



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

**Efecto de dos fuentes de luz LED  
DR/W y blanca en parámetros  
fisiológicos y de rendimiento en tres  
variedades de *Cannabis sativa* L. bajo  
condiciones de invernadero en la  
Sabana de Bogotá**

**Julian Eduardo Carranza Ramírez**

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias agrarias

Bogotá, Colombia

2023

# **Effect of two LED light sources DR/W and White on physiological and yield parameters in three varieties of *Cannabis sativa* L. under greenhouse conditions in the Bogotá Savanna**

**Julian Eduardo Carranza Ramírez**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:  
**Magister en Ciencias Agrarias**

Directora:

Ph.D. Liz Patricia Moreno Fonseca

Codirectora:

Ph.D. Ana María Borda Gutierrez

Línea de Investigación:

Fisiología de cultivos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias agrarias

Bogotá, Colombia

2023

## ***Dedicatoria***

*A mis padres Jorge Eduardo Carranza y  
Consuelo Ramírez.*

*A mis hermanos Diana Milena Carranza y  
Cristian Andrés Carranza.*

*Quienes me apoyaron en todo momento y les  
agradezco por enseñarme a afrontar las  
dificultades.*

## 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.



Julian Eduardo Carranza Ramírez

Fecha 30/01/2023

# Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá y su Facultad de Ciencias Agrarias por su formación.

A las directoras del presente trabajo de grado, la profesora PhD. Liz Patricia Moreno Fonseca y la Dra. PhD. Ana María Borda, por la guía, aportes y contribuciones en la realización del presente estudio.

Al “Grupo de Estrés Abiótico en Plantas” de la Universidad Nacional de Colombia por sus aportes y contribuciones.

A los trabajadores y el área técnica de la empresa Medcolccanna por sus instalaciones, equipos y talento humano.

## Resumen

La variación en la síntesis de los cannabinoides que se producen en las inflorescencias de la planta de *Cannabis sativa* L. puede afectar su potencia medicinal. Esta variación se debe a que su producción está regulada por factores ambientales, dentro de los cuales uno de los más importantes es la luz. El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de dos fuentes de luz sobre parámetros fisiológicos y de rendimiento de tres variedades de *C. sativa* en condiciones de invernadero. Se utilizaron las variedades no psicoactivas Calotoweed, Highcol y Souce Cauca, las cuales fueron sembradas bajo luz LED DR/W y luz LED blanca durante la fase vegetativa. No se observó un efecto del tipo de luces en la fenología de las plantas de *C. sativa*. Sin embargo, bajo luz DR/W se presentó una reducción en la altura (4%-26,7%), el área foliar (21%-55%) y en la masa seca de la parte aérea (1,9%-30,3%), pero, se observó una mayor distribución de la biomasa hacia las inflorescencias (40,1%-51,6%). Además, se observó una reducción en la conductancia estomática (4,7%-27,4%), la eficiencia cuántica del PSII (1%-11,7%) y la tasa de transporte de electrones (9,2%-15,8%) respecto a la luz blanca. En cuanto al rendimiento en términos de flor seca no se observaron diferencias significativas tanto entre el tipo de luces como entre variedades. Por el contrario, bajo luz blanca se presentaron los mayores contenidos de CBD (11,9%-13,4%) y de CBD por gramo de inflorescencia (12,9 CBD g inflorescencia<sup>-1</sup> – 13,8 CBD g inflorescencia<sup>-1</sup>) respecto a la luz DR/W. Por otro lado, bajo luz DR/W se presentaron las mayores concentraciones de THC para las variedades Calotoweed (0,5%) y Soucecauca (0,6%) en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca. Estos resultados indican que, la luz DR/W modificó la arquitectura del dosel, generando plantas más compactas con mayor acumulación de biomasa en la inflorescencia que es donde se produce los metabolitos de interés. Las plantas bajo este tipo de luz presentaron una mayor la translocación de fotoasimilados hacia las inflorescencias, pero limitando el desempeño fotosintético disminuyendo la producción de CBD e incrementando la producción de THC, lo que sugiere que esta fuente de luz no es adecuada para estas tres variedades.

**Palabras clave:** luz, arquitectura del dosel, acumulación de biomasa, inflorescencias, desempeño fotosintético, cannabinoides.

