuaciones descritas por Almeida et al. (2021). Debido a que las mediciones se hicieron a 32°C, se utilizó el coeficiente Kp_{25} teórico (constante de Michaelis-Menten de PEPC para CO₂ a 25 °C) reportado por Boyd et al. (2015) en plantas C₄ y el Kp se determinó utilizando la ecuación descrita por Scott y Smith, (2022).

En cuanto a la tasa máxima de transporte de electrones para la regeneración de RuBP ($J_{max} = ETR$), se calculó a partir de los datos de fluorescencia de la clorofila medidos con el equipo de intercambio de gases abierto con fluorómetro multifase (Li-6800-01, Li-COR, Lincoln, Nebraska, EE. UU). La ecuación (2-1) para el cálculo la describe Moreno et al., (2008).

$$ETR = \left(\frac{(Fm' - Fs)}{(Fm')} \right) * 0,84 * 0,5 * PAR \quad (2.1)$$

Donde:

Fm'= Fluorescencia máxima adaptada a la luz

Fs= Fluorescencia estable

El valor de 0,84 en la fórmula equivale a la proporción de luz absorbida y el 0,5 a la proporción de luz que es transferida a los fotosistemas (PSII y PSI) y la PAR utilizada en $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Nota: Adaptado de La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas, Moreno et al., (2008)

2.2.7 Fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y respiración oscura

La tasa fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E) se midieron en los tres tratamientos de baja RS (67, 80 y 95%) y en el testigo a campo abierto (0%). Para determinar la capacidad fotosintética de la hoja se extrajeron los datos de la intensidad de 1300 μmol de fotones de luz $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y para la tasa respiratoria 0 μmol de fotones de luz $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de las mediciones realizadas en la curva de luz.

2.2.8 Análisis estadístico

Se evaluó el efecto del porcentaje de reducción de la RS (0, 67, 80 y 95%) por bloque y variedad con análisis independientes para cada tiempo (semana 1, 3, 5 y 7). Las pruebas de significancia estadística se llevaron a cabo usando ANOVA de dos vías y las medias se clasificaron usando la prueba Least Significant Difference de Fisher (LSD) al 95% de nivel de significancia con software estadístico R versión 4.1.0 (R Core Team, 2022), y para la elaboración de graficas se usó el paquete ggplot2 versión 3.3.5 (Wickham, 2016).

2.3 Resultados

Para determinar el efecto de la baja RS sobre la eficiencia fotosintética se evaluaron diferentes parámetros obtenidos a partir de las curvas A/PAR, A/Ci e intercambio de gases en dos variedades de caña de azúcar durante la etapa de maduración. El análisis estadístico se realizó para el factor variedad, RS y la interacción entre la variedad por la RS.

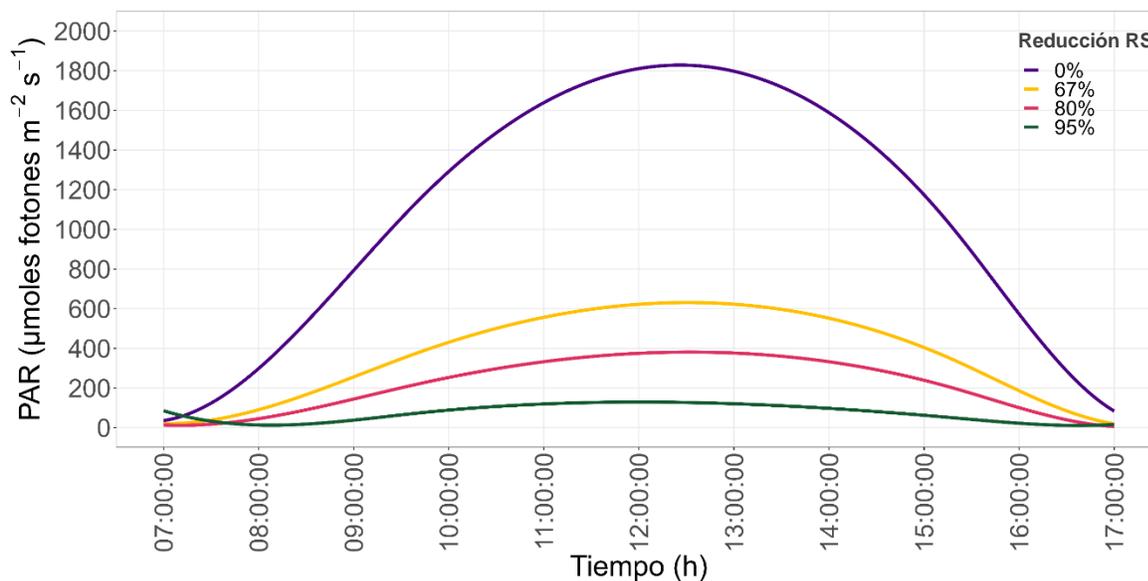
El anova para las curvas A/PAR y A/Ci (Anexo Tabla B-1 y Tabla B-2), no mostró diferencias estadísticamente significativas en el factor variedad, ni tampoco en la interacción entre variedad y RS. Por otro lado, el análisis de intercambio de gases (Tabla B-3), tampoco mostro diferencias estadísticas en la interacción entre variedad y RS. Mientras que, el factor variedad solo presento diferencias estadísticas en la quinta semana en los parámetros A, gsw y E. Debido a la falta de consistencia estadística a lo largo del tiempo, se determinó que el factor variedad no aportó significativamente al desarrollo y explicación de los resultados del estudio.

El factor RS mostró diferencias estadísticamente significativas en los parámetros de las curvas A/PAR, A/Ci e intercambio de gases en las semanas evaluadas. Por lo tanto, se consideró como el factor principal para explicar las respuestas fisiológicas observadas. Estadísticamente, los tres niveles de RS (67, 80 y 95%) no presentaron diferencias estadísticas entre sí en la mayoría de los parámetros, pero sí mostraron diferencias significativas al compararse con el testigo. Por esa razón, los resultados de las pruebas de comparación de medias y los gráficos de este capítulo se realizaron específicamente para el factor RS.

2.3.1 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa

Durante las siete semanas de evaluación se monitoreo la variación incidente de la PAR en las telas oscuras desde las 7 h hasta las 17 h (Figura 2-1). Se encontró que en promedio el testigo a campo abierto (0%) presento valores entre los 103 – 1777 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que, reducciones del 67% presentaron una variación entre 30 - 620 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el 80% entre 17 - 374 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el 95% entre 1 - 129 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Figura 2- 1: Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) a la baja radiación.



Nota: Los datos corresponden al promedio diario modelado de las siete semanas de evaluación desde las 7 hasta las 17 h.

2.3.2 Curva de la fotosíntesis en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (A/PAR)

De acuerdo con el análisis de medias (Tabla 2-1), en la tercera semana, la baja RS (67, 80 y 95%) redujo en promedio la $A_{m\ PAR}$ en un 20% y el PCL en un 43%. Estas reducciones se mantuvieron en la quinta semana, con valores del 32% y 36%, respectivamente. Sin embargo, en la séptima semana, solo la $A_{m\ PAR}$ presentó una disminución del 25% en los tratamientos 80% y 95% de baja RS. En promedio, durante todo el período experimental en condiciones de baja RS, la $A_{m\ PAR}$ mostró una reducción del 24%, y el PCL disminuyó en un 42%.

En cuanto a la variable $\epsilon\ PAR$, en la tercera semana se observaron diferencias estadísticamente significativas con una reducción del 95% en la RS, lo que resultó en una disminución del 15% comparado con el testigo. En la quinta semana, solo se encontraron diferencias estadísticas con una reducción del 67% en la RS, incrementándose el $\epsilon\ PAR$ en un 15% respecto al testigo. Por último, en la séptima semana, no se observaron diferencias estadísticas en $\epsilon\ PAR$ entre los niveles de RS (0, 67, 80 y 95%). Aunque la $\epsilon\ PAR$ fue variable en condición baja RS, al compararse con el testigo no presentó diferencias significativas en la mayoría de las semanas evaluadas (Tabla 2-1).

Finalmente, se observó que a medida que la reducción de la RS aumentó, la $R_{d\ PAR}$ disminuyó proporcionalmente, respecto al testigo. En la tercera semana, la RS baja (67, 80, y 95%) redujo en promedio la $R_{d\ PAR}$ en un 47%. En la quinta semana, las diferencias solo se observaron en los niveles de RS al 80% y 95%, con una reducción promedio del 44%. En la séptima semana, la reducción promedio fue del 48% para los tres niveles de baja RS (67, 80, y 95%). Mientras que, el promedio general para las siete semanas con baja RS fue del 44% (Tabla 2-1).

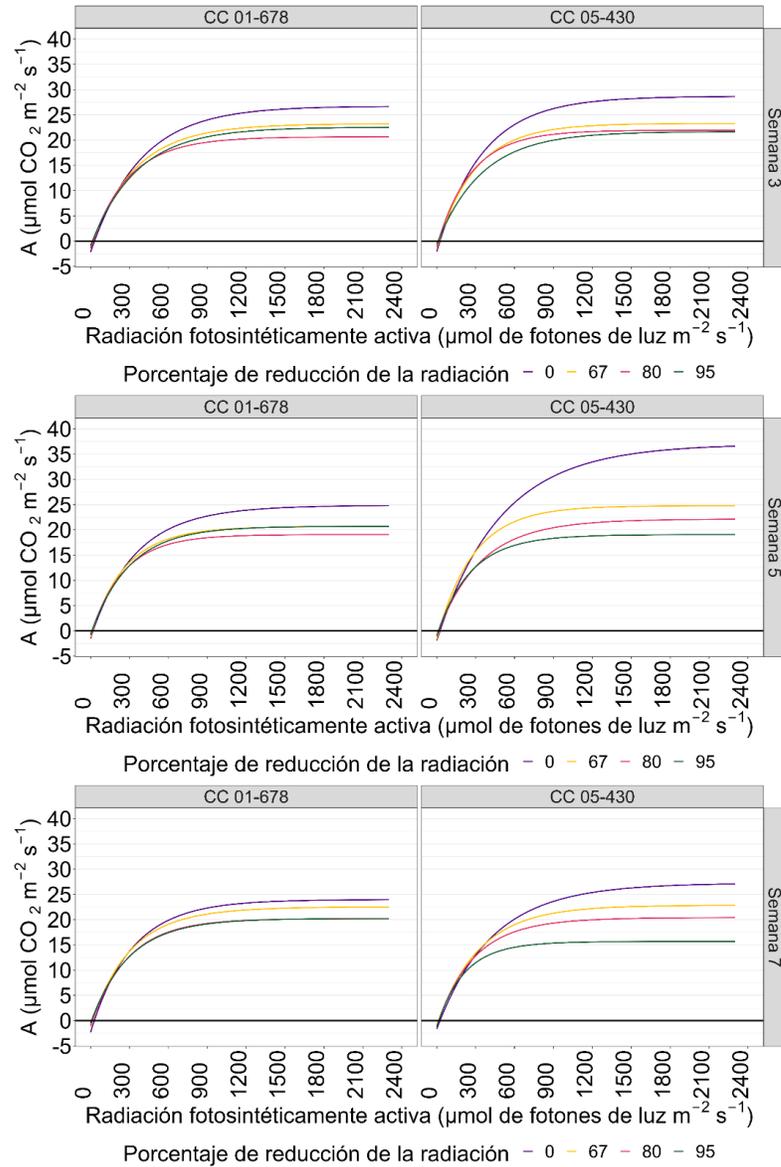
Tabla 2- 1: parámetros de la *curva de luz* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Semana	Radiación	$A_{m\ PAR}$		PCL		$\epsilon_{\ PAR}$		$R_{d\ PAR}$	
		$\mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol}_{(fot)}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol}_{(CO_2)} / \mu\text{mol}_{(fot)}$		$\mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$	
3	0	27.6	±2.1 ^a	27.4	±6.4 ^a	0.046	±0.006 ^a	-2.2	±0.6 ^c
	67	23.3	±3.1 ^b	19.1	±5.0 ^b	0.046	±0.005 ^a	-1.5	±0.3 ^b
	80	21.3	±3.5 ^b	15.8	±4.7 ^{bc}	0.048	±0.006 ^a	-1.2	±0.4 ^b
	95	22.1	±3.0 ^b	12.1	±2.9 ^c	0.039	±0.004 ^b	-0.8	±0.2 ^a
5	0	30.7	±6.8 ^a	22.0	±6.3 ^a	0.046	±0.007 ^b	-1.7	±0.7 ^b
	67	22.7	±4.3 ^b	16.9	±4.6 ^{ab}	0.051	±0.004 ^a	-1.5	±0.4 ^b
	80	20.6	±3.8 ^b	13.4	±5.8 ^b	0.044	±0.006 ^b	-1.0	±0.4 ^a
	95	19.9	±3.9 ^b	11.7	±3.5 ^b	0.044	±0.005 ^b	-0.9	±0.3 ^a
7	0	25.5	±3.6 ^a	26.8	±7.9 ^a	0.042	±0.007 ^a	-2.0	±0.7 ^b
	67	22.7	±3.2 ^{ab}	14.9	±5.0 ^b	0.045	±0.007 ^a	-1.1	±0.5 ^a
	80	20.3	±1.6 ^{bc}	15.7	±7.3 ^b	0.044	±0.007 ^a	-1.1	±0.3 ^a
	95	18.0	±4.4 ^c	12.3	±6.7 ^b	0.044	±0.002 ^a	-0.9	±0.7 ^a

Nota: $A_{m\ PAR}$: Tasa fotosintética máxima (con PAR saturante); PCL: Punto de compensación de luz; $\epsilon_{\ PAR}$: Eficiencia cuántica; $R_{d\ PAR}$: Tasa respiratoria en curva de luz. Los valores corresponden a la media (n=4) con su respectiva desviación estándar. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

En la Figura 2-2 se puede apreciar la dinámica de las curvas de luz en dos variedades de caña de caña de azúcar en respuesta a cuatro porcentajes de reducción de la RS. Aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la interacción entre variedad y RS (Anexo Tabla B-1), fue evidente que la variedad CC 01-678 mostró un comportamiento más estable en condiciones de baja RS, en contraste con la variedad CC 05-430, cuya respuesta presentó mayor fluctuación en las diferentes semanas de evaluación (Figura 2-2).

Figura 2- 2: Curvas de luz en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: Las curvas fueron modeladas a partir del modelo matemático Michaelis Menten de acuerdo con valores suministrados a diferentes intensidades de la radiación durante las siete semanas de evaluación.

2.3.3 Curva de la fotosíntesis en respuesta al carbono intercelular (A/Ci)

Al examinar los resultados del análisis de medias (Tabla 2-2), se observó una disminución promedio del 42% en el PCC en condición de baja RS (67,80 y 95%) durante las siete semanas de evaluación. En tanto, durante la tercera y quinta semana, la Am_{CO_2} presentó una disminución promedio del 31% en los tratamientos del 80% y 95% de reducción de la RS. En la séptima semana, la diferencia solo fue evidente cuando se redujo el 95% de la RS con una disminución del 44%.

Tabla 2- 2: Variables de la *curva A/Ci* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

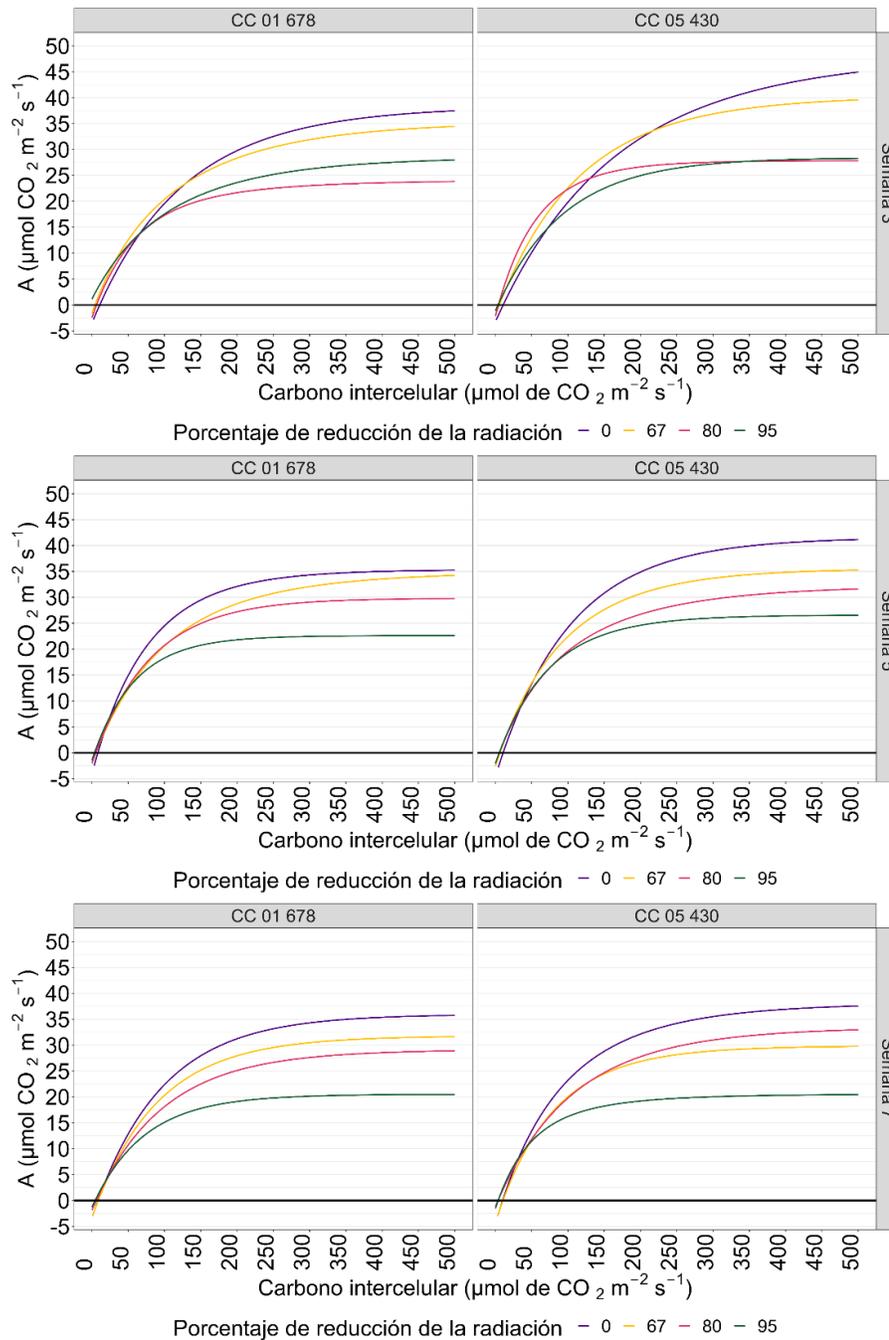
Semana	Radiación	Am_{CO_2}	PCC	ϵ_{CO_2}	Rd_{CO_2}
		$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	ppm	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
3	0	41.2 \pm 8.8 ^a	9.8 \pm 4.2 ^a	0.181 \pm 0.061 ^b	-3.4 \pm 2.1 ^b
	67	37.0 \pm 5.9 ^a	4.7 \pm 3.1 ^b	0.223 \pm 0.071 ^{ab}	-1.8 \pm 1.2 ^a
	80	25.8 \pm 4.8 ^b	6.6 \pm 2.4 ^b	0.259 \pm 0.071 ^a	-2.3 \pm 0.8 ^{ab}
	95	28.2 \pm 4.9 ^b	4.4 \pm 1.6 ^b	0.184 \pm 0.043 ^b	-1.3 \pm 0.3 ^a
5	0	38.2 \pm 7.3 ^a	9.5 \pm 3.2 ^a	0.26 \pm 0.041 ^a	-4.3 \pm 1.6 ^b
	67	34.8 \pm 8.7 ^{ab}	5.2 \pm 1.6 ^b	0.226 \pm 0.053 ^a	-2.2 \pm 0.8 ^a
	80	30.7 \pm 5.5 ^{bc}	5.5 \pm 2.8 ^b	0.224 \pm 0.045 ^a	-2.0 \pm 0.8 ^a
	95	24.6 \pm 6.1 ^c	4.7 \pm 2.0 ^b	0.232 \pm 0.041 ^a	-1.8 \pm 0.7 ^a
7	0	36.7 \pm 6.3 ^a	9.7 \pm 3.8 ^a	0.242 \pm 0.054 ^a	-4.0 \pm 1.4 ^b
	67	30.7 \pm 4.7 ^a	9.6 \pm 1.7 ^a	0.216 \pm 0.054 ^a	-3.8 \pm 1.4 ^b
	80	30.9 \pm 6.3 ^a	5.2 \pm 2.3 ^b	0.191 \pm 0.038 ^a	-1.5 \pm 1.1 ^a
	95	20.5 \pm 6.5 ^b	4.4 \pm 1.6 ^b	0.208 \pm 0.088 ^a	-1.4 \pm 0.6 ^a

Nota: Am_{CO_2} : Tasa fotosintética máxima (con CO_2 saturante); PCC: Punto de compensación de carbono; ϵ_{CO_2} : Eficiencia de carboxilación; Rd_{CO_2} : Tasa respiratoria en curva de carbono. Los valores corresponden a la media con su respectiva desviación estándar. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

Continuando con el análisis, la ϵ_{CO_2} no mostró diferencias estadísticamente significativas en ninguna de las semanas evaluadas. Mientras que, durante las siete semanas de evaluación Rd_{CO_2} (Tabla 2- 2) presentó el mismo comportamiento ya descrito con una reducción aproximada del 48% en condición de baja RS (67, 80 y 95%).

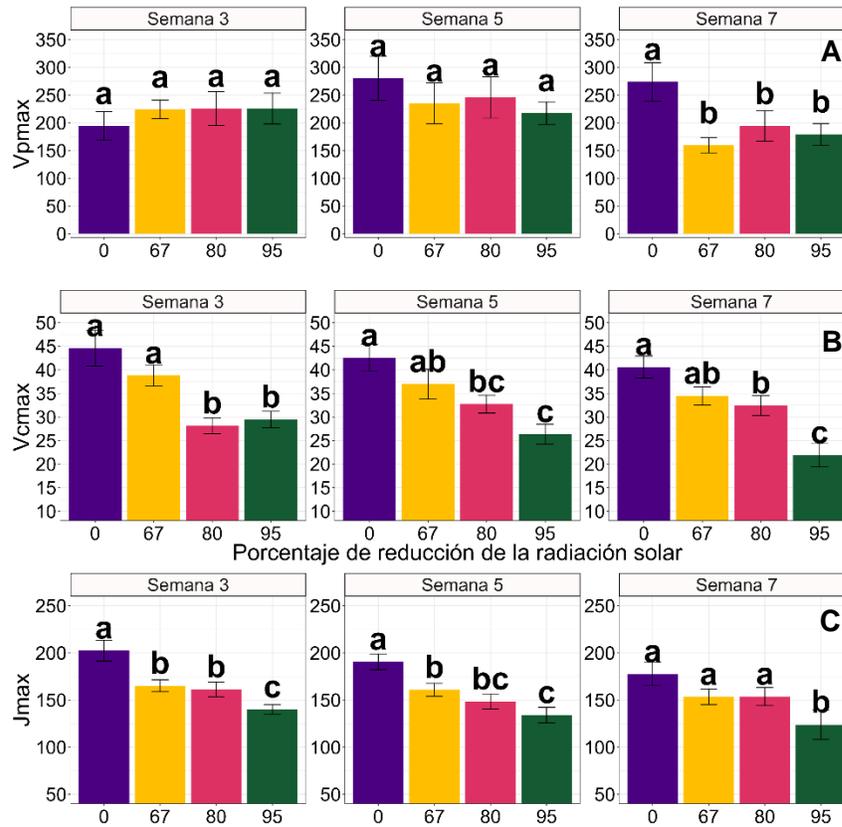
En la Figura 2-3, se presenta la dinámica de las curvas A/Ci en dos variedades de caña de azúcar sometidas a diferentes tratamientos de reducción de la RS. Se observó una respuesta similar entre las semanas evaluadas en términos de variedad. En cuanto al efecto de los tratamientos, se encontró que el testigo exhibió valores más altos en la Am_{CO_2} (Tabla 2-2) con relación a los tratamientos de baja RS.

Figura 2- 3: Curvas A/Ci en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: Las curvas fueron modeladas a partir del modelo matemático Michaelis Menten de acuerdo con valores suministrados a diferentes concentraciones de CO_2 .

Figura 2- 4: Variables bioquímicas en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: A) Tasa máxima de carboxilación de la PEPC (VP_{Max}). B) Tasa máxima de carboxilación de la RuBisCO (VC_{Max}). C) Tasa máxima de flujo de electrones (J_{Max}). Se ilustra el gráfico de barras con medias ($n=4$) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

Los parámetros bioquímicos asociados con la fotosíntesis mostraron diferencias significativas en los parámetros VP_{Max} , VC_{Max} y J_{Max} (Figura 2-4) en respuesta a diferentes niveles de reducción de la RS durante el período de evaluación.

El parámetro VP_{Max} (Figura 2-4A) se redujo en un 35% únicamente en la séptima semana de evaluación en condiciones de baja RS (67, 80 y 95%). Por otro lado, el parámetro VC_{Max} (Figura 2-4B) presentó una disminución promedio del 33% cuando la RS se redujo en un 80% y 95% durante todo el tiempo experimental.

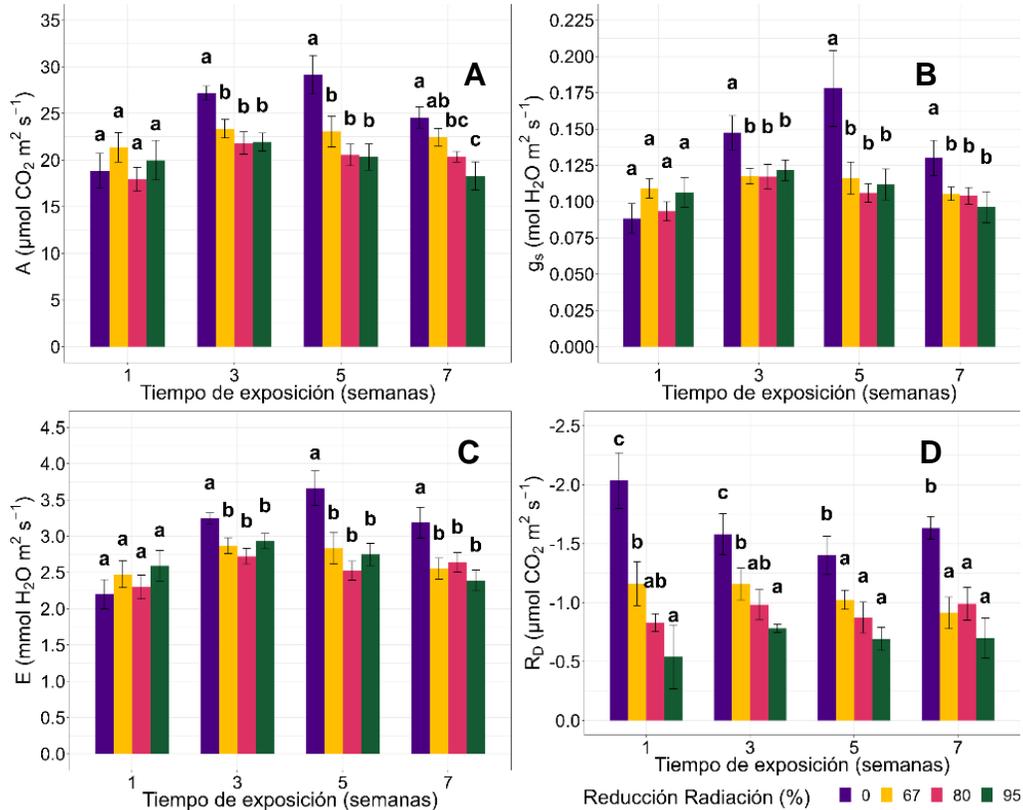
Finalmente, se encontró que el parámetro J_{Max} (Figura 2-4C), experimentó una reducción promedio del 23% durante la tercera y quinta semana de evaluación en condición de baja RS (67, 80 y 95%). A diferencia de la séptima semana, donde las reducciones alcanzaron el 20% pero solo en el tratamiento del 95% de reducción de la RS.

2.3.4 Fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y respiración oscura

El análisis de medias realizado para el factor RS (Anexo Tabla B-4) reveló que a baja RS (67, 80 y 95%), la A, g_s y E experimentaron una disminución significativa en las semanas 3, 5 y 7 (Figura 2-5) comparado con el testigo (0%). En promedio, durante las evaluaciones de la tercera y quinta semana, la variable A registró una reducción del 22% en condición de baja RS. Mientras que, en la séptima semana de evaluación, la reducción promedio de A fue del 21%, cuando la RS disminuyó en un 80% y un 95%.

Por otro lado, la variable g_s disminuyó en un promedio del 26%, y la variable E mostró una disminución del 20% en condición de baja RS (67, 80 y 95%) en las siete semanas de evaluación. Entre tanto, R_d disminuyó un 46% en promedio en condición de baja RS a lo largo de todas las semanas de evaluación.

Figura 2- 5: Variables de intercambio de gases en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: A) Fotosíntesis (A). B) Conductancia estomatica (g_s). C.) Transpiración (E). D) Respiración oscura (R_D). Se ilustra el gráfico de barras con medias ($n=4$) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD.

2.4 Discusión

La fotosíntesis en las plantas está sujeta a la influencia de múltiples factores. La disponibilidad de radiación solar (RS) es uno de los factores más críticos, ya que la energía lumínica es fundamental para llevar a cabo la síntesis de carbohidratos en el proceso fotosintético (Shi et al., 2022).

No obstante, la RS es también el factor más variable en los entornos naturales, experimentando cambios rápidos en períodos de tiempo que van desde segundos hasta horas. Estos cambios son resultado de fluctuaciones en el ángulo de las hojas, la presencia de nubes y el sombreado generado por la estructura del dosel vegetal (Yamori, 2016). Esta

naturaleza variable de la RS plantea desafíos significativos para la fotosíntesis. Debido a que la RS fluctúa constantemente, la fotosíntesis debe equilibrar de manera eficiente la energía absorbida con la energía requerida por las diferentes vías metabólicas de la planta (Yamori, 2016).

En esta investigación, se examinó la respuesta fotosintética de dos variedades de caña de azúcar en condiciones de baja RS utilizando para ello el análisis de las curvas A/PAR, A/Ci e intercambio de gases. Los resultados obtenidos (Anexo Tabla B-1, B-2, B-3), indicaron que, aunque se observaron diferencias estadísticas entre variedades e interacciones en ciertos parámetros, estas diferencias no fueron consistentes a lo largo de las siete semanas de evaluación.

Sin embargo, al analizar de manera detenida el factor RS, se encontró que, en la mayoría de los casos, los tres niveles de baja RS (67, 80 y 95%) mostraron similitudes notables entre sí, pero difirieron significativamente del testigo (0%), como se puede observar en las Tablas 2-1, 2-2 y el Anexo Tabla B-4, en todas las semanas de evaluación. En consecuencia, los resultados de este estudio se discutieron basándose en las respuestas obtenidas con el factor RS, destacándose como el factor principal en las respuestas fotosintéticas observadas.

Para estudiar, la relación entre fotosíntesis y la RS se utilizan las curvas A/PAR que son una herramienta útil y valiosa (Lachapelle & Shipley, 2012). Ya que, a partir de modelos predictivos se pueden estimar parámetros como el punto de compensación luz (PCL), la tasa fotosintética máxima con PAR saturante ($A_{m\ PAR}$), la eficiencia cuántica ($\epsilon_{\ PAR}$), y la respiración (R_d) (Herrmann et al., 2020), que permiten ilustrar de manera clara y cuantitativa cómo la fotosíntesis se modifica en función de la intensidad de RS, lo que resulta fundamental para comprender la dinámica del proceso fotosintético y optimizar su rendimiento en diferentes condiciones ambientales (Kabir et al., 2023).

En contraste con los resultados previamente reportados en maíz, *Miscanthus giganteus* y caña de azúcar por Pignon et al. (2017), Sage (2013), y Sales et al. (2023), donde se observó una disminución en el rendimiento cuántico ($\epsilon_{\ PAR}$) en condición de baja RS, en el

presente estudio, no se observó alteración en el ϵ_{PAR} en condición de baja RS comparado con el testigo (Tabla 2-1).

De acuerdo con Collison et al. (2020), mantener o aumentar el ϵ_{PAR} , se considera una respuesta adaptativa de la planta a la sombra. Esto concuerda con lo que encontró Marchiori et al. (2014) al evaluar un genotipo de caña con alto auto sombreado, donde la parte inferior del dosel mostró un aumento en el ϵ_{PAR} con relación a la parte superior. Los procesos de aclimatación a la luz baja aumentarían la eficiencia en el uso de la luz y, por lo tanto, la fotosíntesis de las hojas sombreadas o las ubicadas en las posiciones más bajas del dosel, aumentando la cantidad de CO_2 fijado por todo el dosel (Almeida et al., 2022).

Teniendo en cuenta este reporte, que el ϵ_{PAR} no disminuya en condiciones de baja RS, permite una mayor estabilidad de la fotosíntesis en dichos ambientes. Por lo tanto, es probable que las variedades de caña de azúcar (Cenicaña – Colombia) evaluadas en este experimento, presenten buena estabilidad a la fluctuación de la RS. Es importante destacar que mejorar o mantener el ϵ_{PAR} no garantiza una mayor eficiencia de la fotosíntesis en términos absolutos, ya que, en condiciones óptimas de RS, aunque la planta tenga un ϵ_{PAR} bajo, su eficiencia fotosintética podría ser mayor (Marchiori et al., 2014). Esta respuesta se observó en la Figura 2-2, en donde radiaciones menores a los 500 μmol de fotones de luz $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ permitieron que la fotosíntesis de los tratamientos de baja RS fuera similar a la fotosíntesis del testigo.

No obstante, al analizar la eficiencia de conversión de la energía lumínica, medida mediante la $A_{m_{PAR}}$ (Tabla 2- 1), relacionada con la cantidad de electrones transportados a través del PSII (ÖGren & Evans, 1993; Ye et al., 2013). Se observó que la $A_{m_{PAR}}$ presentó una reducción promedio del 24% en condición de baja RS (67, 80 y 95%) durante las siete semanas de evaluación. Estos resultados, concuerdan con lo reportado por Mathur et al. (2018), donde se menciona que la baja disponibilidad de RS afecta la eficiencia de conversión de energía lumínica y el rendimiento fotosintético de la planta. Es importante destacar que, a pesar del efecto negativo de la baja RS, se encontró que la máxima eficiencia se alcanzó a una intensidad lumínica de 2300 $\mu\text{mol}(\text{fot}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 2-

2), lo que resalta la notable capacidad de la caña de azúcar para absorber energía a una mayor intensidad de RS.

La eficiencia en la conversión de energía lumínica y el rendimiento fotosintético determinan el equilibrio en el balance de carbono de la planta, dicha información está relacionada con la respuesta de los parámetros PCL y R_d . El PCL, indica la intensidad de luz en la cual la cantidad de CO_2 absorbido por la fotosíntesis es igual a la cantidad de CO_2 liberado por la respiración (Akhkha, 2010). Mientras que, la tasa respiratoria (R_d), representa el carbono destinado al mantenimiento estructural y al crecimiento de la planta (Akhkha, 2010).

En condición de baja RS se encontró una reducción promedio del 42% en el PCL y del 44% en la R_d (Tabla 2-1) durante las semanas evaluadas con relación al testigo. Investigaciones anteriores han demostrado que tener PCL y R_d bajos constituye una respuesta adaptativa a la baja RS (Abreu et al., 2014; Huang et al., 2011; Wan et al., 2020a; Yao et al., 2017). En condición de baja RS las plantas necesitan ajustar su estrategia metabólica para optimizar la captura y el uso de energía por lo tanto un PCL bajo implica que la planta ha reducido la intensidad lumínica necesaria para fijar el carbono.

Por otra parte, la reducción de R_d podría contribuir al mantenimiento del equilibrio entre la oferta y la demanda de energía. Ante una limitación energética ocasionada por la baja RS, es posible que la caña de azúcar priorice la asignación de recursos hacia el mantenimiento estructural y respuestas metabólicas para su supervivencia. Como consecuencia, presentarse una disminución en la cantidad de sacarosa almacenada en los tallos de la caña de azúcar a bajo suministro de RS.

De acuerdo con la información presentada y los resultados obtenidos, se pudo determinar que la caña de azúcar posee la capacidad de adaptarse fisiológicamente y aprovechar la energía lumínica disponible incluso en condiciones de baja RS. No obstante, es importante señalar que la baja RS tuvo un impacto negativo en la eficiencia fotosintética y desencadenó respuestas metabólicas que podrían afectar la partición de carbono y el rendimiento del cultivo.

El metabolismo de las plantas está ampliamente condicionado por la energía obtenida a través de las reacciones lumínicas, así como por las complejas reacciones que ocurren durante la fijación y asimilación del carbono (Smith & Stitt, 2007). Las curvas A/Ci permiten examinar y analizar los principales procesos bioquímicos involucrados en la fotosíntesis a la variación del CO₂ (von Caemmerer, 2021).

Al variar la concentración de CO₂, se pueden obtener datos sobre el punto de compensación de carbono (PCC), la eficiencia de carboxilación (ϵ_{CO_2}), la tasa fotosintética máxima con CO₂ saturante y la tasa respiración oscura ($R_d_{CO_2}$), además de la velocidad máxima de carboxilación de las enzimas PEP (VP_{max}) y RuBisCO (VC_{max}) y la tasa máxima de transporte de electrones para la regeneración de RuBP ($J_{max} = ETR$), los cuales brindaran información que permitirá comprender los mecanismos y limitaciones de la fotosíntesis.

Como respuesta adaptativa, se encontró que la caña de azúcar experimentó una reducción promedio del 42% en el PCC y del 48% en la R_d (Tabla 2- 2). Estas respuestas metabólicas fueron el resultado de una alteración en la capacidad fotosintética de la planta y se activaron con la finalidad de mantener un balance positivo de carbono, pero a expensas de modificar la distribución de energía en las reacciones metabólicas.

En cuanto a las limitaciones, la curva A/Ci reveló que la eficiencia fotosintética no se alteró por la capacidad de carboxilación de PEP, debido a que la ϵ_{CO_2} que representa la actividad PEP en el citoplasma (Moore et al., 2013), no presentó cambios en condición de baja RS (67, 80 y 95%) (Tabla 2- 2). Dicha respuesta incrementó la probabilidad de que la eficiencia fotosintética pudiera estar limitada por: i) la capacidad de la RubisCO, y/o ii) la capacidad de regeneración de RuBP (reflejando en la capacidad de transporte de electrones o la captación de luz) (Moore et al., 2013).

Para dar una respuesta desde el punto de vista bioquímico, se encontró una reducción significativa del 23% en J_{Max} principalmente en la tercera y quinta semana de evaluación en condición de baja RS (67, 80 y 95%). Mientras que, la VC_{Max} se redujo en un 33% pero al 80 y 95% de baja RS durante todas las semanas evaluadas. Por otro lado, la tasa de carboxilación de la enzima PEP (VP_{Max}) se afectó en la séptima semana de evaluación (Figura 2-4) en los tres niveles de baja RS (67, 80 y 95%).

Las reducciones en parámetros bioquímicos como J_{Max} y VC_{Max} , son responsables de la disminución en la capacidad fotosintética de la caña de azúcar en condiciones de baja RS. A pesar de que se observó una reducción en la conductancia estomática (Figura. 2-5B), se encontró que la disminución de la fotosíntesis no fue causada por una limitación estomática. Estos resultados concuerdan con reportes que sugieren que en condición de baja RS no existen restricciones estomáticas ni difusionales del CO_2 a través del mesófilo, y que menores tasas de fotosíntesis podría deberse a algún ajuste bioquímico subyacente (Gong et al., 2022; Ward & Woolhouse, 1986; Watson-Lazowski et al., 2020).

Los cambios anatómicos y bioquímicos como consecuencia de una aclimatación son adaptaciones que mejoran la eficiencia en el uso de la radiación y reducen la pérdida de energía debido a cambios en la coordinación entre los ciclos bioquímicos de la fotosíntesis C_3 y C_4 (Pengelly et al., 2010). En términos de ajustes bioquímicos, en condición de baja RS la caña de azúcar redujo su PCL, PCC y R_d , para lograr cierta aclimatación. Además, mantuvo estable la ϵ_{PAR} y ϵ_{CO_2} , asegurando una buena captación de energía luminosa y CO_2 . Dichos ajustes mantuvieron la eficiencia de carboxilación de la PEP en la tercera y quinta semana de evaluación.

Debido a que el suministro del CO_2 no fue un limitante fotosintético, la tasa de carboxilación de la RuBisCO pudo verse afectada por la capacidad de regeneración del aceptor ribulosa-1,5-bisfosfato (RuBP) (Sharkey et al., 2007) o por la inactivación de la enzima RuBisCO activasa (Wang et al., 2021) que dependen del suministro energético, sobre todo en condiciones extremas de reducción de la RS.

La energía necesaria para llevar a cabo las reacciones bioquímicas en el metabolismo del carbono proviene de las reacciones luminosas de la fotosíntesis. Sin embargo, en plantas C_4 la partición de los requerimientos energéticos se distribuyen entre las reacciones llevadas a cabo en las células del mesófilo como en las células de la vaina del haz vascular (Yin & Struik, 2018).

En las células del mesófilo, ocurre la inducción fotosintética, la fotólisis del agua y la producción de energía a través del transporte lineal de electrones en el fotosistema II y

fotosistema I (Sagun et al., 2022). En las células de la vaina del haz, los cloroplastos presentan mayor cantidad de fotosistema I, lo que les confiere la capacidad de generar principalmente ATP por medio del transporte cíclico de electrones, mientras que el suministro de NADPH proviene del malato, transportado desde las células del mesófilo (Gao et al., 2022; Yin & Struik, 2018). De acuerdo con von Caemmerer (2000), la proporción en la partición de ATP entre la regeneración de la PEP y los procesos asociados a la vaina del haz es de 2:3. Esta relación podría explicar por qué se observó una limitación en la actividad de la RuBisCO (Figura 2-4B) y no en la actividad de PEPC.

La baja RS durante la fase de maduración en caña de azúcar, resultó en una disminución de J_{Max} , afectando negativamente la producción de moléculas energéticas de ATP y el NADPH. Esta limitación en el suministro de energía tuvo un impacto mayor en la tasa de carboxilación de RuBisCO comparado con la actividad de PEP, posiblemente debido a sus diferentes requerimientos energéticos (Gao et al., 2022). Además de ello, se ha reportado que cuando el ciclo fotosintético C_4 es más rápido en la importación de CO_2 hacia la vaina, comparado con la capacidad de asimilación de RuBisCO, el CO_2 tiende a acumularse en exceso, aumentando la probabilidad de fugas hacia el mesófilo y afectando la eficiencia fotosintética (Kromdijk et al., 2008; Tazoe et al., 2008).

2.5 Conclusiones

La respuesta fotosintética de las dos variedades de caña de azúcar evaluadas durante la etapa de maduración no presentó diferencias estadísticamente significativas y consistentes a lo largo de todo el período de evaluación. En contraste, las respuestas fotosintéticas de la caña fueron consistentes en el factor radiación solar (RS).

La disminución en la fotosíntesis en condición de baja radiación se atribuyó a una interacción entre factores fotoquímicos y bioquímicos que impactaron negativamente la eficiencia fotosintética del cultivo. El análisis reveló que la baja disponibilidad de RS causó una marcada disminución en la tasa de transporte de electrones, lo que, a su vez, afectó la producción de moléculas energéticas esenciales, como el ATP y el NADPH.

La escasez de energía alteró la sincronía de los ciclos C_4 y C_3 de la caña de azúcar. Esta descoordinación perjudica la regeneración de la Ribulosa-1,5-bifosfato (RuBP), la

activación de la enzima RuBisCO a través de la RuBisCO activasa, y aumenta la fuga de carbono hacia el mesófilo. Por lo tanto, en conjunto, estas alteraciones reducen la eficiencia fotosintética y desaceleran las reacciones de carboxilación en el ciclo de Calvin-Benson.

Los resultados de este capítulo tienen importantes implicaciones para la producción de caña de azúcar. Indican que los factores que limitan la disponibilidad de radiación solar afectarán negativamente la capacidad de la planta para fijar carbono, comprometiendo su crecimiento y rendimiento en el contexto agrícola.