## Abstract

Variation in the synthesis of secondary metabolites produced in the inflorescences of *Cannabis sativa* L. such as cannabinoids, can affect the medicinal potency of the plant. This variation is affected by environmental factors, among which one of the most important is light. The objective of this study was to determine the effect of two light sources on physiological and yield parameters of three varieties of *C. sativa* under greenhouse conditions. The non-psychoactive varieties Calotweed, Highcol and Souce Cauca were grown under LED DR/W light and white LED light during the vegetative phase. There was no effect of the light source on the phenology of *C. sativa* plants. On the contrary, under DR/W light, plants presented a reduction in the height (4%-26.7%), the leaf area (21%-55%) and in the dry mass of the aerial part (1.9 %-30.3%). Under the DR/W plants presented greater distribution of biomass on the inflorescences (40.1%-51.6%). In addition, a reduction in stomatal conductance (4.7%-27.4%), PSII quantum efficiency (1%-11.7%) and electron transport rate (9.2%-15.8%) was observed with respect to white light. In terms of yield, no differences were observed in terms of dry flower. However, under white light, the highest CBD content (11.9%-13.4%) and the highest CBD content per gram of inflorescence (12.9 CBD/g inflorescence - 13.8 CBD/g inflorescence) were observed compared to DR/W light. Nevertheless, under DR/W light, the highest THC concentrations were found for Calotweed (0.5%) and Soucecauca (0.6%) compared to plants grown under white light. These results indicate that DR/W light modified the canopy architecture, generating a greater translocation of photo assimilates to the inflorescences, but limiting photosynthetic performance and decreasing CBD production and increasing THC production, suggesting that this light source is not suitable for these three varieties.

**Keywords:** light, canopy architecture, biomass accumulation, inflorescences, photosynthetic performance, cannabinoids.

# Contenido

<b>Lista de figuras.....</b>	<b>10</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>12</b>
<b>Lista de Símbolos y abreviaturas.....</b>	<b>13</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>14</b>
<b>Objetivo general .....</b>	<b>1</b>
Objetivos específicos .....	1
<b>Marco teórico.....</b>	<b>2</b>
I. Respuestas de las plantas ante la luz .....	2
II. Uso de luces artificiales en cultivos bajo invernadero .....	7
III. Uso de luces LED en cultivos bajo invernadero .....	8
IV. Cultivo de <i>Cannabis sativa</i> L. ....	9
V. Efectos de luz artificial en la fisiología y rendimiento de <i>Cannabis sativa</i> L.....	15
Bibliografía.....	16
<b>1. Capítulo 1: Efecto de luz LED suplementaria en parámetros de crecimiento en tres variedades de <i>Cannabis sativa</i> L. en la Sabana de Bogotá .....</b>	<b>24</b>
1.1 Resumen.....	24
1.2 Introducción.....	25
1.3 Materiales y métodos .....	27
1.3.1 Material vegetal y establecimiento del cultivo .....	27
1.3.2 Fenología.....	28
1.3.3 Variables de crecimiento.....	28
1.3.4 Rendimiento de masa seca de flor.....	28
1.3.5 Contenido total de cannabinoides .....	28
1.3.6 Análisis de datos.....	29
1.4 Resultados .....	29
1.4.1 Fenología.....	29
1.4.2 Parámetros de crecimiento .....	30
1.4.3 Partición de biomasa .....	33
1.4.4 Rendimiento de masa seca de flor por planta y contenido de cannabinoides.....	37
1.5 Discusión .....	38
1.5.1 Fenología.....	38
1.5.2 Parámetros de crecimiento y partición de biomasa .....	39
1.5.3 Rendimiento de masa seca de flor por planta y contenido de cannabinoides.....	42
1.6 Conclusión .....	44
1.7 Bibliografía .....	45
<b>2. Capítulo 2: Efecto de luz LED suplementaria en parámetros fisiológicos en tres variedades de <i>Cannabis sativa</i> L. en la Sabana de Bogotá.....</b>	<b>50</b>
2.1 Resumen.....	50



---

2.2	Introducción.....	51
2.3	Materiales y métodos .....	53
2.3.1	Material vegetal y establecimiento del cultivo .....	53
2.3.2	Variables fotosintéticas .....	54
2.3.3	Rendimiento de masa seca de flor.....	54
2.3.4	Contenido total de cannabinoides .....	55
2.3.5	Análisis de datos.....	55
2.4	Resultados .....	55
2.4.1	Contenido relativo de clorofilas, conductancia estomática y temperatura foliar.....	56
2.4.2	Eficiencia fotosintética y tasa de transporte de electrones .....	58
2.4.3	Rendimiento en términos de masa seca por planta y contenido de cannabinoides .....	59
2.5	Discusión .....	61
2.5.1	Contenido relativo de clorofilas, conductancia estomática y temperatura foliar.....	61
2.5.2	Eficiencia fotosintética y tasa de transporte de electrones .....	63
2.5.3	Rendimiento en términos de masa seca por planta y contenido de cannabinoides .....	64
2.6	Conclusión .....	66
2.7	Bibliografía .....	66
<b>3.</b>	<b>Discusión general .....</b>	<b>71</b>
<b>4.</b>	<b>Conclusiones.....</b>	<b>77</b>
<b>5.</b>	<b>Bibliografía de la discusión general.....</b>	<b>81</b>

## Lista de figuras

- Figura 1.** Fenología de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White y blanca en invernadero.. .....**30**
- Figura 2.** Altura de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65 y 95 días después de siembra (dds).. .....**32**
- Figura 3.** A) Área foliar y B) Área foliar específica de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 60 y 95 días después de siembra (dds).. .....**33**
- Figura 4.** A) Masa seca del tallo, B) Masa seca de las ramas, C) Masa seca de las hojas y D) Masa seca de la parte aérea de tres variedades de *Cannabis sativa* L Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 60 y 95 días después de siembra (dds).. .....**35**
- Figura 5.** Partición de la parte aérea de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero.....**36**
- Figura 6.** A) Rendimiento en flor seca por planta, B) Contenido de cannabidiol (CBD) y C) Contenido de (THC) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz blanca (B) y LED Deep Red/White (DR/W) en invernadero.. .....**38**
- Figura 7.** Contenido relativo de clorofilas (Chl) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65, 80 y 95 días después de siembra (dds). .....**57**
- Figura 8.** A) Conductancia estomática (gs) y B) Temperatura foliar (°C) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65, 80 y 95 días después de siembra (dds). .....**58**
- Figura 9.** A) Eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) y B) Tasa de transporte de electrones (ETR) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65, 80 y 95 días después de siembra (dds). .....**59**
- Figura 10.** A) Rendimiento de flor seca por planta, B) Contenido de CBD/gramos, Contenido de cannabidiol (CBD), C) Porcentaje del contenido de (THC) y D) Contenido de CBD por gramo de inflorescencia de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero.....**61**

---

<b>Figura 11.</b> Modelo del efecto de dos luces LED (Blanca y DR/W) en los parámetros fisiológicos y de rendimiento en plantas de <i>Cannabis sativa</i> L. que crecieron en condiciones de invernadero. ....	<b>79</b>
--	-----------

## Lista de tablas

**Tabla 1.** Significancia para las fuentes de variación del ANOVA de las variables de altura (A), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y biomasa de la parte aérea: masa seca del tallo (MST), masa seca de las ramas (MSTR), masa seca de las hojas (MSH) y masa seca de la parte aérea (MSPA). .....¡Error! Marcador no definido.

**Tabla 2.** Significancia para las fuentes de variación del ANOVA, interacciones y del test de tukey en las variables de en el contenido relativo de clorofilas (Chl), conductancia estomática (Cond), temperatura foliar (TF), rendimiento cuántico del PSII (Fv/Fm) y tasa de transferencia de electrones (ETR). .....**55**

## Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviatura	Término	Unidad
A	Altura	cm
AF	Área foliar	cm <sup>2</sup>
AFE	Área foliar específica	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>
A:R	Relación Azul:Roja	
CBD	Cannabidiol	
CRC	Contenido relativo de clorofilas	Unidades SPAD
CW	Calotoweed	
<i>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub></i>	Eficiencia cuántica del PSII	
<i>g<sub>s</sub></i>	Conductancia estomática	mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
HC	Hightcol	
ETR	Tasa de transporte de electrones	
LED	Diodos emisores de luz	
MST	Masa seca del tallo	g
MSR	Masa seca de las ramas	g
MSH	Masa seca de las hojas	g
MSPA	Masa seca de la parte aérea	g
R:FR	Relación Rojo: Rojo lejano	
SC	Soucecauca	
THC	Δ <sup>9</sup> -tetrahidrocannabinol	

## Introducción

*Cannabis sativa* L. es una planta multipropósito, cuyo tallo contiene celulosa que es utilizada para la producción de fibra, mientras que, de la semilla se extraen aceites de alta calidad para alimentación y de la parte aérea, especialmente de la flor, se extraen metabolitos secundarios, que se utilizan en la medicina y en la industria (Tang *et al.*, 2016). Esta planta contiene más de 200 metabolitos secundarios, dentro de los que se incluyen terpenos y ácidos fenólicos, los cuales constituyen los cannabinoides utilizados en la industria farmacéutica (Gagne *et al.*, 2012). Dentro de los más de 66 cannabinoides encontrados en la planta, el  $\Delta^9$ -tetrahidrocannabinol (THC) es el componente psicoactivo, mientras que el cannabidiol (CBD) y el cannabinol (CBN) son parte de los compuestos no psicoactivos (Aizpurua-Olaizola *et al.*, 2014). La legalización del cultivo de *C. sativa* ha generado un mercado en rápida expansión a nivel mundial causando un aumento en su producción comercial (Berman *et al.*, 2018). El cultivo de *C. sativa* se maneja en invernadero o en sistemas de interiores conocidos como “indoor”, en los cuales se controlan las condiciones ambientales (Krahmer *et al.*, 2018). Existen muy pocos estudios en la optimización de los parámetros ambientales con el fin de aumentar el rendimiento (Hawley *et al.*, 2018). Dentro de los factores ambientales, la luz es uno de los más importantes para el crecimiento y desarrollo de la planta, ya que controla procesos como la inducción de la floración. Esta planta al ser de día corto requiere entre 14 y 15,5 horas de radiación solar promedio por día y la modificación del fotoperiodo puede causar un retraso o un adelanto de la floración (Cosentino *et al.*, 2013; Tang *et al.*, 2017).