2.6 Referencias Bibliográficas

- Abreu, P. P., Souza, M. M., de Almeida, A. A. F., Santos, E. A., Freitas, J. C. de O., & Figueiredo, A. L. (2014). Photosynthetic responses of ornamental passion flower hybrids to varying light intensities. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(8), 1993–2004. <https://doi.org/10.1007/S11738-014-1574-0/FIGURES/4>
- Akhkha, A. (2010). Modelling photosynthetic light-response curve in *Calotropis procera* under salinity or water deficit stress using non-linear models. *Journal of Taibah University for Science*, 3(1), 49–57. [https://doi.org/10.1016/S1658-3655\(12\)60020-X](https://doi.org/10.1016/S1658-3655(12)60020-X)
- Almeida, R. L., Silveira, N. M., Miranda, M. T., Pacheco, V. S., Cruz, L. P., Xavier, M. A., Machado, E. C., & Ribeiro, R. V. (2022). Evidence of photosynthetic acclimation to self-shading in sugarcane canopies. *Photosynthetica*, 60(4), 521–528. <https://doi.org/10.32615/ps.2022.045>
- Almeida, R. L., Silveira, N. M., Pacheco, V. S., Xavier, M. A., Ribeiro, R. V., & Machado, E. C. (2021). Variability and heritability of photosynthetic traits in *Saccharum* complex. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 33(4), 343–355. <https://doi.org/10.1007/s40626-021-00217-x>
- Arce Cubas, L., Vath, R. L., Bernardo, E. L., Sales, C. R. G., Burnett, A. C., & Kromdijk, J. (2023). Activation of CO₂ assimilation during photosynthetic induction is slower in C₄ than in C₃ photosynthesis in three phylogenetically controlled experiments. *Frontiers in Plant Science*, 13, 5323. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1091115>
- Ávila-Zárraga, J. G. (2009). Síntesis fotoquímica mediante luz solar. *Educación Química*, 20(4), 426–432. [https://doi.org/10.1016/S0187-893X\(18\)30046-6](https://doi.org/10.1016/S0187-893X(18)30046-6)
- Boyd, R. A., Gandin, A., & Cousins, A. B. (2015). Temperature response of C₄ photosynthesis: Biochemical analysis of Rubisco, Phosphoenolpyruvate Carboxylase and Carbonic Anhydrase in *Setaria viridis*. *Plant Physiology*, 169(3), pp.00586.2015. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00586>
- Cardozo, N. P., & Sentelhas, P. C. (2013). Climatic effects on sugarcane ripening under the influence of cultivars and crop age. *Scientia Agricola*, 70(6), 449–456. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162013000600011>
- Collison, R. F., Raven, E. C., Pignon, C. P., & Long, S. P. (2020). Light, Not Age, Underlies the Maladaptation of Maize and *Miscanthus* Photosynthesis to Self-Shading. *Frontiers in Plant Science*, 11(June), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00783>
- Denton, A. K., Simon, R., & Weber, A. P. M. (2013). C₄ photosynthesis: from evolutionary analyses to strategies for synthetic reconstruction of the trait. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3), 315–321. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.02.013>

- Durand, M., Murchie, E. H., Lindfors, A. V., Urban, O., Aphalo, P. J., & Robson, T. M. (2021). Diffuse solar radiation and canopy photosynthesis in a changing environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 311, 108684. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108684>
- FAO. (2022). World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2022. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc2211en>
- Gao, P., Wang, P., Du, B., Li, P., & Kang, B.-H. (2022). Accelerated remodeling of the mesophyll-bundle sheath interface in the maize C4 cycle mutant leaves. *Scientific Reports*, 12(1), 5057. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09135-7>
- Gong, X., Liu, C., Dang, K., Wang, H., Du, W., Qi, H., Jiang, Y., & Feng, B. (2022). Mung Bean (*Vigna radiata* L.) Source Leaf Adaptation to Shading Stress Affects Not Only Photosynthetic Physiology Metabolism but Also Control of Key Gene Expression. *Frontiers in Plant Science*, 13, 36. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.753264>
- Herrmann, H. A., Schwartz, J.-M., & Johnson, G. N. (2020). From empirical to theoretical models of light response curves - linking photosynthetic and metabolic acclimation. *Photosynthesis Research*, 145(1), 5–14. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00681-2>
- Huang, D., Wu, L., Chen, J. R., & Dong, L. (2011). Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. *Photosynthetica*, 49(4), 611–618. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0076-1>
- Kabir, M. Y., Nambeesan, S. U., & Díaz-Pérez, J. C. (2023). Carbon dioxide and light curves and leaf gas exchange responses to shade levels in bell pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Science*, 326, 111532. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111532>
- Kaiser, E., Morales, A., Harbinson, J., Kromdijk, J., Heuvelink, E., & Marcelis, L. F. M. (2015). Dynamic photosynthesis in different environmental conditions. *Journal of Experimental Botany*, 66(9), 2415–2426. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru406>
- Kromdijk, J., Schepers, H. E., Albanito, F., Fitton, N., Carroll, F., Jones, M. B., Finnan, J., Lanigan, G. J., & Griffiths, H. (2008). Bundle Sheath Leakiness and Light Limitation during C4 Leaf and Canopy CO2 Uptake. *Plant Physiology*, 148(4), 2144–2155. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129890>
- Kubásek, J., Urban, O., & Šantrůček, J. (2013). C 4 plants use fluctuating light less efficiently than do C 3 plants: a study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. *Physiologia Plantarum*, 149(4), 528–539. <https://doi.org/10.1111/ppl.12057>

- Lachapelle, P.-P., & Shipley, B. (2012). Interspecific prediction of photosynthetic light response curves using specific leaf mass and leaf nitrogen content: effects of differences in soil fertility and growth irradiance. *Annals of Botany*, 109(6), 1149–1157. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs032>
- Ludwig, M. (2013). Evolution of the C4 photosynthetic pathway: events at the cellular and molecular levels. *Photosynthesis Research*, 117(1–3), 147–161. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9853-y>
- Lundgren, M. R., Osborne, C. P., & Christin, P.-A. (2014). Deconstructing Kranz anatomy to understand C4 evolution. *Journal of Experimental Botany*, 65(13), 3357–3369. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru186>
- Marchiori, P. E. R., Machado, E. C., & Ribeiro, R. V. (2014). Photosynthetic limitations imposed by self-shading in field-grown sugarcane varieties. *Field Crops Research*, 155, 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.025>
- Mathur, S., Jain, L., & Jajoo, A. (2018). Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56(SPECIAL ISSUE), 354–365. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0767-y>
- Melgarejo, L. M., Romero, M., Hernández, S., Barrera, J., Solarte, M. E., Suárez, D., Pérez, L. V., Rojas, A., Cruz, M., Moreno, L., Crespo, S., & Pérez, W. (2010). Experimentos en fisiología vegetal. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 65–75. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2010.02226.X>
- Moore, P. H., Paterson, A. H., & Tew, T. (2013). Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology. In P. H. Moore & F. C. Botha (Eds.), *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology* (John Wiley). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118771280>
- Parthasarathy, N. (1948). Origin of Noble Sugar-Canes (*Saccharum officinarum*). *Nature*, 161(4094), 608–608. <https://doi.org/10.1038/161608a0>
- Pengelly, J. J. L., Sirault, X. R. R., Tazoe, Y., Evans, J. R., Furbank, R. T., & von Caemmerer, S. (2010). Growth of the C4 dicot *Flaveria bidentis*: photosynthetic acclimation to low light through shifts in leaf anatomy and biochemistry. *Journal of Experimental Botany*, 61(14), 4109–4122. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq226>
- Pignon, C. P., Jaiswal, D., McGrath, J. M., & Long, S. P. (2017). Loss of photosynthetic efficiency in the shade. An Achilles heel for the dense modern stands of our most productive C 4 crops? *Journal of Experimental Botany*, 68(2), 335–345. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw456>
- Sadras, V. O., Villalobos, F. J., & Fereres, E. (2016). Radiation Interception, Radiation Use Efficiency and Crop Productivity. In *Principles of Agronomy for Sustainable*

- Agriculture (pp. 169–188). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46116-8_13
- Sage, R. F. (2013). Stopping the leaks: new insights into C₄ photosynthesis at low light. *Plant, Cell & Environment*, 37(5), 1037–1041. <https://doi.org/10.1111/pce.12246>
- Sage, R. F., Sage, T. L., & Kocacinar, F. (2012). Photorespiration and the evolution of C₄ photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 19–47. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105511>
- Sagun, J. Ver, Chow, W. S., & Ghannoum, O. (2022). Leaf pigments and photosystems stoichiometry underpin photosynthetic efficiency of related C₃, C₃-C₄ and C₄ grasses under shade. *Physiologia Plantarum*, 174(6), e13819. <https://doi.org/10.1111/ppl.13819>
- Sales, C. R. G., Ribeiro, R. V., Marchiori, P. E. R., Kromdijk, J., & Machado, E. C. (2023). The negative impact of shade on photosynthetic efficiency in sugarcane may reflect a metabolic bottleneck. *Environmental and Experimental Botany*, 211, 105351. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105351>
- Scott, H. G., & Smith, N. G. (2022). A Model of C₄ Photosynthetic Acclimation Based on Least-Cost Optimality Theory Suitable for Earth System Model Incorporation. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 14(3), e2021MS002470. <https://doi.org/10.1029/2021MS002470>
- Shanthi, R. M., Alarmelu, S., Mahadeva Swamy, H. K., & Lakshmi Pathy, T. (2022). Impact of Climate Change on Sucrose Synthesis in Sugarcane Varieties. In *Agro-industrial Perspectives on Sugarcane Production under Environmental Stress* (pp. 13–38). Springer Nature Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-19-3955-6_2
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., & Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell and Environment*, 30(9), 1035–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>
- Shi, Y., Ke, X., Yang, X., Liu, Y., & Hou, X. (2022). Plants response to light stress. *Journal of Genetics and Genomics*, 49(8), 735–747. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2022.04.017>
- Smith, A. M., & Stitt, M. (2007). Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1126–1149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01708.x>
- Stinziano, J. R., Morgan, P. B., Lynch, D. J., Saathoff, A. J., McDermitt, D. K., & Hanson, D. T. (2017). The rapid A-C_i response: photosynthesis in the phenomic era. *Plant, Cell & Environment*, 40(8), 1256–1262. <https://doi.org/10.1111/pce.12911>

- Tazoe, Y., Hanba, Y. T., Furumoto, T., Noguchi, K., & Terashima, I. (2008). Relationships Between Quantum Yield for CO₂ Assimilation, Activity of Key Enzymes and CO₂ Leakiness in *Amaranthus cruentus*, a C₄ Dicot, Grown in High or Low Light. *Plant and Cell Physiology*, 49(1), 19–29. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm160>
- von Caemmerer, S. (2000). Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. In *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. CSIRO Publishing. <https://doi.org/10.1071/9780643103405>
- von Caemmerer, Susanne. (2021). Updating the steady-state model of C₄ photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 72(17), 6003–6017. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab266>
- von Caemmerer, Susanne, & Furbank, R. T. (2016). Strategies for improving C₄ photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 31, 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.04.003>
- Wan, Y., Zhang, Y., Zhang, M., Hong, A., Yang, H. Y., & Liu, Y. (2020). Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of three *Paeonia* species. *PeerJ*, 2020(6). <https://doi.org/10.7717/PEERJ.9316/SUPP-3>
- Wang, Y., Chan, K. X., & Long, S. P. (2021). Towards a dynamic photosynthesis model to guide yield improvement in C₄ crops. *The Plant Journal*, 107(2), 343–359. <https://doi.org/10.1111/tpj.15365>
- Wang, Y., Stutz, S. S., Bernacchi, C. J., Boyd, R. A., Ort, D. R., & Long, S. P. (2022). Increased bundle-sheath leakiness of CO₂ during photosynthetic induction shows a lack of coordination between the C₄ and C₃ cycles. *New Phytologist*, 236(5), 1661–1675. <https://doi.org/10.1111/nph.18485>
- Ward, D. A., & Woolhouse, H. W. (1986). Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C₄ grasses from open and shaded habitats. I. Gas exchange, leaf anatomy and ultrastructure. *Plant, Cell and Environment*, 9(4), 261–270. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11611679>
- Watson-Lazowski, A., Papanicolaou, A., Koller, F., & Ghannoum, O. (2020). The transcriptomic responses of C₄ grasses to subambient CO₂ and low light are largely species specific and only refined by photosynthetic subtype. *The Plant Journal*, 101(5), 1170–1184. <https://doi.org/10.1111/tpj.14583>
- Wimalasekera, R. (2019). Effect of Light Intensity on Photosynthesis. In *Photosynthesis, Productivity and Environmental Stress* (pp. 65–73). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119501800.ch4>

-
- Yamori, W. (2016). Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress. *Journal of Plant Research*, 129(3), 379–395. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0816-1>
- Yao, X., Li, C., Li, S., Zhu, Q., Zhang, H., Wang, H., Yu, C., St. Martin, S. K., & Xie, F. (2017). Effect of shade on leaf photosynthetic capacity, light-intercepting, electron transfer and energy distribution of soybeans. *Plant Growth Regulation*, 83(3), 409–416. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0307-y>
- Yin, X., & Struik, P. C. (2018). The energy budget in C 4 photosynthesis: insights from a cell-type-specific electron transport model. *New Phytologist*, 218(3), 986–998. <https://doi.org/10.1111/nph.15051>
- Yin, X., Sun, Z., Struik, P. C., Van Der Putten, P. E. L., Van Ieperen, W., & Harbinson, J. (2011). Using a biochemical C4 photosynthesis model and combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements to estimate bundle-sheath conductance of maize leaves differing in age and nitrogen content. *Plant, Cell and Environment*, 34(12), 2183–2199. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02414.x>
- Zhao, D., & Li, Y.-R. (2015). Climate Change and Sugarcane Production: Potential Impact and Mitigation Strategies. *International Journal of Agronomy*, 2015(4), 1–10. <https://doi.org/10.1155/2015/547386>

Capítulo III: Estrategias de adaptación fisiológica y rendimiento de la caña de azúcar (*Saccharum spp.*) en respuesta a la baja radiación

Resumen

La caña de azúcar (*Saccharum spp.*) se cultiva en 26.3 millones de hectáreas en todo el mundo, produciendo 1900 millones de toneladas anuales. La alta variabilidad climática afecta el rendimiento de este cultivo y la calidad espectral de la radiación solar (RS) necesaria para la fotosíntesis. La alta fluctuación de la RS estimula respuestas adaptativas que involucran fotoreceptores y fitohormonas, regulando y coordinando procesos fisiológicos, la expresión génica y el metabolismo de la planta. Estas respuestas incluyen la síntesis de pigmentos y la reorganización celular para maximizar la eficiencia fotosintética en condiciones de baja RS. El objetivo de este estudio fue identificar las estrategias adaptativas y determinar el efecto de la baja RS sobre el rendimiento de dos variedades de caña de azúcar. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%) mediante el uso de mallas de color negro. Se realizaron mediciones del contenido relativo de clorofila (SPAD) y crecimiento apical. Además, se evaluaron parámetros de crecimiento, biomasa y calidad del jugo (%). Las variedades presentaron estrategias de adaptación diferentes. La variedad CC 01-678 incrementó el SPAD para tolerar la sombra y la variedad CC 05-430 incrementó su crecimiento apical para evitar la sombra. La baja RS no causó un impacto significativo sobre los parámetros de crecimiento y biomasa durante en la etapa de maduración. Mientras que, los parámetros de calidad del jugo (%), se afectaron negativamente cuando el periodo de baja RS superó las cinco semanas y la RS incidente se redujo es más del 67%, ocasionando la pérdida de entre 1 y 2% unidades porcentuales de sacarosa.

Palabras clave: Clorofila, crecimiento, sombra, sacarosa, tonelaje, rendimiento, maduración

2.7 Introducción

La caña de azúcar (*Saccharum spp.*) se destaca como uno de los cultivos de mayor importancia en las regiones tropicales debido a su contribución significativa a la economía local al generar una amplia cantidad de empleos tanto directos como indirectos. Comercialmente, se han desarrollado numerosos productos derivados de esta planta siendo la sacarosa el compuesto más valioso, porque es la fuente de sus principales productos, el azúcar y el etanol (de Matos et al., 2020).

Según datos de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, 2022), en el mundo se cultivan 26.3 millones de hectáreas de caña de azúcar, con una producción total aproximada de 1900 millones de toneladas, siendo los principales países productores Brasil, India y China. Mientras que, Colombia ocupa el séptimo lugar con 425.000 hectáreas con una producción de 24 millones de toneladas anuales (FAOSTAT, 2021)

La caña de azúcar evolucionó bajo condiciones de alta radiación solar (RS), altas temperaturas y grandes cantidades de agua por lo que, es altamente eficiente en la conversión de energía radiante a energía química gracias a su aparato fotosintético C_4 (Moore et al., 2013). Tiene tasas fotosintéticas estimadas de hasta 100 mg de CO_2 fijado por cada 100 cm^2 de área foliar por hora. Esto se debe a su intensa actividad fotosintética durante toda la temporada de crecimiento y a su alto índice de área foliar (Santos y Diola, 2015).

La falta de estabilidad en la RS es una condición compleja y multifactorial, influenciada por elementos como la latitud, altitud, hora del día y la temporada del año (Azcón-Bieto & Talón, 2003). Estos factores interactúan entre sí, aumentando la variabilidad de la RS y generando un impacto consecuente en el cultivo. Adicional, condiciones climáticas desfavorables, como sequías, precipitaciones excesivas o temperaturas extremas, pueden comprometer el proceso de maduración de la caña de azúcar y causar efectos negativos en su rendimiento (Schewe et al., 2014)

La caña de azúcar es altamente sensible a la variabilidad climática (Sonkar et al., 2020). Durante la fase de maduración, es necesario contar con condiciones climáticas específicas como baja humedad relativa, alta RS, adecuada amplitud térmica diaria y precipitaciones mínimas, para que el contenido de sacarosa alcance su punto máximo en los tallos (Jaiswal et al., 2023).

Los fenómenos climáticos con “La Niña” generan una marcada variabilidad climática, caracterizada por un aumento en la precipitación, vientos intensificados y mayor cobertura nubosa (IDEAM, 2022). De acuerdo con la información proporcionada por el área de meteorología en Cenicaña (2023), fenómenos climáticos como “El Niño” y/o “La Niña” modifican la oferta ambiental específica por cada zona que conforma la región del valle del río Cauca, al igual que la presencia de la bimodalidad climática, la cual influye en la disponibilidad de RS en el área.

Cambios en la nubosidad alteran la RS incidente sobre el cultivo, afectando la eficiencia de la fotosíntesis y el metabolismo vegetal (McPhaden, 2003). La RS es determinante en la acumulación de sacarosa en la caña de azúcar. Este factor es la fuente de energía de la fotosíntesis, al tiempo que actúa como un estímulo ambiental que favorece el crecimiento y desarrollo de la planta (Fang et al., 2022).

A pesar de lo anterior, las plantas poseen fotoreceptores y fitohormonas que les permiten detectar y responder a las variaciones en la calidad y cantidad de RS que reciben (Mathur et al., 2018). Estas moléculas sensoriales pueden percibir los cambios en el ambiente luminoso y desencadenar respuestas fisiológicas y morfológicas que contribuyen a la adaptación de las plantas a condiciones climáticas desfavorables (Zheng & Van Labeke, 2017).

Los fotoreceptores sensan y convierten las señales luminosas en señales químicas que regulan procesos metabólicos y la expresión génica. Los criptocromos y fototropinas responden a diferentes longitudes de onda de luz, como el azul y el ultravioleta, y desempeñan un papel clave en diversos procesos fisiológicos, como el desarrollo morfológico, la orientación hacia la luz, la apertura de estomas y la producción de clorofila (Palma et al., 2021; Si et al., 2022). Por otro lado, los fitocromos detectan la luz roja y roja

lejana, influyendo en la acumulación de pigmentos como las antocianinas, así como en la regulación del crecimiento y la arquitectura de las plantas (Palma et al., 2021).

Muchos componentes de transducción de señales involucran varias hormonas vegetales, las auxinas, giberelinas y brasinoesteroides, que desempeñan una función primordial en el establecimiento del síndrome de evitación y en la implementación de estrategias de adaptación de las plantas a la sombra (Kurepin et al., 2007; Shi et al., 2022; Xie et al., 2020).

Las auxinas son hormonas que regulan procesos de crecimiento y desarrollo como la dominancia apical, las respuestas a la luz, la formación de raíces y tallos. Las giberelinas inducen cambios morfológicos como la elongación de brotes y el crecimiento del pecíolo, mientras que los brasinoesteroides son necesarios para el crecimiento del pecíolo y la expansión celular longitudinal (Wang, Xiaoyan; Gao, Xinqiang; Liu, Yuling; Fan, Shuli; Ma, 2020). En condiciones de baja RS, estas fitohormonas pueden generar cambios en la elongación y división celular, inducir movimientos y reorganización de los cloroplastos, así como modular la expresión de genes relacionados con la producción de pigmentos fotosintéticos, mejorando así la eficiencia en la absorción de la RS y aumentando el rendimiento fotosintético de la planta (Schramma et al., 2023).

La evitación de sombra en las plantas se considera un atributo indeseable desde la perspectiva de la producción agrícola, ya que desvía recursos lejos de órganos agrícolamente importantes (raíces, hojas y semillas/frutos), lo cual puede afectar negativamente la producción o calidad de estos órganos de importancia económica (Ruberti et al., 2012).

Por otro lado, en el caso específico de la caña de azúcar, se ha encontrado que la alta RS favorece el crecimiento y el rendimiento de azúcar (Zhao & Li, 2015), mientras que la baja RS reduce el contenido de azúcares y almidones (Humbert & Bonnet, 1963). Estudios adicionales han respaldado esta asociación, demostrando que períodos de RS abundante se correlacionan con un aumento significativo en los rendimientos de caña de azúcar y producción de azúcar (Castillo y Silva Cifuentes, 2022; Castro, 2010)

El propósito de este estudio se centra en la identificación de estrategias de adaptación fisiológica en dos variedades de caña de azúcar sometidas a la baja RS en la fase de maduración, y determinar el efecto sobre la partición de fotoasimilados y la acumulación de sacarosa. Los resultados contribuirán al conocimiento científico de la fisiología vegetal, lo cual podría tener implicaciones prácticas durante la etapa crítica de maduración que optimicen la productividad del cultivo de caña de azúcar en áreas o épocas con limitaciones de RS.