Las plantas reciben y transmiten las señales de la luz a través de los fotorreceptores, dentro de los cuales está el fitocromo, receptor de la luz roja y el criptocromo y las fototropinas que son receptores de la luz azul (Chory, 2010). El espectro y la intensidad de la luz influyen en la fotomorfogénesis que es el desarrollo de las plantas mediado por la luz y regulado por los fotorreceptores (Pocock, 2015; Su *et al.*, 2017). Parámetros morfológicos de la planta, relacionados con su desarrollo y el área fotosintética, como la altura, el tamaño de las hojas y la inducción de la floración son regulados por la luz (Yang *et al.*, 2017). Por tanto, el desempeño fisiológico de las plantas, así como su rendimiento está

marcadamente influenciado por el espectro de luz del ambiente donde se encuentren (Hogewoning *et al.*, 2010).

La emisión de radiación total del sol que llega a la tierra es luz visible con longitudes de onda de 400 a 780 nm, dentro de la cual se encuentra la luz roja (~625-700 nm) y la luz rojo lejano (> 700 nm) (Both *et al.*, 2015). La parte más importante del espectro de luz visible para las plantas es la denominada radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés), que se encuentra entre los 400-700 nm (Pockock, 2015). El rendimiento de las plantas depende del desempeño fotosintético de esta en el ambiente donde se encuentren (Demura and Ye, 2010) y es determinado principalmente por la el tipo e intensidad de luz disponible, ya que ésta, además de ser una señal para el crecimiento y desarrollo de las plantas, es la fuente de energía para la producción de fotoasimilados. Tanto la intensidad como la proporción disponible de la luz varía durante el día, por lo que las plantas tienen que mantener el balance entre la absorción de la luz durante la fotosíntesis y la fotoprotección (Khajuria *et al.*, 2020).

La intensidad de la luz cambia a través del día, generando condiciones inestables de luz que afectan el desempeño de los cultivos (Chory, 2010). En sistemas bajo invernadero, la luz puede ser insuficiente para inducir el crecimiento máximo o procesos como la floración (Patil *et al.*, 2001). Por lo tanto, en cultivos bajo invernadero se utilizan luces artificiales, lámparas fluorescentes (FL, por sus siglas en inglés), lámparas de sodio de alta presión (HPS, por sus siglas en inglés), lámparas de halogenuros metálicos (MH, por sus siglas en inglés) y diodos emisores de luz (LED, por sus siglas en inglés) (Mitchell *et al.*, 2015; Murakami *et al.*, 2017). El uso de LEDs en invernaderos es reciente y presenta ventajas como su salida espectral estrecha, la larga duración y bajo consumo energético (Wei *et al.*, 2018). La manipulación del espectro de luz altera en las plantas la morfología, el metabolismo y la floración (Wang *et al.*, 2016), por ejemplo, la luz azul incrementa la longitud de los entrenudos, modifica el desarrollo de los cloroplastos, la producción de clorofilas, la síntesis de enzimas y regula las respuestas a condiciones de estrés (Amaki *et al.*, 2011; Koehl *et al.*, 2017; Trouwborst *et al.* 2016; Magagnini *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2020). La luz roja regula procesos como la fotomorfogénesis, el contenido nutricional de las hojas, el crecimiento del tallo y aspectos relacionados con la floración (Vu *et al.*, 2014;

Lee *et al.*, 2016; Mickens *et al.*, 2018; Park and Runkle, 2018; Eichhorn Bilodeau *et al.*, 2019).

Las plantas de *C. sativa* se adaptan a niveles altos de radiación y a temperaturas cálidas (Chandra *et al.*, 2008). La habilidad de las plantas para aclimatarse y adaptarse a las variaciones ambientales está asociada con la habilidad de modular el desempeño fotosintético (Demura and Ye, 2010). El cultivo de *C. sativa* difiere de otros cultivos por el producto final que se cosecha, ya que el rendimiento no solo se mide por el peso total de las flores, sino que también por el contenido de cannabinoides (Magagnini *et al.*, 2018). Tanto el espectro de luz como la intensidad de la luz se correlaciona de manera positiva con el peso seco de las flores, generando un aumento en el rendimiento total de cannabinoides (Vanhove *et al.*, 2011). Sin embargo, existe una limitada disponibilidad de datos sobre los efectos de diferentes espectros de luz sobre el desarrollo, rendimiento y la síntesis de cannabinoides (Chandra *et al.*, 2015; Magagnini *et al.*, 2018). Por lo tanto, es muy importante realizar estudios que generen información sobre el efecto de diferentes espectros de luz en el crecimiento, desarrollo y rendimiento de plantas de *C. sativa* en plantas bajo condiciones de invernadero.