2.8 Metodología

2.8.1 Zona de estudio

El estudio se realizó en campo, en el lote 13E de la estación experimental San Antonio de los Caballeros, del Centro de investigación de la caña de azúcar de Colombia – CENICAÑA, georreferenciado en las coordenadas 3°21' N, 76°17' W. El lote de evaluación está ubicado en la zona agroecológica seca - semiseca perteneciente al valle del río Cauca, con una consociación de suelos Cantarina y Palmira, ambos con orden taxonómico Mollisols y correspondiente al grupo de suelo 6 – 11 y de humedad H1. La zona de estudio se encuentra a una altitud de 1000 m.s.n.m, con una precipitación de 1141 mm, humedad relativa de 80% y temperatura media anual de 23.3 °C.

2.8.2 Material vegetal y establecimiento del cultivo

Se utilizaron dos variedades de caña de azúcar Cenicaña-Colombia contrastantes en su maduración natural y acumulación de sacarosa: la CC 01-678 (madurez fisiológica temprana y alta sacarosa) y la CC 05-430 (madurez fisiológica tardía y sacarosa intermedia). Para la siembra del material se tomaron trozos de tallo con aproximadamente 4 yemas, se depositaron en el interior del surco asegurando los trozos de tallo quedaran traslapados y distribuidos uniformemente en cada parcela experimental. Posterior a la siembra, se programaron labores agronómicas necesarias para un adecuado crecimiento y desarrollo del cultivo (riegos periódicos, aporque, fertilización y control de arvenses). Las siete semanas de evaluación del experimento se llevaron a cabo entre Marzo y Abril del 2022 con un volumen de precipitación de 258 mm considerado normal para la época del año. La temperatura media fue de 23 °C y la RS media de 430 cal cm² día⁻¹.

2.8.3 Diseño experimental, tratamientos y muestreo

Un diseño de bloques completos aleatorizados en arreglo factorial 4x2 (porcentaje de RS x variedad) fue empleado. Se evaluaron cuatro bloques y en cada bloque ocho parcelas de las cuales se asignaron cuatro para cada variedad, para un total de 32 parcelas en campo, cada parcela estuvo conformada por cuatro surcos a una longitud de 3 m y distancia de siembra de 1,65 m entre surcos con área efectiva de 15 m².

A una altura de 5 m se instalaron mallas en color negro disponibles en el mercado con diferentes calibres para generar gradientes de sombra y reducir el porcentaje de RS incidente. Se evaluaron cuatro condiciones: campo abierto (0%) y tres niveles de reducción de RS (67, 80 y 95%)

La evaluación experimental se llevó cabo en la etapa de maduración, 12 meses después de emergencia del cultivo por un periodo de siete semanas. El muestreo de los parámetros de crecimiento, biomasa del cultivo, se realizó en la cosecha del experimento, en la semana 7. Mientras que, los parámetros de crecimiento apical y contenido relativo de clorofila (SPAD) se evaluaron quincenalmente en la semana 1, 3, 5, 7.

2.8.4 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se midió bajo los diferentes porcentajes de reducción de la RS (0, 67, 80 y 95%). Para esto, se empleó una barra cuántica (Spectrum Technologies, Inc. Aurora, Illinois, USA.), los datos fueron registrados cada 10 minutos desde las 7 hasta las 17 h. La RS diaria, la precipitación y la temperatura también fueron registradas por la estación meteorológica “Cenicaña” de la Red Meteorológica Automatizada (RMA).

2.8.5 Contenido relativo de clorofila

Para determinar el contenido relativo de clorofila se usó el medidor de clorofila SPAD (Soil Plant Analytical Development) SPAD-502 Plus (KONICA MINOLTA Japón). Las mediciones se realizaron quincenalmente en la semana 1, 3, 5 y 7 después de aplicados los tratamientos. En cada una de las semanas, se seleccionó la primera hoja

completamente expandida de cuatro tallos al azar, el dato final por repetición correspondió al promedio de tres puntos tomados del tercio medio de cada hoja.

2.8.6 Crecimiento apical

Para determinar el crecimiento apical se seleccionaron ocho tallos en cada unidad experimental. Las mediciones se realizaron quincenalmente en la semana 1, 3, 5 y 7 después de aplicados los tratamientos. Cada tallo se marcó en un punto fijo situado a 100 cm del suelo. Posteriormente, se consideraron los 100 cm marcados en cada tallo como punto inicial, mientras que, la primera hoja completamente expandida se estableció como punto final. Cada semana de evaluación se consolidaron los valores de crecimiento.

2.8.7 Parámetros de crecimiento

La evaluación agronómica se llevó a cabo mediante un muestreo destructivo en la semana 7, correspondiente al período de cosecha. Se seleccionó un metro lineal en el surco central de cada unidad experimental y se midió la altura total de la planta desde la base hasta la primera hoja completamente expandida, contando también el número de entrenudos, hojas verdes y hojas secas. Además, se utilizó un medidor de área foliar (Li-3100C; LI-COR, Lincoln, NE, EE. UU.) para determinar el índice de área foliar del conjunto de hojas verdes que conformaron la muestra experimental en cada parcela.

2.8.8 Parámetros de biomasa

Para determinar los parámetros de biomasa, se realizó un muestreo destructivo en la semana 7, correspondiente al período de cosecha. Se seleccionó un metro lineal en el surco central de cada unidad experimental y se registró el peso fresco total de todas las plantas que conformaron la muestra. Luego, se extrajo una submuestra de cada órgano de la planta, como hojas secas, hojas verdes, yaguas, cogollos y tallos. Estas submuestras se depositaron en bandejas de aluminio y se registraron los pesos frescos antes de someterlas a un proceso de secado en un horno a 60°C durante 48 horas. Posteriormente, se registraron los pesos secos de las submuestras.

El cálculo de la materia seca se realizó mediante la siguiente ecuación (3-1) de (Taiz & Zeiger, 2015):

$$Materia\ seca\ (\%) = \frac{(Peso\ seco)}{(Peso\ fresco)} * 100 \quad (3 - 1)$$

Para calcular las toneladas de caña por hectárea (TCH), se realizó una extrapolación considerando la proporción entre la longitud del metro lineal muestreado y la longitud total de los metros lineales presentes en una hectárea. De esta manera, se obtuvo una estimación de la cantidad de caña de azúcar por hectárea, expresada en toneladas.

Finalmente, la biomasa acumulada se determinó a partir de la ecuación (3-2) usada por (Calvache Ulloa & Valle, 2021):

$$Biomasa\ acumulada = \frac{(\% \text{ Materia seca total} * Fresco\ total)}{(100)} \quad (3 - 2)$$

2.8.9 Parámetros de calidad y rendimiento de jugo

Para cuantificar estos parámetros, se llevaron a cabo mediciones quincenalmente durante la semana 1, 3, 5 y 7 después de la aplicación de los tratamientos. En cada semana de muestreo, se recolectaron ocho tallos completos de cada unidad experimental, los cuales fueron transportados al laboratorio. Una vez en el laboratorio, se procedió a desfibrar las muestras utilizando un molino, con el propósito de obtener el jugo.

Con el propósito de evaluar los parámetros de calidad y rendimiento del jugo, se llevó a cabo un análisis directo vía húmeda. En particular, se utilizó la determinación del porcentaje de humedad (% de humedad) como parte del proceso analítico. Este porcentaje se obtuvo mediante la comparación de los pesos de la fibra seca y la fibra húmeda, empleando la siguiente ecuación (3-3):

$$\% \text{ Humedad} = \frac{(muestra\ humeda - muestra\ seca)}{(muestra\ humeda)} * 100 \quad (3 - 3)$$

Para evaluar diversos parámetros relevantes, como el porcentaje de materia seca, pureza y sacarosa, se utilizó un enfoque directo en el análisis. Con este método, se llevaron a cabo cálculos basados en los datos de humedad de la caña y los porcentajes de sacarosa.

Los porcentajes de sacarosa se determinaron utilizando el método polarimétrico y refractométrico respectivamente. Estos métodos se basaron en una curva construida a partir del uso de espectroscopía NIR (infrarrojo cercano), siguiendo el protocolo establecido por el laboratorio de caña en Cenicaña siguiendo la metodología establecida por la SASTA, (1962) y Larrahondo, A.J (1989).

2.8.10 Análisis estadístico

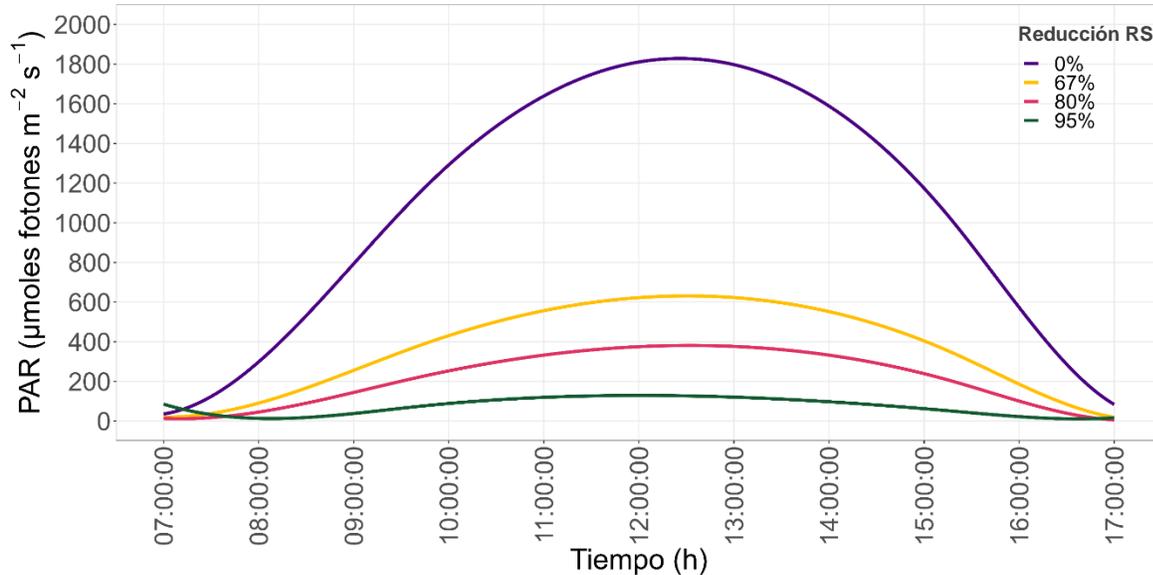
Se evaluó el efecto del porcentaje de reducción de la RS (0, 67, 80 y 95%) por bloque y variedad con análisis independientes para cada tiempo (semana 1, 3, 5 y 7). Las pruebas de significancia estadística se llevaron a cabo usando ANOVA de dos vías y las medias se clasificaron usando la prueba Least Significant Difference de Fisher (LSD) al 95% de nivel de significancia con software estadístico R versión 4.1.0 (R Core Team, 2022). Para la elaboración de graficas se usó el paquete ggplot2 versión 3.3.5 (Wickham, 2016).

2.9 Resultados

2.9.1 Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa

Durante las siete semanas de evaluación se monitoreo la variación incidente de la PAR en las telas oscuras desde las 7 h hasta las 17 h (Figura 2-1). Se encontró que en promedio el testigo a campo abierto (0%) presento valores entre los 103 – 1777 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que, reducciones del 67% presentaron una variación entre 30 - 620 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el 80% entre 17 - 374 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el 95% entre 1 - 129 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Figura 3- 1: Variación diurna de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) a la baja radiación.



Nota: Los datos corresponden al promedio diario de las siete semanas de evaluación desde las 7 h hasta las 17 h.

2.9.2 Contenido relativo de clorofila

El anexo Tabla C-1 exhibe un análisis de varianza del contenido relativo de clorofila (SPAD). Se observó que en las semanas 1, no se presentaron diferencias estadísticamente significativas. En tanto, en la semana 3, 5 y 7, tanto el factor variedad como el factor RS mostraron diferencias estadísticamente significativas. En cuanto a la interacción entre estos factores, se encontró una diferencia estadísticamente significativa únicamente en las semanas 3 y 5 del experimento.

El análisis de medias (anexo Tabla C-2) de la interacción RS por variedad reveló cambios en el índice SPAD en las dos variedades de caña de azúcar en condiciones de baja RS, tal como se evidencia en la Figura 3-2. Durante la primera semana de estudio, se registró un incremento promedio del 19,3% en el índice SPAD de la variedad CC 01-678 a baja RS (67, 80 y 95%) respecto al testigo (0%). En contraste, en la variedad CC 05-430 no presentó diferencias significativas en la interacción RS por variedad.

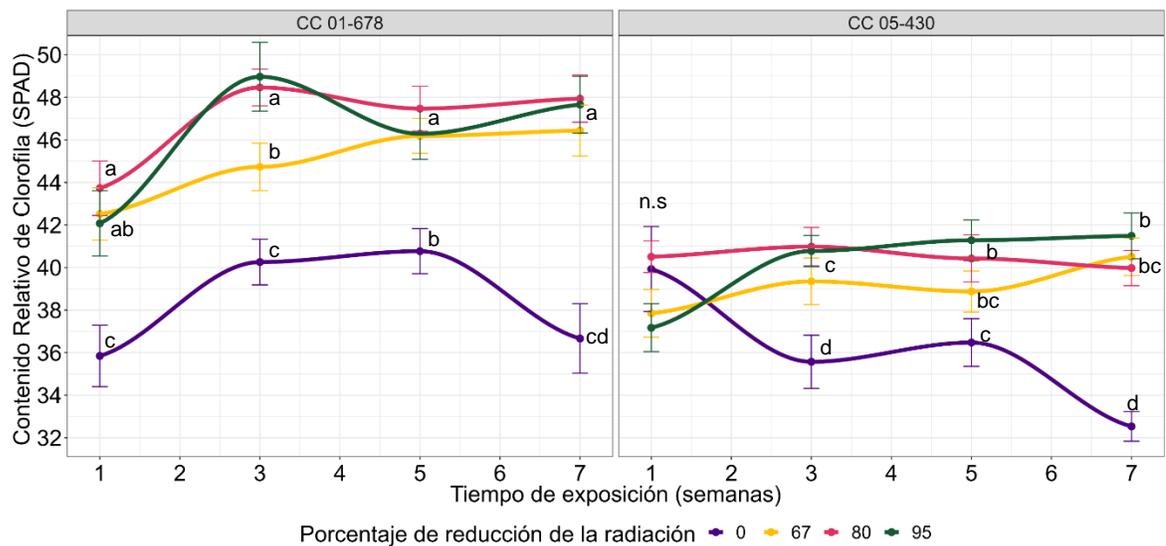
En la tercera semana, ambas variedades mostraron incrementos en el índice SPAD en condiciones de baja RS (67, 80 y 95%) en comparación con el testigo (0%). La variedad

CC 01-678 presentó un aumento promedio del 17,6% en el índice SPAD, mientras que la variedad CC 05-430 mostró un aumento promedio del 13,5%.

En la quinta semana, la variedad CC 01-678 experimentó un incremento promedio del 14,3% en el índice SPAD en condición de baja RS (67, 80 y 95%). Por otro lado, la variedad CC 05-430 mostró un aumento promedio del 12% en el índice SPAD, el cual fue estadísticamente significativo cuando la RS se redujo en un 80% y un 90% en comparación con el testigo.

En la séptima semana, la baja RS (67, 80 y 95%) ocasionó un incremento promedio del 29% en el índice SPAD de la variedad CC 01-678 y del 25% en la variedad CC 05-430. Aunque ambas variedades presentaron un aumento en este parámetro, la variedad CC 01-678 mostró una respuesta más rápida como estrategia de adaptación, con un incremento promedio del 20% en comparación con el incremento del 11% observado en la variedad CC 05-430 durante las siete semanas de evaluación (anexo Tabla C-2).

Figura 3- 2: Índice SPAD en dos variedades de caña de azúcar en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración



Nota: Se ilustra el gráfico de líneas de acuerdo a la media (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística (P < 0.05). según la prueba LSD

2.9.3 Crecimiento apical

En el análisis de varianza (Tabla C-3 del anexo), se encontró una diferencia estadísticamente significativa en la interacción del factor RS por variedad. La Figura 3-3 ilustra los resultados obtenidos en dos variedades de caña de azúcar en respuesta a diferentes porcentajes de reducción de la RS en la fase de maduración.

En la primera semana de evaluación, no se observaron diferencias significativas en el crecimiento apical entre las variedades CC 01-678 y CC 05-430, en cuanto a los tratamientos con baja RS (67, 80 y 95%), solamente reducciones del 80% comparado con el testigo (0%) fue diferente estadísticamente.

A partir de la tercera semana, se detectó un aumento significativo del 41% en el crecimiento apical de la variedad CC 01-678 cuando se redujo la RS en un 67% en comparación con el testigo. Por otro lado, la variedad CC 05-430 mostró una respuesta de crecimiento consistente y estadísticamente significativa, con un incremento promedio del 32 % en los tres tratamientos de baja RS respecto al testigo.

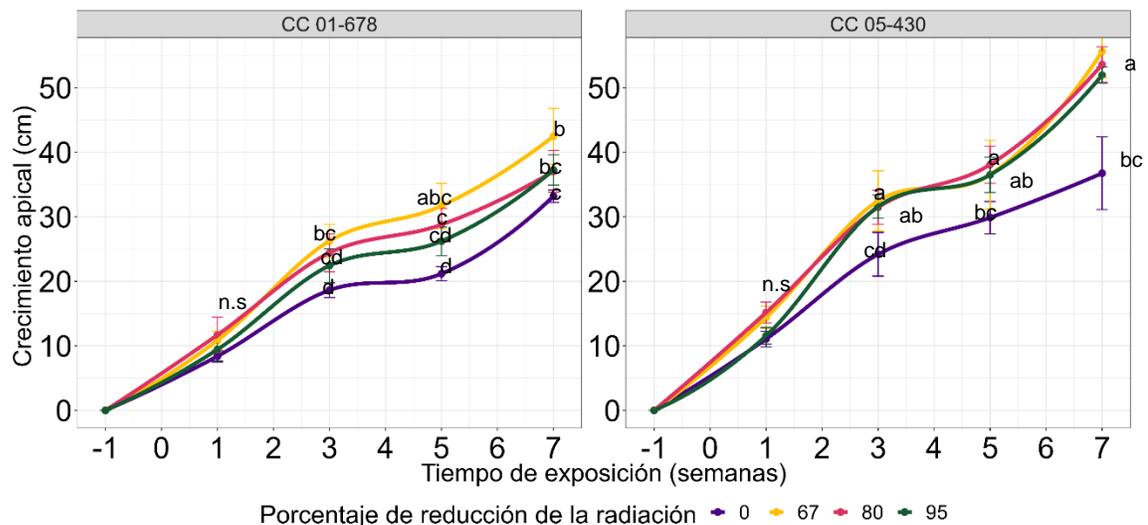
En la quinta semana de evaluación, la variedad CC 01-678 presentó un incremento promedio del 42,6% en el crecimiento apical cuando se redujo el 67% y 80% de la RS en comparación con el testigo. Por su parte, la variedad CC 05-430 mostró un aumento del 27,4% en el crecimiento apical cuando se redujo la RS en un 80% en comparación con el testigo

Finalmente, en la séptima semana de evaluación, el crecimiento apical de la variedad CC 01-678 presento un incremento del 28% cuando la RS se redujo en un 67% respecto al testigo. En contraste, la variedad CC 05-430 presentó un incremento promedio del 46% del crecimiento apical en los tres tratamientos de baja RS (67, 80 y 95%) comparado con el testigo (0%).

La reducción de la RS tuvo un impacto significativo en el crecimiento apical de las dos variedades de caña de azúcar durante la fase de maduración. Específicamente, se observaron respuestas distintas en las dos variedades evaluadas. La variedad CC 01-678 mostró una respuesta positiva al incrementar en un 39% su crecimiento apical cuando se

redujo la RS en un porcentaje moderado del 67%. Por otro lado, la variedad CC 05-430 demostró una mayor consistencia y estabilidad al incrementar el crecimiento apical en promedio en un 34% como una estrategia para evitar la sombra en los tres tratamientos de reducción de RS (67, 80 y 95%) ya que su desempeño fue superior en términos de ganancia absoluta de centímetros comparado con la variedad CC 01-678 (anexo Tabla C-4).

Figura 3- 3: Crecimiento apical en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



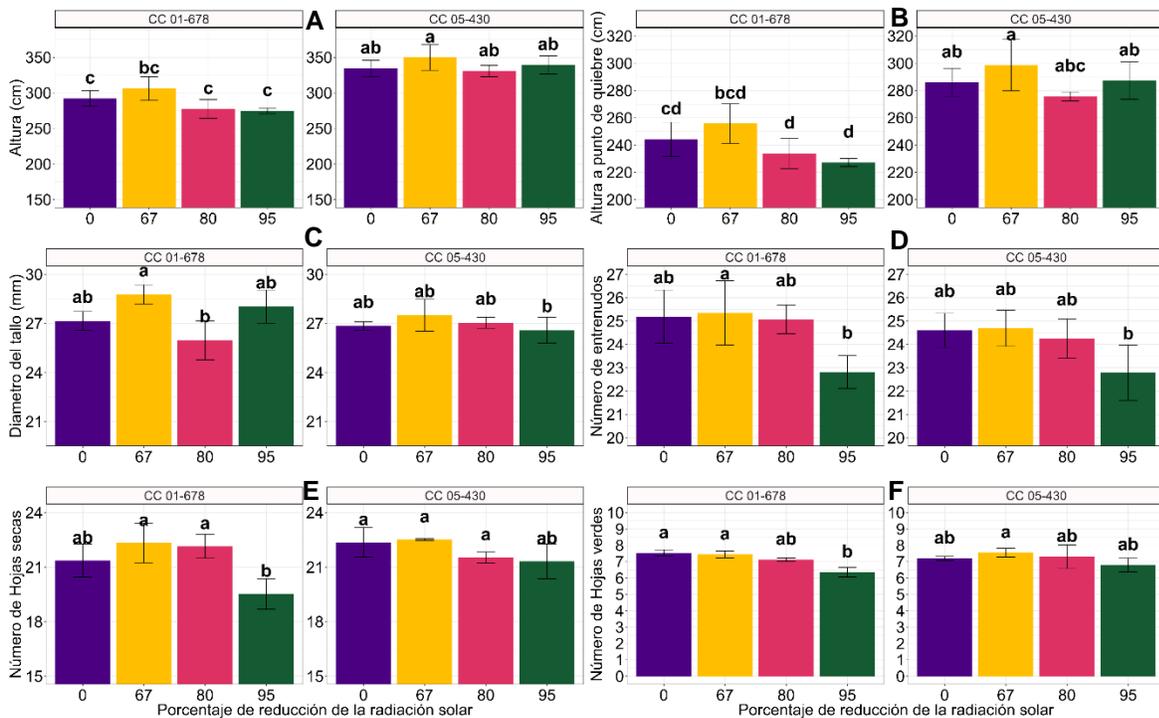
Nota: Se ilustra el gráfico de líneas con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD

2.9.4 Parámetros de crecimiento

Los datos correspondientes a los parámetros de crecimiento fueron recopilados mediante un muestreo destructivo en la séptima semana de evaluación, momento en el cual se llevó a cabo la cosecha del experimento. El análisis de varianza (anexo Tabla C-5) mostró diferencias significativas en altura, altura a punto de quiebre y población en el factor variedad. Mientras que, número de entrenudos, hoja seca e índice de área foliar presentaron diferencias estadísticamente significativas en la interacción variedad por RS, los resultados se ilustran en la Figura 3-4 y la Figura 3-5.