## Bibliografía

- Aizpurua-Olaizola, O., Omar, J., Navarro, P., Olivares, M., Etxebarria, N., Usobiaga, A. 2014. Identification and quantification of cannabinoids in *Cannabis sativa* L. plants by high performance liquid chromatography-mass spectrometry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 406(29), 7549–7560. doi:10.1007/s00216-014-8177-x.
- Amaki, W., Yamazaki, N., Ichimura, M., Watanabe, H. 2011. EFFECTS OF LIGHT QUALITY ON THE GROWTH AND ESSENTIAL OIL CONTENT IN SWEET BASIL. *Acta Horticulturae*, (907), 91–94. doi:10.17660/ActaHortic.2011.907.9.
- Berman, P., Futoran, K., Lewitus, G. M., Mukha, D., Benami, M., Shlomi, T., Meiri, D. 2018. A new ESI-LC/MS approach for comprehensive metabolic profiling of phytocannabinoids in Cannabis. *Scientific reports*, 8(1), 1-15. doi:10.1038/s41598-018-32651-4.
- Both, A. J., Benjamin, L., Franklin, J., Holroyd, G., Incoll, L. D., Lefsrud, M. G., Pitkin, G. 2015. Guidelines for measuring and reporting environmental parameters for experiments in greenhouses. *Plant Methods*, 11(1). doi:10.1186/s13007-015-0083-5. doi: 10.1186/s13007-015-0083-5.
- Chandra, S., Lata, H., Khan, I. A., Elsohly, M. A. 2008. Photosynthetic response of *Cannabis sativa* L. to variations in photosynthetic photon flux densities, temperature and CO<sub>2</sub> conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 14(4), 299-306. doi: 10.1007/s12298-008-0027-x.



- Chandra, S., Lata, H., Mehmedic, Z., Khan, I. A., ElSohly, M. A. 2015. Light dependence of photosynthesis and water vapor exchange characteristics in different high  $\Delta$ 9-THC yielding varieties of *Cannabis sativa* L. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 2(2), 39-47. doi:10.1016/j.jarmap.2015.03.002.
- Chen, L., Zhang, K., Gong, X., Wang, H., Gao, Y., Wang, X., Zeng, Z., Hu, Y. 2020. Effects of different LEDs light spectrum on the growth, leaf anatomy, and chloroplast ultrastructure of potato plantlets in vitro and minituber production after transplanting in the greenhouse. *Journal of Integrative Agriculture*, 19(1), 108–119. doi:10.1016/s2095-3119(19)62633-x.
- Chory, J. 2010. Light signal transduction: an infinite spectrum of possibilities. *Plant J* 61:982–991. doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.04105.x.
- Cosentino, S.L., Riggi, E., Testa, G., Scordia, D., Copani, V., 2013. Evaluation of European developed fibre hemp genotypes (*Cannabis sativa* L.) in semi-arid Mediterranean environment. *Ind. Crops Prod.* 50, 312–324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.07.059>.
- Demura, T., Ye, Z.H., 2010. Regulation of plant biomass production. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13 (3), 298–303. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.03.002>.
- Eichhorn Bilodeau, S., Wu, B. S., Rufyikiri, A. S., MacPherson, S., Lefsrud, M. 2019. An update on plant photobiology and implications for cannabis production. *Frontiers in Plant Science*, 10, 296. doi: 10.3389/fpls.2019.00296.
- Gagne, S.J., Stout, J.M., Liu, E., Boubakir, Z., Clark, S.M., Page, J.E. 2012. Identification of olivetolic acid cyclase from *Cannabis sativa* reveals a unique catalytic route to plant polyketides. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 12811–12816. <https://doi.org/10.1073/pnas.1200330109>.
- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W., Harbinson, J. 2010. Blue light dose–responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *Journal of experimental botany*, 61(11), 3107-3117. doi:10.1093/jxb/erq132.
- Khajuria, M., Rahul, V. P., Vyas, D. 2020. Photochemical efficiency is negatively correlated with the  $\Delta$ 9-tetrahydrocannabinol content in *Cannabis sativa* L. *Plant Physiology and Biochemistry*. 151, 589-600. doi:10.1016/j.plaphy.2020.04.003.
- Koehl, K., Tohge, T., Schoettler, M. A. 2017. Performance of *Arabidopsis thaliana* under different light qualities: comparison of light-emitting diodes to fluorescent lamp. *Functional Plant Biology*, 44, 727–738. <http://dx.doi.org/10.1071/FP17051>.
- Krahmer, J., Ganpudi, A., Abbas, A., Romanowski, A., Halliday, K. J. 2018. Phytochrome, carbon sensing, metabolism, and plant growth plasticity. *Plant physiology*, 176(2), 1039-1048. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01437>.
- Lee, M.-J., Son, K.-H., and Oh, M.-M. 2016. Increase in biomass and bioactive compounds in lettuce under various ratios of red to far-red LED light supplemented with blue LED light. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 57, 139–147. doi: 10.1007/s13580-016-0133-6.
- Magagnini, G., Grassi, G., Kotiranta, S. 2018. The Effect of Light Spectrum on the Morphology and Cannabinoid Content of *Cannabis sativa* L. *Medical Cannabis and Cannabinoids*, 1(1), 19-27. DOI: 10.1159/000489030.

- Mickens, M., Skoog, E., Reese, L., Barnwell, P., Spencer, L., Massa, G., Wheeler, R.M. 2018. A strategic approach for investigating light recipes for 'Outredgeous' red romaine lettuce using white and monochromatic LEDs. *Life Sci. Space Res.* 19, 53–62. doi: 10.1016/j.lssr.2018.09.003
- Mitchell, C. A., Dzakovich, M. P., Gomez, C., Lopez, R., Burr, J. F., Hernández, R., Kubota, C., Currey, C.J., Meng, Q., Runkle, E.S., Bourget, C.M., Morrow, R., Both, A. J. 2015. Light-Emitting Diodes in Horticulture. *Horticultural Reviews: Volume 43*, 1–88. doi: 10.1002/9781119107781.ch01.
- Murakami, K., Matsuda, R., Fujiwara, K. 2017. A Basis for Selecting Light Spectral Distribution for Evaluating Leaf Photosynthetic Rates of Plants Grown under Different Light Spectral Distributions. *Environment Control in Biology*, 55(1), 1–6. doi: 10.2525/ecb.55.1.
- Park, Y., and Runkle, E.S. 2018. Far-red radiation and photosynthetic photon flux density independently regulate seedling growth but interactively regulate flowering. *Environ. Exp. Bot.* 155, 206–216. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.06.033.
- Patil, G.G., Oi, R., Gissinger, A., Moe, R. 2001. Plant morphology is affected by light quality selective plastic films and alternating day and night temperature. *Gartenbauwissenschaft*. 66 (2), 53–60.
- Pocock, T. 2015. Light-emitting diodes and the modulation of specialty crops: light sensing and signaling networks in plants. *HortScience*, 50(9), 1281-1284. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.9.1281>.
- Su, J., Liu, B., Liao, J., Yang, Z., Lin, C., Oka, Y. 2017. Coordination of cryptochrome and phytochrome signals in the regulation of plant light responses. *Agronomy*, 7(1), 25. <https://doi.org/10.3390/agronomy7010025>.
- Tang, K., Struik, P.C., Yin, X., Thouminot, C., Bjelkova, M., Stramkale, V., Amaducci, S. 2016. Comparing hemp (*Cannabis sativa* L.) cultivars for dual-purpose production under contrasting environments. *Ind. Crops Prod.* 87, 33-44. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.04.026>.
- Trouwborst, G., Hogewoning, S. W., van Kooten, O., Harbinson, J., Van Ieperen, W. 2016. Plasticity of photosynthesis after the "red light syndrome" in cucumber. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 75–82. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.002>.
- Vanhove, W., Van Damme, P., Meert, N. 2011. Factors determining yield and quality of illicit indoor cannabis (*Cannabis* spp.) production. *Forensic Science International*, 212(1-3), 158-163. doi:10.1016/j.forsciint.2011.06.006.
- Vu, N.-T., Kim, Y.-S., Kang, H.-M., and Kim, I.-S. 2014. Influence of shortterm irradiation during pre- and post-grafting period on the graft-take ratio and quality of tomato seedlings. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 55, 27–35. doi:10.1007/s13580-014-0115-5.
- Wang, Y., Zhang, T., Folta, K.M. 2015. Green light augments far-red-light induced shade response. *Plant Growth Regul.* 77, 147–155. doi: 10.1007/s10725-015-0046-x
- Wei, H., Hu, J., Liu, C., Wang, M., Zhao, J., Kang, D., Jeong, B. 2018. Effect of Supplementary Light Source on Quality of Grafted Tomato Seedlings and Expression of Two Photosynthetic Genes. *Agronomy*. 8(10), 207.
- Yang, Z., He, W., Mou, S., Wang, X., Chen, D., Hu, X., Chen, L., Bai, J., 2017. Plant growth and development of pepper seedlings under different photoperiods and photon flux ratios of red and blue LEDs. *Trans. Chin. Soc. Agric. Eng.* 33 (17), 173–180. doi : 10.11975/j.issn.1002-6819.2017.17.023.