Los resultados obtenidos indicaron que los parámetros de crecimiento altura y altura a punto de quiebre (Figura 3-4A y Figura 3-4B) no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre el testigo (0%) y los diferentes porcentajes de reducción de la RS (67, 80 y 95%). Sin embargo, se observaron diferencias estadísticamente significativas en función de las variedades evaluadas. Específicamente, la variedad CC 05-430 mostró un incremento medio del 15% en la altura y en altura a punto de quiebre comparado con la variedad CC 01-678.

Figura 3- 4: Parámetros de crecimiento en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

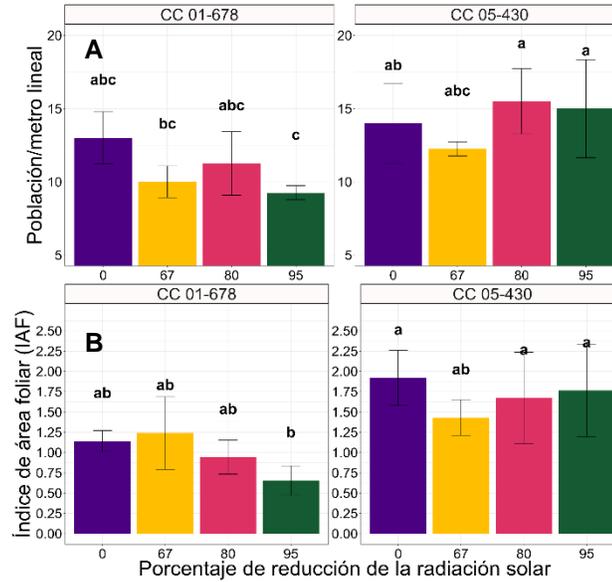


Nota: A) Altura, B) Altura a punto de quiebre, C) Diámetro, D) Número de entrenudos, E) Número de hojas secas, F) Número de hojas verdes. Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD

Es importante destacar que, el diámetro del tallo, el número de entrenudos y las hojas verdes no presentaron diferencias estadísticamente significativas en la interacción RS por variedad. Sin embargo, es importante señalar que la cantidad de hojas verdes disminuyó únicamente en la variedad CC 01-678 cuando la disponibilidad de RS se redujo en un 95%, en contraste con los tratamientos del 67% y 80% de reducción de la RS, que mostraron un

mayor número de hojas secas. Estos resultados se reflejan en la Figura 3-4, donde se presentan los sub gráficos correspondientes a las variables evaluadas, identificados por los subíndices desde (C) hasta (F).

Figura 3- 5: Parametrós de crecimiento en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: Población (A) e índice de area foliar (B) en respuesta a la baja radiación. Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$). según la prueba LSD

Por otro lado, el parámetro población, reveló diferencias estadísticamente significativas (Figura 3-5A) solo cuando se compararon las distintas variedades bajo una reducción del 95% en la RS. En esta condición, se observó que la variedad CC 01-678 presentó un 38% menos en el número de tallos por metro lineal en comparación con la variedad CC 05-430.

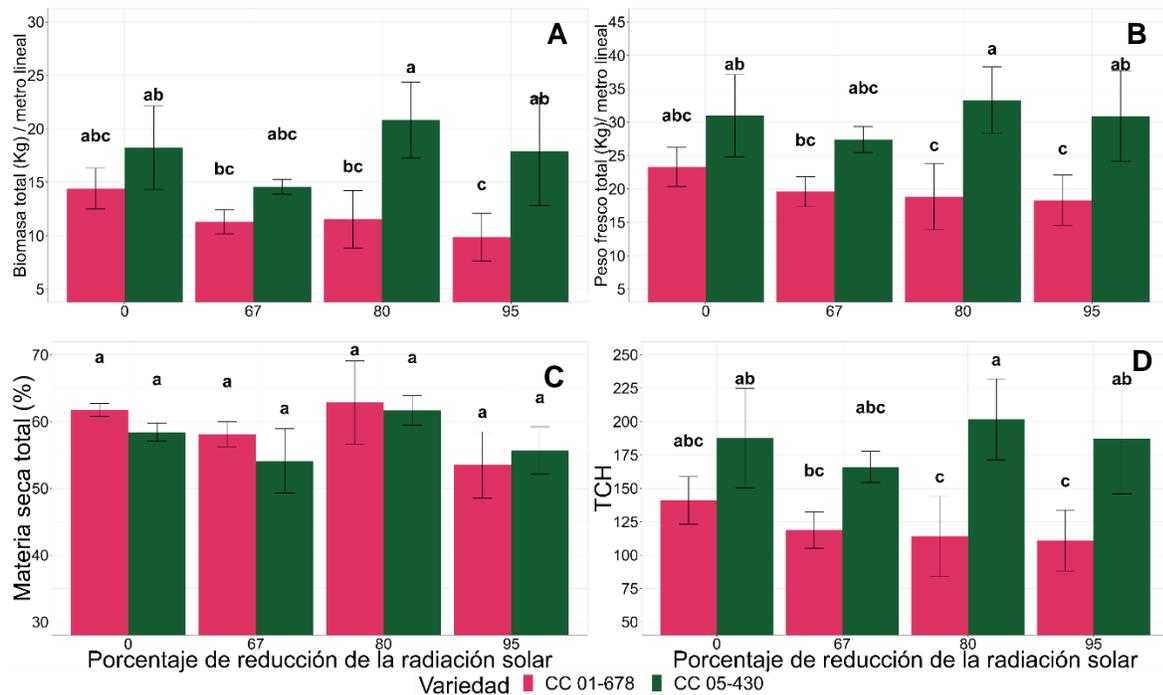
Por otro lado, el índice de área foliar (Figura 3-5B) de la variedad CC 01-678, a una reducción del 95% de la RS, exhibió diferencias estadísticamente significativas en comparación con el testigo y reducciones del 80% y 90% de la RS, al presentar un valor considerablemente menor.

2.9.5 Parámetros de biomasa

El análisis de varianza mostró diferencias estadísticamente significativas en las variables biomasa total, peso fresco total y toneladas de caña por hectárea en el factor variedad y su interacción con la RS. Mientras que, la materia seca no presentó diferencias estadísticamente significativas (anexo Tabla C-6).

La biomasa total, el peso fresco total y las TCH (Figura 3-6 subíndices A hasta C), no mostraron diferencias significativas en respuesta a la baja RS en ninguna de las dos variedades evaluadas. Sin embargo, al realizar una comparación de dichos parámetros entre las variedades estudiadas, se observó que la variedad CC 05-430 exhibió valores que superaron en un 50% la biomasa total, el peso fresco total y las TCH de la variedad CC 01-678, cuando se redujo la RS en un 80 y 95%.

Figura 3- 6: Biomasa en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



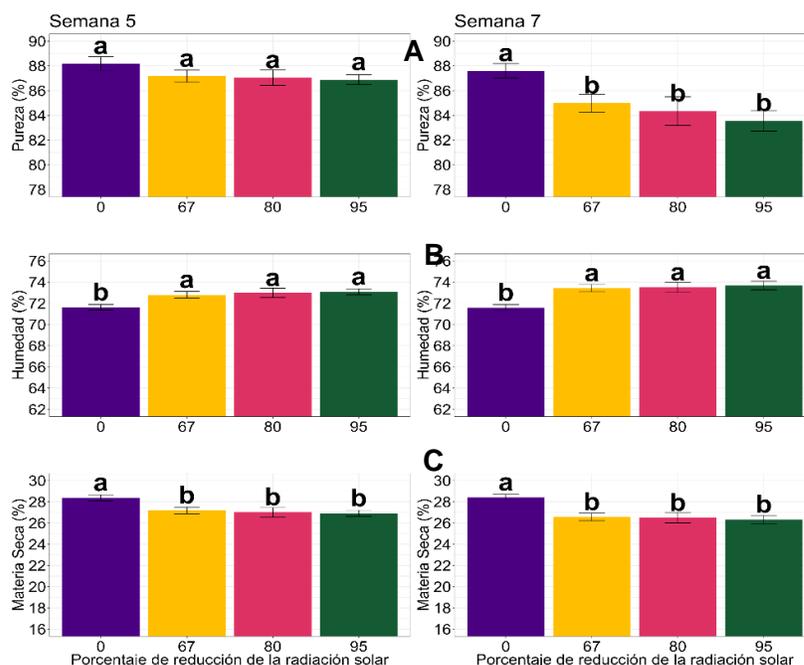
Nota: A) Biomasa total, B) Peso fresco total, C) Porcentaje de materia seca total, D) Toneladas de caña por hectárea (TCH). Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD

2.9.6 Parámetros de calidad y rendimiento de jugo

A pesar de que en el análisis de varianza se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el factor variedad y las variables humedad, materia seca y pureza, estas diferencias no se mantuvieron de manera constante a lo largo de las siete semanas de evaluación (anexo Tabla C-7). Solo se observaron diferencias estadísticamente significativas en la concentración de sacarosa en cada una de las semanas de estudio, siendo la variedad CC 01-678 la que mayor porcentaje de sacarosa acumulo en relación con la variedad CC 05-430 (anexo Figura C – 1).

El factor RS, por otro lado, sí presentó diferencias estadísticamente significativas en la quinta y séptima semana de evaluación en las variables: humedad, materia seca, pureza y sacarosa (anexo Tabla C-7). El análisis de medias de la pureza (Figura 3-7A), no mostró diferencias estadísticamente significativas en la quinta semana de evaluación. Sin embargo, en la séptima semana la baja RS (67, 80 y 95%) redujo en promedio el 3.3% de la pureza del jugo comparado con el testigo.

Figura 3- 7: Parámetros de calidad del jugo en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

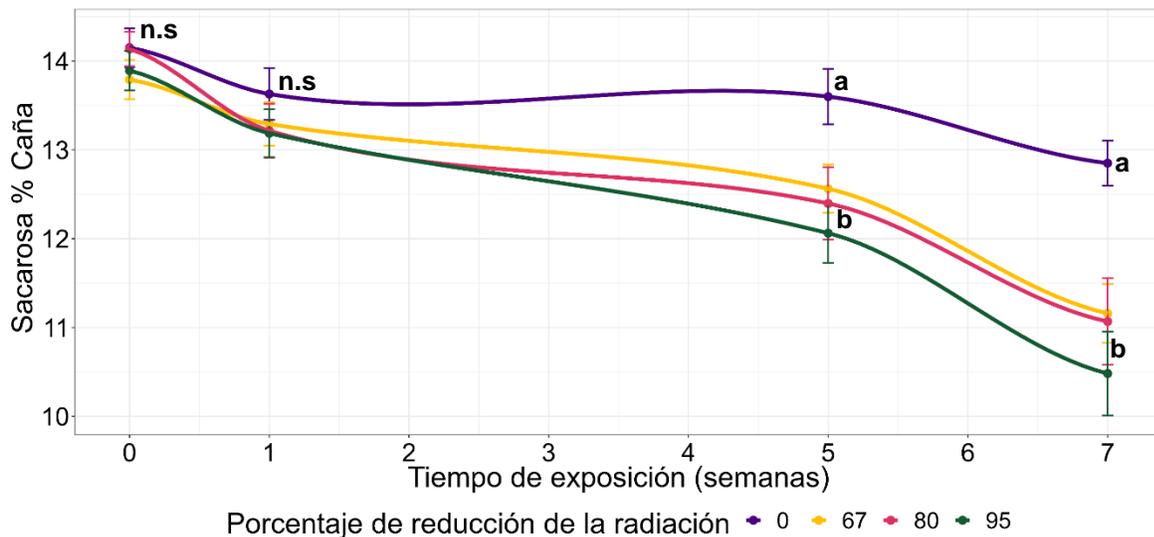


Nota: A) Pureza, B) Humedad, C) Materia seca. Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$). según la prueba LSD

En la Figura 3-7B y Figura 3-7C se pudo observar que tanto el contenido de humedad como el de materia seca exhibieron una respuesta significativa en la semana 5 y 7. El contenido de humedad presentó un incremento promedio del 2% cuando se redujo la RS (67, 80 y 95%). Mientras que, la materia seca, indicó una reducción promedio del 1.3% en la semana 5 y del 2% en la semana 7 en condición de baja RS.

La Figura 3-8 ilustra la dinámica del contenido de sacarosa en la caña de azúcar en función tres tratamientos de reducción de RS y un testigo. La exposición a niveles bajos de RS no tuvo efectos significativos en el contenido de sacarosa durante las semanas 0 y 1. Sin embargo, en las semanas 5 y 7 se observó una disminución estadísticamente significativa en el contenido de sacarosa en los tres tratamientos de reducción de RS (67, 80 y 95%), en comparación con el testigo (0%). Esto resultó en una reducción promedio de sacarosa del 1.2% y 1.9% en la semana 5 y 7, respectivamente.

Figura 3- 8: Dinámica del porcentaje de sacarosa en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: Se ilustra el gráfico de líneas con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$), según la prueba LSD

2.10 Discusión

La calidad y la intensidad de la RS ejercen un impacto significativo en la estructura y función del aparato fotosintético, así como en el potencial de crecimiento y rendimiento del cultivo (Paradiso & Proietti, 2022). En este capítulo se evaluaron distintos porcentajes de reducción de la RS (67, 80 y 95%) con el objetivo de identificar la estrategia de adaptación fisiológica y determinar el efecto sobre el rendimiento de la caña de azúcar en la fase de maduración.

Identificar estrategias de adaptación fisiológica frente al estrés resulta crucial para comprender las respuestas y ajustes de las plantas en condiciones ambientales desafiantes (Minhas et al., 2017). En condición de baja RS, las plantas pueden desplegar estrategias de tolerancia y evitación a la sombra (Fiorucci & Fankhauser, 2017). Un ejemplo de estrategia de tolerancia a la sombra es el incremento en el contenido de clorofila, lo que les permite mejorar la captación de radiación solar y aumentar la eficiencia fotosintética (Valladares & Niinemets, 2008). Por otro lado, respuestas de crecimiento específicas, como el alargamiento rápido de tallos y la orientación de la planta hacia la fuente de luz, se consideran estrategias de evitación a la sombra que les permite competir eficientemente por la RS y cubrir rápidamente los espacios abiertos dentro del dosel vegetal (Ruberti et al., 2012; Tang & Liesche, 2017).

Los resultados obtenidos demostraron que ambas variedades presentaron una respuesta positiva en la síntesis de pigmentos fotosintéticos (Figura 3-2). No obstante, se observó que la variedad CC 01-678, incrementó en promedio el índice SPAD en un 20% durante las siete semanas de evaluación en comparación con la variedad CC 05-430 que solo mostró un incremento promedio del 11%. Con relación al incremento del crecimiento apical (Figura 3-3), se identificó que la variedad CC 01-678 manifestó un aumento estadísticamente significativo en el crecimiento apical al someterse a una disminución del 67% en la RS durante la tercera, quinta y séptima semana, en comparación con los tratamientos del 80%, 95%, y el testigo (0%). En contraste, la variedad CC 05-430 exhibió mayor aumento absoluto en centímetros de crecimiento apical en comparación con la variedad CC 01-678, registrando un incremento promedio y significativo del 34% en los tres tratamientos de baja RS durante las siete semanas de evaluación comparados con el testigo.

Aunque ambas variedades mostraron respuestas fisiológicas para mejorar la captación de luz en condiciones de baja RS, sus estrategias fueron distintas. La variedad CC 01-678 adoptó una estrategia de tolerancia a la sombra al aumentar el contenido de clorofila, en tanto, la variedad CC 05-430 mostró un incremento en el crecimiento apical como estrategia de evitación de la sombra. Estas diferentes estrategias sugieren una diversidad genética que podría tener implicaciones significativas en el rendimiento del cultivo en condiciones de RS limitada.

Los parámetros de crecimiento y biomasa representan indicadores críticos del rendimiento del cultivo. Sin embargo, se observó que la baja RS no tuvo un impacto significativo en los diferentes órganos de la planta ni en su peso (Figura 3-4, Figura 3-5, Figura 3-6). Este resultado puede atribuirse a que, durante la etapa de maduración, la tasa de crecimiento se estabiliza y la planta prioriza la asignación de recursos hacia órganos de reserva, como el tallo y los tejidos de almacenamiento, mientras destina menos energía hacia la parte aérea de la planta (Montero et al., 2017; van Heerden et al., 2010; Yu et al., 2022). Por lo tanto, cambios en la RS durante la etapa de maduración no evidenciaron diferencias significativas en los parámetros agronómicos evaluados durante el estudio.

Por último, se llevó a cabo la evaluación de los parámetros de calidad y rendimiento del jugo. Como resultado se obtuvo que la pureza, la humedad, la materia seca y el porcentaje de sacarosa (Figura 3-7 y Figura 3-8) se afectaron negativamente a partir de la quinta semana de evaluación y en reducciones del 67, 80 y 95% de la RS. Este tipo de limitación ocasionó una pérdida de entre 1 y 2 unidades porcentuales de sacarosa.

Estudios en diferentes cultivos como arroz, olivo, trigo, soya, maíz y leguminosas de grano también han demostrado que la baja RS afecta negativamente el rendimiento de los cultivos. En el caso del arroz, se ha observado una reducción del rendimiento de grano entre un 20% y 26%, debido a baja fotosíntesis y menor producción de carbohidratos para el llenado de espiguillas (Petro Páez et al., 2018; Satriawan et al., 2022). Por otro lado, en el olivo, se han observado cambios anatómicos y morfológicos que afectan la fotosíntesis y generan pérdidas en el rendimiento del fruto que oscilan entre el 30% y el 90% (Gregoriou et al., 2007). Estas pérdidas de rendimiento también han sido reportadas en trigo (Beed et

al., 2007; Shimoda & Sugikawa, 2020), soya (Shafiq et al., 2020), maíz y leguminosas de grano (Laub et al., 2022)

Para nuestro conocimiento, en la caña de azúcar, no se han registrado estudios que hayan examinado los efectos de la reducción de la RS durante la fase de maduración. Aunque los hallazgos de esta investigación no indicaron alteraciones significativas en la producción de biomasa ni en el crecimiento de la planta, la disminución de la RS demostró tener un impacto negativo en la calidad del jugo extraído de la caña de azúcar. Esta situación podría plantear dificultades en los procesos de producción en la fábrica y afectar el contenido de sacarosa destinado a la fabricación de azúcar.

2.11 Conclusiones

En este capítulo se identificó que la variedad CC 01-678 implementó una estrategia de tolerancia a la sombra al incrementar su contenido relativo de clorofila en condiciones de baja RS. En contraste, la variedad CC 05-430 adoptó una estrategia de evitación de la sombra al aumentar su crecimiento apical para alcanzar la luz disponible.

En lo que respecta a los parámetros de crecimiento y biomasa, se observó que estos no se vieron afectados negativamente por la reducción de la RS durante la fase de maduración. Esto se debe a que, en esta fase, la tasa de crecimiento se estabiliza y la ganancia de peso es considerablemente menor en comparación con etapas anteriores.

Es importante resaltar que la calidad y el rendimiento del jugo de caña de azúcar experimentaron una disminución significativa en condición de baja RS, especialmente cuando esta limitación se extendió hasta la quinta y séptima semana de evaluación causando un incremento en la humedad del jugo, reducción de la pureza y pérdida de entre 1 y 2 unidades porcentuales en la concentración de sacarosa en el cultivo de caña de azúcar. Estos cambios desfavorables tienen un impacto significativo en la cadena de producción y en la sostenibilidad del cultivo como modelo económico.