# Objetivo general

Determinar el efecto de dos fuentes de luz LED DR/W y blanca sobre parámetros fisiológicos y de rendimiento de tres variedades de *Cannabis sativa* L. en condiciones de invernadero en la Sabana de Bogotá.

## Objetivos específicos

- Determinar el efecto de dos fuentes de luz LED DR/W y blanca en parámetros de crecimiento de tres variedades de (*Cannabis sativa* L.) en condiciones de invernadero en la Sabana de Bogotá.
- Determinar el efecto de dos fuentes de luz LED DR/W y blanca en parámetros fisiológicos de tres variedades de (*Cannabis sativa* L.) en condiciones de invernadero en la Sabana de Bogotá.
- Determinar el efecto de dos fuentes de luz LED DR/W y blanca en el rendimiento y el contenido de cannabinoides de tres variedades de (*Cannabis sativa* L.) en condiciones de invernadero en la Sabana de Bogotá.

# Marco teórico

## I. Respuestas de las plantas ante la luz

Las plantas requieren de la luz para su crecimiento y desarrollo, esta fuente de luz puede ser directamente el sol o una fuente de luz artificial. Las plantas perciben la luz como una fuente de energía para la fotosíntesis y presenta una función de señalización que induce varias respuestas fisiológicas dentro de la planta (Dou and Niu, 2020). Las respuestas de las plantas ante la luz están mediadas por los fotorreceptores, los cuales son proteínas fotosensibles. En las plantas se presentan dos tipos de fotorreceptores, los pigmentos fotosintéticos, encargados de la captación de luz para las fotosíntesis y los receptores fotosensoriales, los cuales están asociados a respuestas no fotosintéticas de la luz (Anpo *et al.*, 2018). Las señales desde los receptores foto-sensoriales pueden regular la expresión de genes relacionados con la división y la elongación celular, de esta forma la luz regula la generación de varios tejidos dentro de la planta, permitiendo la formación de estructuras como los primordios de las hojas o en los botones florales (Eckstein *et al.*, 2011). Hasta el momento se han identificado cinco sistemas de fotorreceptores, los fitocromos, criptocromos, las fototropinas, miembros de la familia Zeitlupe y los locus de resistencia UV 8 (Fang *et al.*, 2022).

### Fotorreceptores de la luz

Los fitocromos (phys) son los principales fotorreceptores de la luz roja (R) y roja lejana (FR), los cuales presentan dos formas reversibles, la forma biológicamente inactiva (Pr) y la forma biológicamente activa (Pfr). La familia de phys consiste en cinco miembros, designados de phyA hasta phyE. Cada miembro de la familia tiene funciones fotosensoriales y fisiológicas diferentes, pero se superponen, en el control de las respuestas de la planta desde la germinación hasta la floración (Li *et al.*, 2011). En el caso de la germinación, la eliminación de la etiolación ocurre cuando la plántula emerge del suelo y percibe la luz solar, se inhibe el crecimiento del hipocótilo, la expansión del cotiledón y ocurre el desarrollo de los cloroplastos (He *et al.*, 2021). Esto se regula por el desempeño y traslape de las funciones de los miembros de la familia de los phys, principalmente el

phyA en respuesta a la luz FR. Mientras phyB y phyC responden a la luz R, siendo phyB el predominante en respuesta a luz R y blanca (Paradiso and Proietti, 2021).

Los phys también se encuentran en la respuesta de evasión de la sombra de las plantas. Esta respuesta genera una elongación del tallo y de los pecíolos, altera la floración y aumenta la dominancia apical (Dou and Niu, 2020). El principal supresor de esta respuesta es el phyB bajo alta relación R:FR. Además, las respuestas a la evasión de la sombra se pueden fenocopiar por tratamiento de FR al final del día y esto es regulado por el phyD y phyE (Lu *et al.*, 2015). Finalmente, los phys junto con los criptocromos perciben y regulan las señales de luz, que mantienen el reloj circadiano de las plantas durante los ciclos diurnos y nocturnos del día. El reloj circadiano, controla procesos metabólicos, de desarrollo y fisiológicos dependiendo del momento del día (Battle and Jones, 2019).