2.12 Referencias Bibliográficas

- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2003). Fundamentos de fisiología vegetal. In *McGrawHill*.
- Beed, F. D., Paveley, N. D., & Sylvester-Bradley, R. (2007). Predictability of wheat growth and yield in light-limited conditions. *The Journal of Agricultural Science*, 145(1), 63–79. <https://doi.org/10.1017/S0021859606006678>
- Calvache Ulloa, M., & Valle, L. (2021). Índice de cosecha con macro-nutrientes en grano de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd). *Revista Alfa*, 5(13), 15–28. <https://doi.org/10.33996/revistaalfa.v5i13.95>
- Castillo, R. O., & Silva Cifuentes, E. (2022). Sugarcane Breeding and Supporting Genetics Research in Ecuador. *Sugar Tech*, 24(1), 222–231. <https://doi.org/10.1007/s12355-021-01057-4>
- Castro, O. R. (2010). *La variabilidad de la radiación solar en la superficie terrestre y sus efectos en la producción de caña de azúcar en Guatemala*. <https://cengicana.org/files/20150828053605989.pdf>
- de Matos, M., Santos, F., & Eichler, P. (2020). Sugarcane world scenario. In *Sugarcane Biorefinery, Technology and Perspectives* (pp. 1–19). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814236-3.00001-9>
- Fang, S., Lang, T., Cai, M., & Han, T. (2022). Light keys open locks of plant photoresponses: A review of phosphors for plant cultivation LEDs. *Journal of Alloys and Compounds*, 902, 163825. <https://doi.org/10.1016/j.jallcom.2022.163825>
- FAO. (2022). *World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2022*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc2211en>
- FAOSTAT. (2021). *Crops and livestock products*. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>
- Fiorucci, A.-S., & Fankhauser, C. (2017). Plant Strategies for Enhancing Access to Sunlight. *Current Biology*, 27(17), R931–R940. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.085>
- Gregoriou, K., Pontikis, K., & Vemmos, S. (2007). Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica*, 45(2), 172–181. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0029-x>
- Humbert, R. P., & Bonnet, J. A. (1963). The Growing of Sugar Cane. *Soil Science*, 107(3), 233. <https://doi.org/10.1097/00010694-196903000-00021>
- IDEAM. (2022). *BOLETÍN DE MONITOREO FENOMENO EL NIÑO Y LA NIÑA - IDEAM*. http://www.ideam.gov.co/web/tiempo-y-clima/boletin-de-seguimiento-fenomeno-el-nino-y-la-nina/-/document_library_display/I6NwA8DioHgN/view/121539941?_110_INSTANCE_I6NwA8DioHgN_redirect=http%3A%2F%2Fwww.ideam.gov.co%2Fweb%2Ftiempo-y-clima%2Fboletin-de-segui

- Jaiswal, R., Mall, R. K., Patel, S., Singh, N., Mendiratta, N., & Gupta, A. (2023). Indian sugarcane under warming climate: A simulation study. *European Journal of Agronomy*, 144, 126760. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.126760>
- Kurepin, L. V., Emery, R. J. N., Pharis, R. P., & Reid, D. M. (2007). Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *Journal of Experimental Botany*, 58(8), 2145–2157. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm068>
- Laub, M., Pataczek, L., Feuerbacher, A., Zikeli, S., & Högy, P. (2022). Contrasting yield responses at varying levels of shade suggest different suitability of crops for dual land-use systems: a meta-analysis. *Agronomy for Sustainable Development*, 42(3), 51. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00783-7>
- Mathur, S., Jain, L., & Jajoo, A. (2018). Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56(SPECIAL ISSUE), 354–365. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0767-y>
- McPhaden, M. J. (2003). El Niño and La Niña: Causes and Global Consequences. *Encyclopedia of Global Environmental Change, Volume 1, The Earth System: Physical and Chemical Dimensions of Global Environmental Change*, 1, 353–370. <https://www.pmel.noaa.gov/gtmba/featured-publication/el-niño-and-la-niña-causes-and-global-consequences>
- Montero, D., García, C. E., Soto, M., & Valencia, J. M. (2017). Estimación de productividad en caña de azúcar desde la percepción remota. *Análisis Geográficos*, 53(December), 35–49. https://www.researchgate.net/publication/321973459_Estimacion_de_productividad_en_cana_de_azucar_desde_la_percepcion_remota
- Moore, P. H., Paterson, A. H., & Tew, T. (2013). Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology. In P. H. Moore & F. C. Botha (Eds.), *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology* (John Wiley). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118771280>
- Palma, C. F. F., Castro-Alves, V., Morales, L. O., Rosenqvist, E., Ottosen, C.-O., & Strid, Å. (2021). Spectral Composition of Light Affects Sensitivity to UV-B and Photoinhibition in Cucumber. *Frontiers in Plant Science*, 11, 2016. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.610011>
- Paradiso, R., & Proietti, S. (2022). Light-Quality Manipulation to Control Plant Growth and Photomorphogenesis in Greenhouse Horticulture: The State of the Art and the Opportunities of Modern LED Systems. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(2), 742–780. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10337-y>
- Petro Páez, E. E., Cardozo Conde, C. I., & Rebolledo, M. C. (2018). *Caracterización fenotípica de un grupo de diversidad de arroz (Oryza sativa L.) de la subespecie indica en respuesta al estrés por baja intensidad lumínica*. <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/98472>
- Romero, E., Scandaliaris, J., Digonzelli, P., Leggio, F., Giardina, J. A., Fernández de Ullivarri, J., Casen, S. D., Tonatto, J., & Alonso, L. (2009). La caña de azúcar,

características y ecofisiología. *Manual Del Cañero.*, 15-22.

https://www.researchgate.net/publication/284772525_La_cana_de_azucar_caracteristicas_y_ecofisiologia

- Ruberti, I., Sessa, G., Ciolfi, A., Possenti, M., Carabelli, M., & Morelli, G. (2012). Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response. *Biotechnology Advances*, 30(5), 1047–1058. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2011.08.014>
- Santos, F., & Diola, V. (2015). Physiology. In *Sugarcane* (pp. 13–33). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802239-9.00002-5>
- Satriawan, H., Nazirah, L., Fitri, R., & Ernawita. (2022). Evaluation of growth and yield of upland rice varieties under various shading levels and organic fertilizer concentrations. *Biodiversitas*, 23(5), 2655–2662. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d230549>
- Schewe, J., Heinke, J., Gerten, D., Haddeland, I., Arnell, N. W., Clark, D. B., Dankers, R., Eisner, S., Fekete, B. M., Colón-González, F. J., Gosling, S. N., Kim, H., Liu, X., Masaki, Y., Portmann, F. T., Satoh, Y., Stacke, T., Tang, Q., Wada, Y., ... Kabat, P. (2014). Multimodel assessment of water scarcity under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(9), 3245–3250. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222460110>
- Schramma, N., Perugachi Israëls, C., & Jalaal, M. (2023). Chloroplasts in plant cells show active glassy behavior under low-light conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(3), e2216497120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2216497120>
- Shafiq, I., Hussain, S., Hassan, B., Shoaib, M., Mumtaz, M., Wang, B., Raza, A., Manaf, A., Ansar, M., Yang, W., & Yang, F. (2020). Effect of simultaneous shade and drought stress on morphology, leaf gas exchange, and yield parameters of different soybean cultivars. *Photosynthetica*, 58(5), 1200–1209. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.067>
- Shafiq, I., Hussain, S., Raza, M. ali, Iqbal, N., Asghar, M. A., Raza, A., Fan, Y. F., Mumtaz, M., Shoaib, M., Ansar, M., Manaf, A., Yang, W. Y., & YANG, F. (2021). Crop photosynthetic response to light quality and light intensity. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(1), 4–23. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63227-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63227-0)
- Shi, Y., Ke, X., Yang, X., Liu, Y., & Hou, X. (2022). Plants response to light stress. *Journal of Genetics and Genomics*, 49(8), 735–747. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2022.04.017>
- Shimoda, S., & Sugikawa, Y. (2020). Grain-filling response of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) to post-anthesis shading in a humid climate. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206(1), 90–100. <https://doi.org/10.1111/jac.12370>
- Si, C., Yang, S., Lou, X., Zhang, G., & Zhong, Q. (2022). Effects of light spectrum on the morphophysiology and gene expression of lateral branching in Pepino (*Solanum muricatum*). *Frontiers in Plant Science*, 13, 3739. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1012086>

- Sonkar, G., Singh, N., Mall, R. K., Singh, K. K., & Gupta, A. (2020). Simulating the Impacts of Climate Change on Sugarcane in Diverse Agro-climatic Zones of Northern India Using CANEGRO-Sugarcane Model. *Sugar Tech*, 22(3), 460–472. <https://doi.org/10.1007/s12355-019-00787-w>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2015). *Plant Physiology and Development* (2014 Sinauer (ed.); 6th ed., Vol. 6).
- Tang, Y., & Liesche, J. (2017). The molecular mechanism of shade avoidance in crops – How data from Arabidopsis can help to identify targets for increasing yield and biomass production. *Journal of Integrative Agriculture*, 16(6), 1244–1255. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61434-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61434-X)
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- van Heerden, P. D. R., Donaldson, R. A., Watt, D. A., & Singels, A. (2010). Biomass accumulation in sugarcane: unravelling the factors underpinning reduced growth phenomena. *Journal of Experimental Botany*, 61(11), 2877–2887. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq144>
- Wang, Xiaoyan; Gao, Xinqiang; Liu, Yuling; Fan, Shuli; Ma, Q. (2020). Progress of Research on the Regulatory Pathway of the Plant Shade-Avoidance Syndrome. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 11, p. 495591). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00439>
- Xie, F., Shi, Z., Zhang, G., Zhang, C., Sun, X., Yan, Y., Zhao, W., Guo, Z., Zhang, L., Fahad, S., Saud, S., & Chen, Y. (2020). Quantitative leaf anatomy and photophysiology systems of C3 and C4 turfgrasses in response to shading. *Scientia Horticulturae*, 274, 109674. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109674>
- Yang, F., Huang, S., Gao, R., Liu, W., Yong, T., Wang, X., Wu, X., & Yang, W. (2014). Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red:far-red ratio. *Field Crops Research*, 155, 245–253. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.08.011>
- Yu, D., Zha, Y., Shi, L., Ye, H., & Zhang, Y. (2022). Improving sugarcane growth simulations by integrating multi-source observations into a crop model. *European Journal of Agronomy*, 132, 126410. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126410>
- Zhao, D., & Li, Y.-R. (2015). Climate Change and Sugarcane Production: Potential Impact and Mitigation Strategies. *International Journal of Agronomy*, 2015(4), 1–10. <https://doi.org/10.1155/2015/547386>
- Zheng, L., & Van Labeke, M.-C. (2017). Chrysanthemum morphology, photosynthetic efficiency and antioxidant capacity are differentially modified by light quality. *Journal of Plant Physiology*, 213, 66–74. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.03.005>

3. Discusión general

La baja radiación solar (RS) puede ocasionar modificaciones en la estructura morfológica, el funcionamiento fisiológico y los procesos bioquímicos de las plantas (Noor et al., 2023). Estos cambios son mediados en gran medida por la interacción entre los fotoreceptores y las fitohormonas (Mathur et al., 2018). Los fotoreceptores sensan la variación de la RS en función la longitud de onda (Palma et al., 2021), detectan las señales luminosas y transmiten la información a través de una vía de señalización dirigida a diferentes partes de la planta donde se encuentren las fitohormonas (Fankhauser & Chory, 1997; Meisel et al., 2011; Salvatori et al., 2022). Las fitohormonas reciben la señal y actúan como mensajeros químicos logrando regular y coordinar diversos procesos celulares que modifican la biología de la planta en función del estímulo ambiental, lo que finalmente permite la adaptación o respuesta de la planta a dicha condición limitante (Kurepin et al., 2007; Shi et al., 2022; Xie et al., 2020).

El objetivo de esta investigación consistió en determinar de manera cuantitativa el efecto de la baja RS en la fisiología de la caña de azúcar durante la fase de maduración. Específicamente, se analizó cómo una limitación de RS afectó la fotosíntesis de la planta, incluyendo su influencia en las reacciones fotoquímicas, la fijación y metabolismo del carbono, así como en la partición de los fotoasimilados generados. Además, se identificaron estrategias de adaptación que la caña de azúcar empleó frente a esta limitación y se evaluó el impacto resultante en la acumulación de biomasa y sacarosa de dos variedades de caña de azúcar Cenicaña-Colombia (CC 01-678 y CC 05-430).

Para determinar el efecto de baja RS sobre la fisiología de la caña de azúcar se analizaron parámetros de fluorescencia de la clorofila, intercambio de gases, productividad y rendimiento del jugo en función de cuatro porcentajes de reducción de la RS (0, 67, 80 y 95%). Además, se evaluaron dos variedades contrastantes en términos de su maduración natural y la acumulación de sacarosa. La variedad CC 05-430 caracterizada por ser tardía en su maduración y presentar una acumulación intermedia de sacarosa y la variedad CC 01-678 temprana en su maduración y con alta acumulación de sacarosa. Pese a ser

contrastantes genéticamente, sus respuestas fotosintéticas en condición de baja RS no evidenciaron diferencias significativas. De igual manera los porcentajes de reducción de la RS no difirieron entre sí, pero sí entre el testigo (0%) en la mayoría de parámetros evaluados.

La fluorescencia de la clorofila refleja el impacto ambiental en el aparato fotosintético de la planta (Poorter et al., 2019; Wan et al., 2020b). A nivel fotoquímico, se encontró que la baja RS no causó daños en PSII. Sin embargo, fue evidente una alteración o ligero estrés en el PSII, ya que se incrementó la emisión de F_o (Figura 1-2B), se redujo la ETR (Figura 1-3B) y disminuyó en un 19,4% Φ_{PSII} (Figura 1-3C)

Para comprender a mayor detalle las causas subyacentes que generaron las alteraciones en PSII, fue necesario realizar un análisis completo de cada una de las reacciones fotoquímicas involucradas en el transporte de electrones en el PSII (Figura 1-4 a 1-9). Se encontró que a baja RS las antenas colectoras de luz de la caña de azúcar captaron la RS disponible, favoreciendo las reacciones relacionadas con la transferencia de excitones hacia el centro de reacción P680 y la reducción de la QA ($QA \rightarrow QA^-$).

A partir del paso F_i , la emisión de fluorescencia se incrementó, lo que indicó pérdida de energía fotoquímica por un posible bloqueo o una reducción en el flujo de electrones en QA^- (Figura 1-5). Se hipotetiza que la baja RS disminuyó el potencial redox del PSII; por lo tanto, es posible que, en esta condición, la cantidad de fotones fuera menor (Figura 1- 8) y la intensidad de energía absorbida insuficiente para catalizar la reacción de oxidación de la QA^- , ocasionado la acumulación excesiva de esta molécula en ese estado. Posiblemente, esto generó una ralentización en el flujo de electrones hacia QB y demás aceptores, confirmando lo reportado por Sales et al. (2023).

El bloqueo en QA^- resultó en una disminución en la ETR (Figura 1-3B) y Φ_{PSII} (Figura 1-3C), lo que sugiere una posible reducción en la eficiencia fotoquímica y, por ende, una disminución en la producción de ATP y NADPH necesarios para llevar a cabo la fijación y metabolismo del carbono en la segunda fase de la fotosíntesis (Baker et al., 2007).

Al analizar la respuesta fotosintética de la planta, se observó que la eficiencia cuántica de la RS (Tabla 2-1), no presentó cambios significativos, lo que confirma la capacidad de la caña de azúcar para captar la energía lumínica, incluso en condiciones de RS limitada. No obstante, a lo anterior, se encontró que la baja RS disminuyó $A_{m\ PAR}$ en un 25% (Tabla 2-1) afectando la eficiencia de conversión de energía lumínica a energía química, confirmando la pérdida del rendimiento fotosintético y reducción en la tasa de producción de ATP y NADPH.

A pesar de las limitaciones, la caña de azúcar experimento ajustes metabólicos para minimizar el consumo energético. Esto se manifestó mediante una reducción en el punto de compensación de luz y en la tasa respiratoria (Tabla 2-1). Estas respuestas metabólicas se consideran estrategias adaptativas implementadas en situaciones de estrés o condiciones ambientales adversas (Abreu et al., 2014; Huang et al., 2011; Wan et al., 2020a; Yao et al., 2017). El ajuste metabólico permitió a la caña de azúcar maximizar la eficiencia en la utilización de la RS absorbida y reducir el gasto energético. De esta manera, es probable que la planta pudiera mantener un balance de carbono más favorable en un entorno con baja RS.

Ante una reducción en la tasa de producción de energía química, las plantas pueden presentar dificultades con relación al metabolismo del carbono. En el caso específico de la caña de azúcar, su naturaleza como especie C_4 , le permite compartimentar las reacciones metabólicas del carbono y mantener un suministro adecuado en las células de la vaina del haz vascular (Lee et al., 2022; Yin & Struik, 2018). Esta investigación confirma la eficiencia de este mecanismo, puesto que, incluso a baja RS, tanto la eficiencia de carboxilación (Anexo Tabla B-2), como la actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) (Figura 2-4A), no mostraron cambios significativos, a pesar de que se presentó una reducción notable en la conductancia estomática (g_s) (Figura 2-5B) Estas respuestas son respaldadas por reportes que sugieren que en condición de baja RS no existen restricciones estomáticas ni difusionales del CO_2 a través del mesófilo, y que menores tasas de fotosíntesis podría deberse a algún ajuste bioquímico subyacente (Gong et al., 2022; Ward & Woolhouse, 1986; Watson-Lazowski et al., 2020).

La limitada disponibilidad de energía química por la baja RS no redujo el suministro de carbono para la enzima PEPC (Figura 2-4A). No obstante, al analizar las reacciones que

dan lugar en las células de la vaina del haz vascular, se observó una reducción significativa del 33% en la velocidad máxima de carboxilación de la enzima RubisCO (Figura 2-4B). Se descartó, que la disminución de la actividad de RubisCO fuera por baja concentración de CO₂, puesto que la actividad de PEPC no se vio menguada hasta la quinta semana de evaluación.

Por tanto, es probable que la fotosíntesis (Figura 2-5A) pudiera estar limitada por: la capacidad de la RubisCO y/o por la capacidad de regeneración de la ribulosa-1,5-bisfosfato (RuBP) (Moore et al., 2013). Se hipotetiza que la pérdida de la capacidad fotosintética de la caña de azúcar en condición de baja RS fue limitada por la regeneración de RuBP, ya que se encontró una reducción del 23% de la tasa máxima de transporte de electrones la cual se relaciona directamente con la regeneración de esta enzima (Sharkey et al., 2007) y segundo por la capacidad de RubisCO, que se ve comprometida cuando sus sitios activos son ocupados por inhibidores de fosfato de azúcar intrínsecos. Esta situación puede ocurrir cuando la enzima RubisCO activasa, responsable de eliminar los inhibidores, se inactiva debido a la deficiencia de ATP (Bhat et al., 2017; Waheeda et al., 2023; Wang et al., 2021).

Aunque la energía necesaria para las reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis proviene de las reacciones lumínicas que ocurren en la membrana de los tilacoides. En las especies C₄, las demandas de ATP y NADPH se distribuyen entre las células del mesófilo y las células de la vaina del haz vascular (Kromdijk et al., 2014; Sales et al., 2021; Yin & Struik, 2018). De acuerdo con von Caemmerer (2000) la proporción en la partición de ATP entre la regeneración de la PEP y los procesos asociados a la vaina del haz es de 2:3. Esta relación podría explicar por qué se observó una limitación en la actividad de la RubisCO (Figura 2-4B) y no en la actividad de PEPC. Además, de la alta eficiencia de la enzima fosfoenolpiruvato-diquinasa en la regeneración de PEP que también podría contribuir a esta diferencia (Lee et al., 2022). Estas observaciones encuentran respaldo en múltiples estudios que han reportado que la baja RS altera la sincronía en el ciclo C₄ y C₃, e incrementa la probabilidad de la fuga de CO₂ desde la vaina del haz vascular hacia el mesófilo, reduciendo la eficiencia fotosintética (Arce Cubas et al., 2023; Kromdijk et al., 2008; Lee et al., 2022).

Estas respuestas constituyen una serie de ajustes metabólicos que tienen lugar en la planta en respuesta a la baja RS. Adicionalmente, las plantas también implementan diversas estrategias de tolerancia o evitación de la sombra (Ruberti et al., 2012; Yang et al., 2020), que se consideran rasgos adaptativos e implican modificaciones en la anatomía, morfología de la planta, y, por ende, su fisiología (Valladares & Niinemets, 2008). Estas respuestas fenotípicas, permiten mejorar la captación de RS y la eficiencia fotosintética. Sin embargo, demanda gastos que puede comprometer la supervivencia a largo plazo, por lo que es importante mantener un equilibrio entre los costos y beneficios asociados (Valladares & Niinemets, 2008).

Ambas variedades mostraron estrategias adaptativas para mejorar la captación de luz en condiciones de baja RS, pero fueron distintas. La variedad CC 01-678 adoptó una estrategia de tolerancia a la sombra incrementando en un 10% el contenido de clorofila (Figura 3- 2), en tanto, la variedad CC 05-430 presentó mayor crecimiento apical como estrategia de evitación de la sombra (Figura 3-3). Se ha encontrado que mayor contenido de clorofila y crecimiento apical, permiten maximizar la captación de RS y mejorar la eficiencia fotosintética en condiciones limitadas de RS (Dai et al., 2009; Meisel et al., 2011; Sagun et al., 2022; Zhou et al., 2022).

A pesar de que las adaptaciones morfológicas son beneficiosas para la planta en términos de captación de RS, la baja RS ralentiza las reacciones fotosintéticas, reduciéndose la producción de carbohidratos (Ruberti et al., 2012). En consecuencia, estas estrategias adaptativas imponen una carga energética adicional, lo que puede llevar a una potencial disminución en la acumulación de biomasa y azúcares en condiciones de baja RS.

Con el fin de validar esta hipótesis, se evaluó la biomasa y la acumulación de sacarosa de la caña de azúcar. El estudio, no evidenció diferencias significativas entre las diferentes variedades evaluadas en respuesta a la baja RS. Así mismo, no se observaron cambios en los parámetros de crecimiento (Figura 3- 4), biomasa y toneladas de caña por hectárea (Figura 3-6) durante la fase de maduración. Este fenómeno puede ser atribuido a la desaceleración en la acumulación de biomasa y la formación de órganos durante la etapa de maduración, debido a que la mayoría de estos procesos han alcanzado un alto grado de desarrollo y definición (Larrahondo & Villegas, 1995).

La concentración de sacarosa es progresiva y su potencial depende de diversos factores ambientales (Cardozo & Sentelhas, 2013). Durante la etapa de maduración, la planta prioriza sus recursos para la lograr la máxima acumulación de sacarosa en el tallo (Vasantha et al., 2022). Altos contenidos de sacarosa y bajos de azúcares reductores, como glucosa y fructosa, determinan la calidad final de la materia prima y la rentabilidad económica de la industria azucarera (Chen, 1991). Limitaciones en la RS desequilibran el metabolismo, la translocación de carbohidratos y la actividad enzimática en el tallo, reduciendo la concentración y almacenamiento de sacarosa, e incrementan la acumulación de almidones (Larrahondo y Villegas, 1995).

Se confirma el efecto negativo de la baja RS, sobre los procesos fotoquímicos (Figuras 1-1 a 1-5) y la capacidad fotosintética de la caña de azúcar (Figura 2-5). Este desbalance metabólico, afectó la calidad del jugo. Generó un aumento en la humedad del tallo, disminuyó la pureza y el contenido de materia seca (Figuras 3-7), causando la reducción de entre 1 y 2 unidades porcentuales de sacarosa durante las siete semanas de baja RS (Figuras 3-8).

3.1 Referencias Bibliográficas

- Abreu, P. P., Souza, M. M., de Almeida, A. A. F., Santos, E. A., Freitas, J. C. de O., & Figueiredo, A. L. (2014). Photosynthetic responses of ornamental passion flower hybrids to varying light intensities. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(8), 1993–2004. <https://doi.org/10.1007/S11738-014-1574-0/FIGURES/4>
- Arce Cubas, L., Vath, R. L., Bernardo, E. L., Sales, C. R. G., Burnett, A. C., & Kromdijk, J. (2023). Activation of CO₂ assimilation during photosynthetic induction is slower in C₄ than in C₃ photosynthesis in three phylogenetically controlled experiments. *Frontiers in Plant Science*, 13, 5323. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1091115>
- Baker, N. R., Harbinson, J., & Kramer, D. M. (2007). Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. *Plant, Cell and Environment*, 30(9), 1107–1125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01680.x>
- Bhat, J. Y., Thieulin-Pardo, G., Hartl, F. U., & Hayer-Hartl, M. (2017). Rubisco Activases: AAA+ Chaperones Adapted to Enzyme Repair. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 4(APR), 20. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2017.00020>
- Cardozo, N. P., & Sentelhas, P. C. (2013). Climatic effects on sugarcane ripening under the influence of cultivars and crop age. *Scientia Agricola*, 70(6), 449–456. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162013000600011>
- Chen, James. C. P. (1991). *Manual del Azúcar de Caña*.
- Dai, Y., Shen, Z., Liu, Y., Wang, L., Hannaway, D., & Lu, H. (2009). Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, 65(2–3), 177–182. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.12.008>
- Fankhauser, C., & Chory, J. (1997). Light control of plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 13(1), 203–229. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.13.1.203>
- Gong, X., Liu, C., Dang, K., Wang, H., Du, W., Qi, H., Jiang, Y., & Feng, B. (2022). Mung Bean (*Vigna radiata* L.) Source Leaf Adaptation to Shading Stress Affects Not Only Photosynthetic Physiology Metabolism but Also Control of Key Gene Expression. *Frontiers in Plant Science*, 13, 36. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.753264>
- Huang, D., Wu, L., Chen, J. R., & Dong, L. (2011). Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at

different shade levels. *Photosynthetica*, 49(4), 611–618.
<https://doi.org/10.1007/s11099-011-0076-1>

Kromdijk, J., Schepers, H. E., Albanito, F., Fitton, N., Carroll, F., Jones, M. B., Finnan, J., Lanigan, G. J., & Griffiths, H. (2008). Bundle Sheath Leakiness and Light Limitation during C4 Leaf and Canopy CO2 Uptake. *Plant Physiology*, 148(4), 2144–2155. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129890>

Kromdijk, J., Ubierna, N., Cousins, A. B., & Griffiths, H. (2014). Bundle-sheath leakiness in C4 photosynthesis: a careful balancing act between CO2 concentration and assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 65(13), 3443–3457.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru157>

Kurepin, L. V., Emery, R. J. N., Pharis, R. P., & Reid, D. M. (2007). Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *Journal of Experimental Botany*, 58(8), 2145–2157. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm068>

Larrahondo, J. E., & Villegas, F. (1995). Control y Características de Maduración. In *El cultivo de la caña en la zona azucarera de Colombia* (p. 412).

Lee, M., Boyd, R. A., & Ort, D. R. (2022). The photosynthetic response of C3 and C4 bioenergy grass species to fluctuating light. *GCB Bioenergy*, 14(1), 37–53.
<https://doi.org/10.1111/gcbb.12899>

Mathur, S., Jain, L., & Jajoo, A. (2018). Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56(SPECIAL ISSUE), 354–365. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0767-y>

Meisel, L. A., Urbina, D. C., & Pinto, M. E. (2011). Fotorreceptores y Respuestas de Plantas a Señales Lumínicas. *Fisiología Vegetal*, 18, 1–9.
[http://www.biouls.cl/librofv/web/pdf_word/Capitulo 18.pdf](http://www.biouls.cl/librofv/web/pdf_word/Capitulo%2018.pdf)

Noor, M., Fan, J.-B., Zhang, J.-X., Zhang, C.-J., Sun, S.-N., Gan, L., & Yan, X.-B. (2023). Effects of Shade Stress on Growth and Responsive Mechanisms of Bermudagrass (*Cynodon dactylon* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(7), 4037–4047.
<https://doi.org/10.1007/s00344-023-10920-5>

Palma, C. F. F., Castro-Alves, V., Morales, L. O., Rosenqvist, E., Ottosen, C.-O., & Strid, Å. (2021). Spectral Composition of Light Affects Sensitivity to UV-B and Photoinhibition in Cucumber. *Frontiers in Plant Science*, 11, 2016.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.610011>

Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., & Pons, T. L. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits

- ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223(3), 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/NPH.15754>
- Ruberti, I., Sessa, G., Ciolfi, A., Possenti, M., Carabelli, M., & Morelli, G. (2012). Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response. *Biotechnology Advances*, 30(5), 1047–1058. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2011.08.014>
- Sagun, J. Ver, Chow, W. S., & Ghannoum, O. (2022). Leaf pigments and photosystems stoichiometry underpin photosynthetic efficiency of related C3, C–C4 and C4 grasses under shade. *Physiologia Plantarum*, 174(6), e13819. <https://doi.org/10.1111/ppl.13819>
- Sales, C. R. G., Ribeiro, R. V., Marchiori, P. E. R., Kromdijk, J., & Machado, E. C. (2023). The negative impact of shade on photosynthetic efficiency in sugarcane may reflect a metabolic bottleneck. *Environmental and Experimental Botany*, 211, 105351. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105351>
- Sales, C. R. G., Wang, Y., Evers, J. B., & Kromdijk, J. (2021). Improving C4 photosynthesis to increase productivity under optimal and suboptimal conditions. *Journal of Experimental Botany*, 72(17), 5942–5960. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab327>
- Salvatori, N., Alberti, G., Muller, O., & Peressotti, A. (2022). Does Fluctuating Light Affect Crop Yield? A Focus on the Dynamic Photosynthesis of Two Soybean Varieties. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.862275>
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., & Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Environment*, 30(9), 1035–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>
- Shi, Y., Ke, X., Yang, X., Liu, Y., & Hou, X. (2022). Plants response to light stress. *Journal of Genetics and Genomics*, 49(8), 735–747. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2022.04.017>
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Vasantha, S., Kumar, R. A., Tayade, A. S., Krishnapriya, V., Ram, B., & Solomon, S. (2022). Physiology of Sucrose Productivity and Implications of Ripeners in Sugarcane. *Sugar Tech*, 24(3), 715–731. <https://doi.org/10.1007/s12355-021-01062-7>
- von Caemmerer, S. (2000). Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. In *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. CSIRO Publishing. <https://doi.org/10.1071/9780643103405>
- Waheeda, K., Kitchel, H., Wang, Q., & Chiu, P.-L. (2023). Molecular mechanism of Rubisco activase: Dynamic assembly and Rubisco remodeling. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 10, 90. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2023.1125922>

-
- Wan, Y., Zhang, Y., Zhang, M., Hong, A., Yang, H. Y., & Liu, Y. (2020a). Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of three *Paeonia* species. *PeerJ*, 2020(6). <https://doi.org/10.7717/PEERJ.9316/SUPP-3>
- Wan, Y., Zhang, Y., Zhang, M., Hong, A., Yang, H. Y., & Liu, Y. (2020b). Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of three *Paeonia* species. *PeerJ*, 2020(6). <https://doi.org/10.7717/PEERJ.9316/SUPP-3>
- Wang, Y., Chan, K. X., & Long, S. P. (2021). Towards a dynamic photosynthesis model to guide yield improvement in C4 crops. *The Plant Journal*, 107(2), 343–359. <https://doi.org/10.1111/tpj.15365>
- Ward, D. A., & Woolhouse, H. W. (1986). Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C4 grasses from open and shaded habitats. I. Gas exchange, leaf anatomy and ultrastructure. *Plant, Cell and Environment*, 9(4), 261–270. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11611679>
- Watson-Lazowski, A., Papanicolaou, A., Koller, F., & Ghannoum, O. (2020). The transcriptomic responses of C4 grasses to subambient CO2 and low light are largely species specific and only refined by photosynthetic subtype. *The Plant Journal*, 101(5), 1170–1184. <https://doi.org/10.1111/tpj.14583>
- Xie, F., Shi, Z., Zhang, G., Zhang, C., Sun, X., Yan, Y., Zhao, W., Guo, Z., Zhang, L., Fahad, S., Saud, S., & Chen, Y. (2020). Quantitative leaf anatomy and photophysiology systems of C3 and C4 turfgrasses in response to shading. *Scientia Horticulturae*, 274, 109674. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109674>
- Yang, J., Li, C., Kong, D., Guo, F., & Wei, H. (2020). Light-Mediated Signaling and Metabolic Changes Coordinate Stomatal Opening and Closure. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1915. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.601478>
- Yao, X., Li, C., Li, S., Zhu, Q., Zhang, H., Wang, H., Yu, C., St. Martin, S. K., & Xie, F. (2017). Effect of shade on leaf photosynthetic capacity, light-intercepting, electron transfer and energy distribution of soybeans. *Plant Growth Regulation*, 83(3), 409–416. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0307-y>
- Yin, X., & Struik, P. C. (2018). The energy budget in C4 photosynthesis: insights from a cell-type-specific electron transport model. *New Phytologist*, 218(3), 986–998. <https://doi.org/10.1111/nph.15051>
- Zhou, Q., Zhao, F., Zhang, H., & Zhu, Z. (2022). Responses of the growth, photosynthetic characteristics, endogenous hormones and antioxidant activity of *Carpinus betulus* L. seedlings to different light intensities. *Frontiers in Plant Science*, 13, 4946. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1055984>

4. Conclusiones y recomendaciones

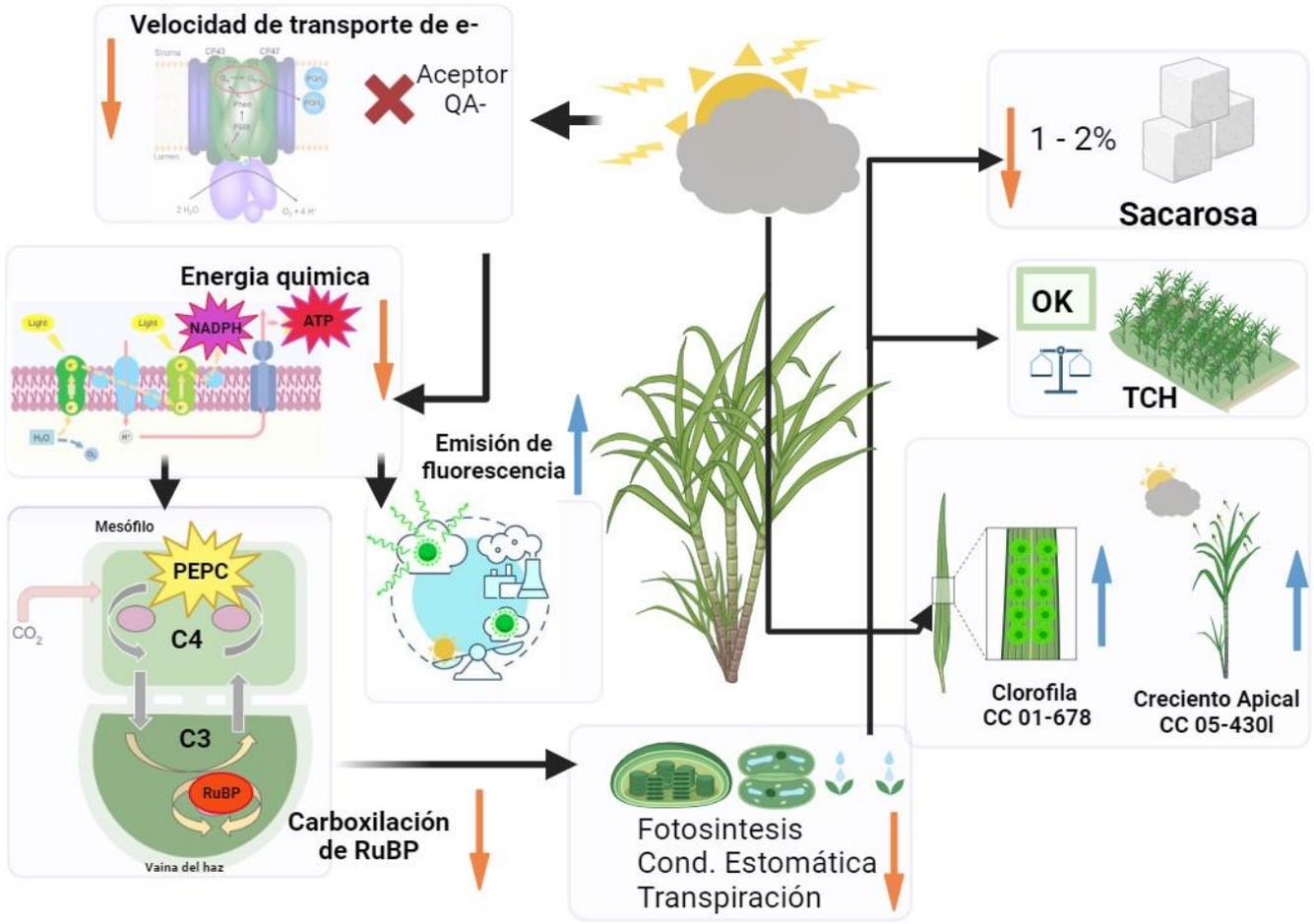
4.1 Conclusión general

- La respuesta fisiológica durante la etapa de maduración de la variedad CC 01-678 y CC 05-430 fue similar en la mayoría de los parámetros evaluados en el estudio.
- La variedad CC 01-678 presentó una estrategia de tolerancia a la sombra al incrementar el contenido relativo de clorofila, mientras que, la variedad CC 05-430 incrementó su crecimiento apical como estrategia de evitación de la sombra.
- La reducción de la radiación ocasionó un bloqueo debido a la acumulación de QA⁻. El bloqueo incrementó la emisión de fluorescencia, redujo la tasa de transporte electrones y afectó el rendimiento operacional del PSII.
- Alteraciones en las reacciones fotoquímicas del PSII, disminuyeron la velocidad de producción de ATP y NADPH. La limitación energética afectó las reacciones del metabolismo del carbono. Reducciones de la radiación superiores al 80% ralentizaron la tasa de carboxilación de RubisCO, mientras que, la tasa de carboxilación de PEPC tiende a afectarse cuando las limitaciones en la radiación solar alcanzan siete semanas consecutivas.
- La reducción de la radiación redujo el rendimiento fotosintético de la caña de azúcar durante la etapa de maduración y aunque la producción de biomasa y el tonelaje no se afectaron por las limitaciones fotoquímicas y bioquímicas, la calidad del jugo y la acumulación de sacarosa disminuyeron.

4.2 Modelo Conceptual

La baja RS afectó las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis. Se identificó un bloqueo en el transporte de los electrones, causado por el aumento de moléculas reducidas de quinona A (QA⁻). Este bloqueo condujo a una reducción en la eficiencia de las reacciones de la cadena de transporte de electrones, lo que se reflejó en un incremento en la emisión de fluorescencia. Como consecuencia de la disminución en la velocidad del transporte de electrones, puede presentarse una disminución en la producción de energía química (ATP y el NADPH). La reducción en la disponibilidad de energía generó una descoordinación del ciclo C₄ y C₃, afectándose principalmente la actividad de la enzima RuBisCO, ralentizando su funcionamiento y generando un impacto negativo en el rendimiento fotosintético de la planta. Para contrarrestar la limitación causada por la baja RS, las plantas implementaron ajustes morfológicos, como el aumento en el contenido de clorofila en la variedad CC 01-678 y un mayor crecimiento apical en la variedad CC 05-430. Estos ajustes permitieron mejorar la captación de energía en condiciones de baja radiación. A pesar de los efectos adversos en la fotosíntesis, no se observaron cambios significativos en la producción de biomasa y toneladas de caña por hectárea durante la fase de maduración. Sin embargo, el bajo rendimiento fotosintético afectó la calidad del jugo. Se observó un incremento en la humedad del tallo, así como una disminución en la pureza y contenido de materia seca. Esto a su vez condujo a una disminución en el rendimiento de sacarosa, que osciló entre un 1% y un 2% durante el período de estudio.

Figura 5- 1: Modelo conceptual de efectos y respuestas fisiológicas de la caña de azúcar en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración



Nota: Creado en BioRender

A.Anexo: Tablas suplementarias Capítulo I

Tabla A- 1: Análisis de varianza para variables de *fluorescencia de la clorofila* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Tiempo experimental																		
Variable	Semana 1				Semana 3				Semana 5				Semana 7					
	Variedad		Radiación		Variedad * Radiación		Variedad		Radiación		Variedad * Radiación		Variedad		Radiación		Variedad * Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
Fv/Fm	0.17	2.02	0.949	0.12	0.212	1.63	0.001	14.24	0.096	2.4	0.036	3.42						
Fo	0.022	6.1	0.002	6.9	0.037	3.38	<0.001	22.96	<0.001	24	0.206	1.66						
NPQ	0.348	0.92	0.14	2.03	0.173	1.83	0.286	1.2	0.025	3.81	0.634	0.58						
ETR	0.087	3.23	0.019	4.14	0.096	2.4	0.103	2.91	<0.001	14.22	0.157	1.92						
PSII	0.087	3.23	0.019	4.15	0.096	2.4	0.103	2.91	<0.001	14.21	0.157	1.92						
Fv/Fm	0.006	9.34	0.613	0.61	0.375	1.09	<0.001	42.98	<0.001	8.89	0.078	2.61						
Fo	0.002	12.89	<0.001	16.24	0.432	0.96	0.113	2.73	0.004	6.19	0.67	0.52						
NPQ	0.953	0	<0.001	15.17	0.403	1.02	0.911	0.01	0.003	6.25	0.806	0.33						
ETR	0.198	1.76	<0.001	10.92	0.052	3.03	<0.001	16.81	0.004	6.07	0.173	1.83						
PSII	0.198	1.76	<0.001	10.92	0.052	3.03	<0.001	16.81	0.004	6.07	0.173	1.83						

Nota: Fv/Fm: Rendimiento cuántico máximo del PSII; Fo: Fluorescencia mínima; NPQ: Disipación no fotoquímica de la energía; ETR: Tasa de transporte de electrones; Φ PSII: Rendimiento fotoquímico operacional del PSII. Se resaltan con negrita diferencias estadísticas. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$

Tabla A- 2: Análisis de varianza para variables de la **curva OJIP** en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Tiempo experimental													
	Variedad		Semana 1				Variedad * Radiación		Variedad		Semana 3		Variedad * Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F		
FO ₅₀ μ s	0.204	1.72	0.163	1.89	0.758	0.39	0.021	6.22	<0.001	9	0.646	0.56		
FJ _{2ms}	0.57	0.33	0.645	0.56	0.267	1.41	0.118	2.65	0.133	2.08	0.019	4.13		
FI _{30 ms}	0.3	1.13	<0.001	10.81	0.444	0.93	0.21	1.67	<0.001	10.31	0.838	0.28		
FP _{300 ms}	0.3	1.13	0.001	7.4	0.562	0.7	0.071	3.62	<0.001	7.96	0.918	0.17		
Vt	0.431	0.64	0.272	1.4	0.416	0.99	0.041	4.76	0.937	0.14	0.462	0.89		
Mo	0.158	2.15	0.101	2.35	0.589	0.65	0.671	0.19	0.013	4.56	0.436	0.95		
Fv	0.391	0.77	0.001	7.55	0.598	0.64	0.093	3.09	0.001	7.75	0.953	0.11		
Vj	0.01	7.93	<0.001	10.76	0.145	2	0.688	0.17	<0.001	9.52	<0.001	8.16		
ABS/RC	0.573	0.33	0.572	0.68	0.731	0.43	0.88	0.02	0.033	3.51	0.65	0.56		
Dio/RC	0.654	0.21	0.479	0.86	0.846	0.27	0.911	0.01	0.064	2.81	0.783	0.36		
Eto/RC	0.696	0.16	0.237	1.53	0.467	0.88	0.913	0.01	0.008	5.19	0.059	2.89		
Tro/RC	0.557	0.36	0.569	0.69	0.705	0.47	0.872	0.03	0.027	3.74	0.61	0.62		
Φ Po	0.883	0.02	0.187	1.75	0.998	0.01	0.614	0.26	0.002	7.21	0.414	1		
Φ Do	0.883	0.02	0.187	1.75	0.998	0.01	0.614	0.26	0.002	7.21	0.414	1		
Ψ o	0.01	7.93	<0.001	10.76	0.145	2	0.688	0.17	<0.001	9.52	<0.001	8.16		
Φ Eo	0.011	7.81	0.002	6.98	0.168	1.86	0.655	0.21	0.001	7.37	0.002	7.03		
DF	0.253	1.38	0.003	6.27	0.24	1.51	0.979	0.01	<0.001	9.46	0.002	6.8		
PI	0.253	1.38	0.007	5.39	0.209	1.64	0.925	0.01	<0.001	8.1	0.005	5.82		

Nota: Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$

Tabla A-2 Continuación Análisis de varianza para variables de la **curva OJIP** en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Tiempo experimental											
	Variedad		Semana 5				Variedad		Semana 7		Variedad	
	Valor P	Valor F	Radiación	Variedad	Radiación	Variedad	Radiación	Variedad	Radiación	Variedad	Radiación	
FO ₅₀ μs	0.002	12.16	<0.001	14.78	0.219	1.6	0.069	3.68	<0.001	8.89	0.026	3.77
FJ _{2ms}	0.027	5.68	0.017	4.23	0.239	1.52	0.426	0.66	0.01	4.87	0.034	3.49
FI _{30 ms}	0.089	3.18	<0.001	19.4	0.671	0.52	0.655	0.21	<0.001	26.15	0.119	2.2
FP _{300 ms}	0.084	3.3	<0.001	13.47	0.606	0.63	0.951	0	<0.001	16.34	0.393	1.05
Vt	0.455	0.58	0.909	0.18	0.35	1.15	0.415	0.69	0.093	2.44	0.069	2.74
Mo	0.354	0.9	0.071	2.71	0.794	0.34	0.28	1.23	0.264	1.42	0.255	1.46
Fv	0.183	1.89	<0.001	12.44	0.705	0.47	0.535	0.4	<0.001	15.36	0.682	0.51
Vj	0.393	0.76	0.002	6.76	0.302	1.3	0.591	0.3	0.01	4.88	0.246	1.49
ABS/RC	0.418	0.68	0.624	0.6	0.495	0.83	0.201	1.74	0.244	1.5	0.258	1.44
Dio/RC	0.156	2.17	0.631	0.59	0.625	0.6	0.065	3.79	0.526	0.77	0.257	1.45
Eto/RC	0.962	0	0.147	1.98	0.159	1.91	0.641	0.22	0.008	5.19	0.339	1.19
Tro/RC	0.531	0.41	0.616	0.61	0.456	0.9	0.298	1.14	0.174	1.82	0.245	1.49
ΦPo	0.008	8.72	0.417	0.99	0.315	1.26	0.015	7.04	0.304	1.29	0.095	2.41
ΦDo	0.008	8.72	0.417	0.99	0.315	1.26	0.015	7.04	0.304	1.29	0.095	2.41
Ψo	0.393	0.76	0.002	6.76	0.302	1.3	0.591	0.3	0.01	4.88	0.246	1.49
ΦEo	0.666	0.19	0.002	7.19	0.362	1.12	0.923	0.01	0.008	5.17	0.378	1.08
DF	0.484	0.51	0.018	4.21	0.11	2.27	0.655	0.21	0.003	6.35	0.177	1.8
PI	0.446	0.6	0.029	3.66	0.143	2.01	0.548	0.37	0.005	5.67	0.246	1.49

Nota: FO₅₀ μs: Fluorescencia inicial emitida mientras los centros de reacción están abiertos; FJ_{2ms}: Reducción parcial de QA; FI_{30 ms}: Reducción de QA y QB; FP_{300 ms}: Fluorescencia relativa en el tiempo; Mo: Tasa neta de centros de reacción cerrados; Fv: Fluorescencia máxima variable; Vj: Fluorescencia relativa en el paso J; ABS/RC: Absorción de fotones por centro de reacción; Dio/RC: Flujo de fotones absorbidos y disipados (fluorescencia + calor) por centro de reacción; Eto/RC: Flujo de transporte de electrones de QA a QB por centro de reacción; Tro/RC: Tasa de captura de excitones por centro de reacción; ΦPo: Rendimiento máximo de la fotoquímica primaria; ΦDo: Producto cuántico máximo de disminución de excitación fotoquímica; Ψo: Eficiencia con la que un excitón atrapado puede mover un electrón más allá de QA- en la cadena de transporte de electrones; ΦEo: Probabilidad de un fotón absorbido mueva un electrón después de QA-; Fluorescencia máxima emitida; DF: Fuerzas impulsoras en el PSII con respecto a la absorción de RS; PI: Índice de funcionamiento de centros de reacción activos. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística P ≤ 0.05; P ≤ 0.01; P ≤ 0.001.

Tabla A- 3: Análisis de variables de la **curva OJIP** en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Semana	Radiación	Fo _{50 μs}		FJ _{2ms}		FI _{30 ms}		FP _{300 ms}	
1	0	190.1 ±17.1	b	559 ±40.8	a	766.5 ±68.1	b	887.1 ±67.2	b
	67	199.2 ±11.5	ab	570.8 ±40.1	a	866.9 ±58.6	a	965.1 ±60.6	a
	80	203.1 ±3.6	a	578.8 ±18.5	a	908.2 ±34.6	a	1006.6 ±30.4	a
	95	201.9 ±11.5	ab	564.1 ±31.3	a	891.6 ±62.3	a	986 ±54.7	a
3	0	190.2 ±6.1	c	554.4 ±27.5	b	798.1 ±65.8	b	913.1 ±59.4	b
	67	202.5 ±10.7	b	561.1 ±46.5	ab	900 ±62.5	a	1003.4 ±62	a
	80	209.9 ±7.7	ab	572.6 ±32.2	ab	936.7 ±20.6	a	1026.1 ±20.7	a
	95	213.9 ±15.2	a	594.4 ±57.3	a	952.1 ±70	a	1031.9 ±71	a
5	0	191 ±11.9	c	570.5 ±33.2	b	792.7 ±56.1	c	914.6 ±54.2	c
	67	204.5 ±10.1	b	574.2 ±44.1	b	893.3 ±55.3	b	997.1 ±50.1	b
	80	209.2 ±8.2	b	585.4 ±21.8	b	924.7 ±25.7	ab	1011.5 ±21.9	ab
	95	219.4 ±11.7	a	620 ±32.8	a	970.5 ±51.8	a	1054.7 ±50.3	a
7	0	189.4 ±13.1	b	553 ±34.2	c	789.5 ±42.2	c	903.2 ±36.8	c
	67	205 ±11.8	a	566.7 ±29.8	bc	880.1 ±34	b	976.2 ±23.2	b
	80	210.6 ±12.3	a	582.4 ±39.5	ab	950.2 53	a	1034.8 55.9	a
	95	212.8 ±11.2	a	603.1 ±27.3	a	937.4 47.6	a	1014 34.4	ab

Nota: Fo_{50 μs}: Fluorescencia inicial emitida mientras los centros de reacción están abiertos; FJ_{2ms}: Reducción parcial de QA; FI_{30 ms}: Reducción de QA y QB; FP_{300 ms}: Fluorescencia máxima emitida. Los valores corresponden a la media (n=4) con su respectiva desviación estándar. Letras distintas muestran significancia estadística (P ≤ 0.05) según la prueba LSD.

B. Anexo: Tablas suplementarias Capítulo II

Tabla B- 1: Análisis de varianza de variables de la *curva de luz* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Tiempo experimental											
	Semana 3				Semana 5				Semana 7			
	Variedad		Radiación		Variedad * Radiación		Variedad		Radiación		Variedad * Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
PCL	0.588	0.3	0.002	6.67	0.423	0.98	0.003	11.41	<0.001	15.13	0.362	1.12
Am _{PAR}	0.578	0.32	0.003	6.62	0.427	0.97	0.003	10.98	<0.001	14.54	0.371	1.1
ε _{PAR}	0.01	7.93	0.015	4.39	0.933	0.14	0.609	0.27	0.039	3.32	0.06	2.88
Rd _{PAR}	0.232	1.52	<0.001	13.77	0.982	0.06	0.068	3.71	0.005	5.74	0.687	0.5
Variable	Variedad		Radiación		Variedad Radiación		Variedad Radiación		Variedad Radiación		Variedad Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
PCL	0.879	0.02	<0.001	8.09	0.44	0.94						
Am _{PAR}	0.853	0.04	<0.001	7.95	0.431	0.96						
ε _{PAR}	0.548	0.37	0.886	0.21	0.622	0.6						
Rd _{PAR}	0.973	0	<0.001	14.29	<0.001	10.15						

Nota: PCL: Punto de compensación de luz; Am_{PAR}: Tasa fotosintética máxima (con PAR saturante); ε_{PAR}: Eficiencia cuántica; Rd_{PAR}: Tasa respiratoria en curva de luz. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística P ≤ 0.05; P ≤ 0.01; P ≤ 0.001

Tabla B- 2: Análisis de varianza de variables de la *curva A/Ci* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Tiempo experimental											
	Variedad		Semana 3				Semana 5				Variedad Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
Am _{CO2}	0.064	3.82	<0.001	11.25	0.333	1.2	0.215	1.63	0.006	5.51	0.247	1.49
PCC	0.311	1.076	0.007	5.320	0.532	0.754	0.271	1.277	0.003	6.254	0.349	1.158
ε _{CO2}	0.274	1.26	0.01	4.88	0.002	7.25	0.701	0.15	0.455	0.9	0.776	0.37
Rd _{CO2}	0.898	0.02	0.024	3.85	0.099	2.37	0.2	1.75	<0.001	9.66	0.381	1.08
VC _{Max}	0.099	2.97	<0.001	10.42	0.225	1.57	0.162	2.11	0.002	7.24	0.205	1.66
VP _{Max}	0.087	3.23	0.745	0.41	0.1	2.37	0.153	2.2	0.576	0.68	0.172	1.83
J _{Max}	0.103	2.91	<0.001	14.22	0.157	1.92	0.198	1.76	<0.001	10.92	0.052	3.03
Variable	Semana 7											
	Variedad		Radiación		Variedad * Radiación							
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F						
Am _{CO2}	0.665	0.19	<0.001	9.04	0.43	0.96						
PCC	0.588	0.302	<0.001	8.586	0.981	0.059						
ε _{CO2}	0.195	1.79	0.346	1.17	0.042	3.26						
Rd _{CO2}	0.29	1.18	<0.001	11.2	0.758	0.39						
VC _{max}	0.552	0.36	<0.001	10.74	0.507	0.8						
VP _{max}	0.06	3.96	0.01	4.83	0.127	2.13						
J _{max}	<0.001	16.81	0.004	6.07	0.173	1.83						

Am_{CO2}: Tasa fotosintética máxima (con CO₂ saturante); PCC: Punto de compensación de carbono; ε_{CO2}: Eficiencia de carboxilación; Rd_{CO2}: Tasa respiratoria en curva de carbono; VC_{Max}: Tasa máxima de carboxilación de la RuBisCO; VP_{Max}: Tasa máxima de carboxilación de la PEPC; J_{Max}: Tasa máxima de flujo de electrones. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística P ≤ 0.05; P ≤ 0.01; P ≤ 0.001

Tabla B- 3: Análisis de varianza de variables de *intercambio de gases* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Tiempo experimental																
Variable	Semana 1				Semana 3				Semana 5				Semana 7			
	Variedad		Radiación		Variedad		Radiación		Variedad		Radiación		Variedad		Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
A	0.766	0.09	0.486	0.84	0.044	3.20	0.490	0.49	0.005	5.81	0.405	1.02				
g _s	0.954	0.00	0.222	1.59	0.096	2.40	0.823	0.05	0.033	3.51	0.146	1.99				
E	0.758	0.10	0.502	0.81	0.410	1.00	0.180	1.92	0.011	4.79	0.480	0.85				
R _d	0.302	1.12	<0.001	9.82	0.316	1.25	0.010	7.99	0.001	7.93	0.909	0.18				
Tiempo experimental																
Variable	Semana 5				Semana 7				Semana 5				Semana 7			
	Variedad		Radiación		Variedad		Radiación		Variedad		Radiación		Variedad		Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
A	0.010	7.95	<0.001	9.94	0.345	1.17	0.601	0.28	0.003	6.41	0.174	1.82				
g _s	0.029	5.48	0.003	6.22	0.530	0.76	0.803	0.06	0.043	3.23	0.029	3.64				
E	0.021	6.26	0.001	7.93	0.888	0.21	0.360	0.88	0.006	5.51	0.023	3.94				
R _d	0.149	2.24	0.005	5.83	0.432	0.95	0.525	0.42	<0.001	15.37	0.002	7.09				

Nota: A: Fotosíntesis; g_s: Conductancia estomática; E: Transpiración; R_d: Respiración oscura. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística P ≤ 0.05; P ≤ 0.01; P ≤ 0.001.

Tabla B- 4: Análisis de medias para las variables de *intercambio de gases* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Semana	Radiación	A		g _s		E		R _d	
		μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹		mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹		mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹		μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹	
1	0	18.9 ±5.3	a	0.088 ±0.029	a	2.2 ±0.6	a	-2.03 ±0.67	c
	67	21.4 ±4.4	a	0.109 ±0.019	a	2.5 ±0.5	a	-1.16 ±0.53	b
	80	18 ±3.7	a	0.093 ±0.019	a	2.3 ±0.5	a	-0.83 ±0.21	ab
	95	20 ±6	a	0.106 ±0.029	a	2.6 ±0.6	a	-0.54 ±0.77	a
3	0	27.2 ±2.2	a	0.148 ±0.033	a	3.2 ±0.2	a	-1.58 ±0.49	c
	67	23.4 ±2.8	b	0.118 ±0.015	b	2.9 ±0.3	b	-1.16 ±0.39	b
	80	21.8 ±3.4	b	0.117 ±0.024	b	2.7 ±0.3	b	-0.98 ±0.36	ab
	95	21.9 ±2.7	b	0.122 ±0.02	b	2.9 ±0.3	b	-0.78 ±0.1	a
5	0	29.2 ±5.9	a	0.178 ±0.074	a	3.7 ±0.7	a	-1.4 ±0.46	b
	67	23.1 ±4.6	b	0.116 ±0.032	b	2.8 ±0.6	b	-1.02 ±0.23	a
	80	20.6 ±3.3	b	0.106 ±0.018	b	2.5 ±0.4	b	-0.87 ±0.37	a
	95	20.3 ±4	b	0.112 ±0.03	b	2.7 ±0.4	b	-0.69 ±0.28	a
7	0	24.6 ±3.2	a	0.13 ±0.034	a	3.2 ±0.6	a	-1.63 ±0.27	b
	67	22.4 ±2.7	ab	0.105 ±0.013	b	2.6 ±0.4	b	-0.91 ±0.38	a
	80	20.4 ±1.6	bc	0.104 ±0.016	b	2.6 ±0.4	b	-0.99 ±0.39	a
	95	18.3 ±4.2	c	0.096 ±0.03	b	2.4 ±0.4	b	-0.7 ±0.48	a

A: Fotosíntesis; g_s: Conductancia estomática; E: Transpiración; R_d: Respiración oscura. Los valores corresponden a la media (n=4) con su respectiva desviación estándar. Letras distintas muestran significancia estadística (P ≤ 0.05) según la prueba LSD.

C. Anexo: Tablas suplementarias Capítulo III

Tabla C- 1: Análisis de varianza del *contenido relativo de clorofila (SPAD)* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Contenido Relativo de clorofila (SPAD)					
	Variedad		Radiación		Variedad Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
Semana 1	0.067	3.65	0.113	2.68	0.451	0.58
Semana 3	<0.001	69.20	<0.001	49.62	<0.001	16.48
Semana 5	<0.001	48.67	<0.001	23.22	0.034	4.98
Semana 7	<0.001	26.87	<0.001	43.22	0.100	2.91

Nota: Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$

Tabla C- 2: Análisis de medias del **SPAD** en las variedades CC 01-678 y CC 05-430 en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Semana	Radiación	Variedad			
		CC 01-678		CC 05-430	
		SPAD		SPAD	
1	0	35.8 ±3.6	c	39.9 ±3.3	abc
	67	42.5 ±2.7	ab	37.9 ±1.9	bc
	80	43.7 ±0.9	a	40.5 ±0.3	abc
	95	42.1 ±5.2	ab	37.2 ±3.4	c
3	0	40.3 ±1.9	c	35.6 ±1.6	d
	67	44.7 ±3.4	b	39.4 ±3	c
	80	48.5 ±3	a	41.0 ±2.1	c
	95	49.0 ±4.3	a	40.8 ±2.1	c
5	0	40.8 ±3.5	b	36.5 ±3	c
	67	46.2 ±1.6	a	38.9 ±1.5	bc
	80	47.5 ±1.9	a	40.4 ±1.6	b
	95	46.3 ±4.4	a	41.3 ±1.4	b
7	0	36.7 ±6.2	cd	32.5 ±1.4	d
	67	46.4 ±3.4	a	40.5 ±2.5	bc
	80	47.9 ±2.1	a	40.0 ±2.6	bc
	95	47.7 ±3.6	a	41.5 ±1.7	b

Nota: Los valores corresponden a la media (n=4) con su respectiva desviación estándar. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$) según la prueba LSD.

Tabla C- 3: Análisis de varianza de *crecimiento apical* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Tiempo experimental	Crecimiento Apical					
	Variedad		Radiación		Variedad * Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
Semana 1	0.003	11.51	0.022	3.99	0.001	7.68
Semana 3	<0.001	23.91	0.004	5.93	<0.001	9.26
Semana 5	<0.001	24.26	0.007	5.38	0.003	6.28
Semana 7	<0.001	36.26	<0.001	9.08	0.011	4.77

Nota: Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$.

Tabla C- 4: Análisis de medias del **crecimiento apical** en las variedades CC 01-678 y CC 05-430 en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Semana	Radiación	Variedad	
		CC 01-678	CC 05-430
		Crecimiento apical (cm)	
1	0	8.4 ±1.8 c	11.1 ±2.5 bc
	67	10.8 ±2.9 bc	14.4 ±3.4 ab
	80	11.7 ±5.5 abc	15.2 ±3.2 a
	95	9.4 ±3.5 c	11.6 ±2.6 abc
3	0	18.6 ±2.3 d	24.2 ±6.8 cd
	67	26.3 ±5.1 bc	32.5 ±9.3 a
	80	24.4 ±5.9 cd	31.5 ±5.3 ab
	95	22.4 ±5.3 cd	31.6 ±3.6 ab
5	0	21.2 ±2.2 d	29.9 ±5.0 bc
	67	31.7 ±7.0 abc	36.5 ±10.6 ab
	80	28.8 ±5.1 c	38.1 ±5.8 a
	95	26.2 ±4.4 cd	36.5 ±5.5 ab
7	0	33.2 1.9 c	36.8 ±11.3 bc
	67	42.5 8.6 b	55.6 ±8.2 a
	80	37.0 6.5 bc	53.6 ±5.5 a
	95	37.3 4.7 bc	51.9 ±2.5 a

Nota: Los valores corresponden a la media (n=4) con su respectiva desviación estándar. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$) según la prueba LSD.

Tabla C- 5: Análisis de varianza de *parámetros de crecimiento* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Variedad		Radiación		Variedad * Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
Alt	<0.001	30.8	0.290	1.3	0.685	0.5
Alt PQ	<0.001	27.2	0.310	1.3	0.880	0.2
Diam	0.365	0.9	0.194	1.7	0.169	1.9
Entre	0.387	0.8	0.050	3.1	0.037	3.4
H Seca	0.210	1.7	0.037	3.4	0.017	4.3
H Verde	0.702	0.2	0.084	2.5	0.718	0.5
Pobl	0.004	10.4	0.334	1.2	<0.001	8.7
IAF	0.008	8.5	0.819	0.3	0.092	2.5

Nota: Alt: Altura; Alt PQ: Altura a punto de quiebre; Diam: Diámetro; Entre: Número de Entrenudos; H Seca: Hojas secas; H Verde: Hojas Verdes; Pobl: Población; IAF: Índice de área foliar. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$

Tabla C- 6: Análisis de varianza de la *biomasa del cultivo* en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Variable	Variedad		Radiación		Variedad * Radiación	
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F
Ms Total	0.552	0.4	0.172	1.8	0.361	1.1
Bio Total	0.002	13.2	0.408	1.0	0.006	5.6
PF Total	0.001	14.6	0.806	0.3	0.029	3.6
TCH	0.001	14.6	0.806	0.3	0.029	3.6

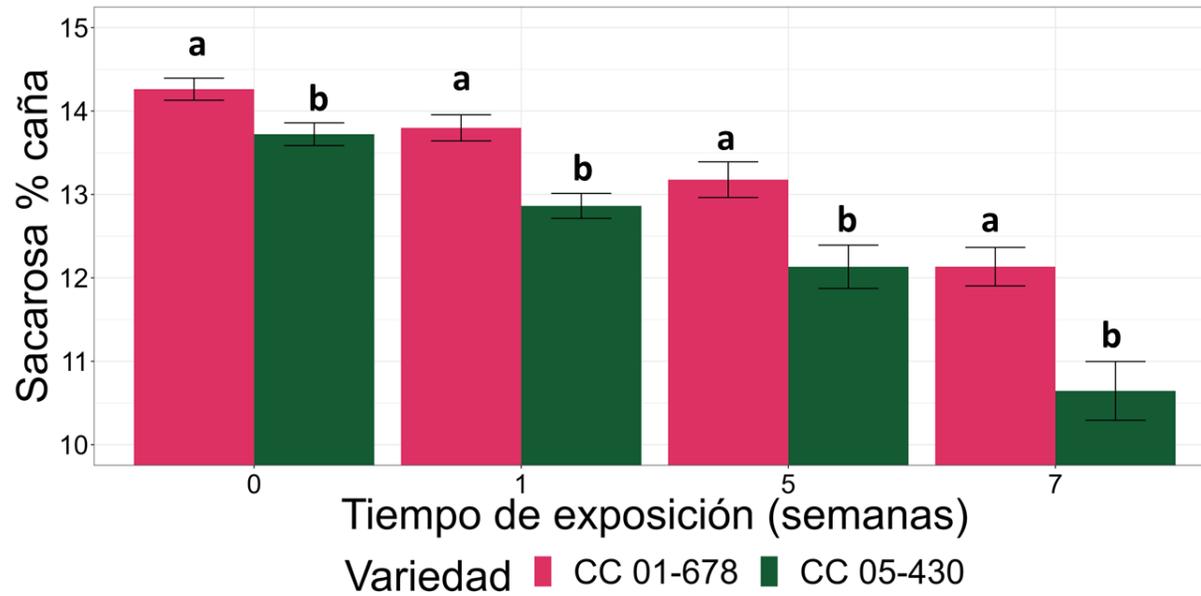
Nota: Bio Total: Biomasa Total; PF Total: Peso fresco total; TCH: Toneladas de caña por hectárea; Ms Total: Materia seca total. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$

Tabla C- 7: Análisis de varianza de **parámetros de calidad y rendimiento del jugo** en respuesta a la baja radiación en caña de azúcar durante la fase de maduración.

Tiempo experimental																								
Variable	Semana 1				Semana 3				Semana 5				Semana 7											
	Variedad		Radiación		Variedad Radiación		Variedad		Radiación		Variedad Radiación		Variedad		Radiación		Variedad Radiación							
	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F	Valor P	Valor F						
H	0.062	3.79	0.084	3.21	0.964	0.00	0.828	0.05	0.115	2.66	0.643	0.22	0.646	0.22	0.002	12.48	0.389	0.77	0.155	2.15	<0.001	19.76	0.415	0.69
MS	0.062	3.79	0.084	3.21	0.964	0.00	0.828	0.05	0.115	2.66	0.643	0.22	0.646	0.22	0.002	12.48	0.389	0.77	0.155	2.15	<0.001	19.76	0.415	0.69
P	0.275	1.24	0.074	3.44	0.870	0.03	0.013	7.13	0.715	0.14	0.967	0.00	0.334	0.97	0.037	4.82	0.073	3.48	<0.001	18.08	<0.001	22.82	0.090	3.10
S	0.007	8.67	0.395	0.75	0.041	4.63	<0.001	19.33	0.111	2.72	0.684	0.17	<0.001	14.55	<0.001	17.52	0.469	0.54	<0.001	30.11	<0.001	41.84	0.653	0.21

Nota: H: Humedad; MS: Materia seca; P: Pureza; S: Sacarosa. Los valores F y P fueron obtenidos para los factores variedad, radiación y su interacción, se resaltan con negrita significancia estadística $P \leq 0.05$; $P \leq 0.01$; $P \leq 0.001$.

Figura C - 1: Sacarosa por ciento caña en respuesta a la baja radiación en dos variedades de caña de azúcar durante la fase de maduración.



Nota: Se ilustra el gráfico de barras con medias (n=4) y líneas de error. Letras distintas muestran significancia estadística ($P \leq 0.05$) según la prueba LSD.