Los criptocromos (crys) son fotorreceptores principalmente de la luz azul (B). Los miembros de la familia de los crys son CRY1 y CRY2, los cuales, al igual que los phys, regulan las respuestas de la planta ante la luz mediante el traslape entre sus miembros. Su función dentro de la planta incluye la elongación celular, la floración fotoperiódica y la apertura estomática. Siendo CRY1 el principal responsable de la inhibición de la elongación del hipocótilo, mientras que CRY2 presenta una menor participación (Ullas *et al.*, 2016). Del mismo modo, CRY1 estimula la expansión del cotiledón en respuesta a condiciones de baja y alta luminosidad, por el contrario, CRY2 solo regula bajo condiciones de baja luminosidad (Yu *et al.*, 2010). CRY1 y CRY2 promueven la iniciación floral, mediante la regulación de genes, activación de activadores de la transcripción y modulación de la remodelación de la cromatina (Mockler *et al.*, 2003; Ullas *et al.*, 2016).

Aunque las fototropinas son los principales fotorreceptores en la apertura estomática, los crys también están relacionados con este proceso. Además, regulan el desarrollo de los cloroplastos y la acumulación de antocianina en las plantas, debido a una sobre expresión de CRY1 (Li and Yang, 2007). Se ha encontrado que CRY1 es el principal fotorreceptor de luz B que regula la inducción de genes codificados por el núcleo, que codifican proteínas de los plástidos, requeridas no solo para la fotosíntesis, sino también como componentes del aparato transcripcional. Durante la eliminación de la etiolación, los crys son los principales responsables del desarrollo de los cloroplastos (Pedmale *et al.*, 2016).

Las fototropinas (phot) también son fotorreceptores de luz B y controlan el fototropismo, la reubicación de los cloroplastos y la apertura estomática. Los miembros de la familia de las fototropinas son phot1 y phot2, tienen papeles parcialmente superpuestos en la regulación de las respuestas en la planta (Kong and Zheng, 2020). Ambos, phot1 y phot2, regulan el fototropismo del hipocótilo en respuesta a intensidades altas de luz, mientras que phot1 regula solamente el fototropismo a bajas intensidades de luz. El fototropismo es la curvatura direccional de los órganos en respuesta a diferentes intensidades y/o calidades de luz (Zhang *et al.*, 2018). De manera similar, la reubicación de los cloroplastos está regulada por los phot en diferentes intensidades de luz. En bajas intensidades de luz, phot1 y phot2 inducen la acumulación de cloroplastos para promover la captura de luz para la fotosíntesis, mientras que bajo altas intensidades de luz los cloroplastos se dispersan por la superficie para evitar la radiación y prevenir el daño por exceso de luz, esta dispersión está regulada solo por phot2 (Boccalandro *et al.*, 2012). En cuanto a la apertura estomática, las phot son los principales reguladores, mediando el aumento del volumen de las células guarda dependiente de luz B (Christie, 2007). Los miembros de la familia de la Zeitlupe son otro grupo de fotorreceptores de luz B, los cuales participan en el control del periodo de oscilaciones circadianas, además, regulan la floración y la elongación del hipocótilo (Miyazaki *et al.*, 2015).

Los fotorreceptores específicos de UV-B, UVR8 (del inglés “UV RESISTANCE LOCUS 8”), inician las vías de señalización en respuesta a niveles bajos de radiación UV-B. Bajo luz UV-B el UVR8 es traslocado al núcleo e interactúa con HY5 (ENLOGATED HYPOCOTYL 5) y HYH (HY5 HOMOLOG), los cuales controlan la expresión de genes para la aclimatación para UV-B, esto incluye genes de la vía fenilpropanoide (Schreiner *et al.*, 2012). Cuando se presentan bajas radiaciones de UV-B, UVR8 retarda el crecimiento como la inhibición de la elongación del hipocótilo (Jansen and Borman, 2012). Se ha encontrado que UVR8 está involucrado en la regulación de la termomorfogénesis, respuesta de evasión de la sombra, respuesta inmune en la planta y la sincronización del reloj circadiano, además señala la diafonía entre las vías de luz, es decir que las vías de señalización se afectan una a la otra, hormonas y defensa (Yin and Ulm, 2017).

### **Respuestas de las plantas ante la luz**

La luz del sol varía diariamente y del mismo modo su intensidad, duración y composición espectral. La intensidad de la luz (PPFD) y el fotoperiodo son dos factores importantes que

regulan el crecimiento, desarrollo y los valores nutricionales en las plantas (Dou *et al.*, 2018). La integral de luz diaria (DLI) es el flujo total de fotones fotosintéticos irradiado por una fuente de luz en un día y está linealmente relacionado con el rendimiento en los cultivos. Altos DLIs son favorables para el incremento del rendimiento y de los metabolitos secundarios (Chang *et al.*, 2008; Hwang *et al.*, 2014). El crecimiento de la planta incrementa de una manera casi lineal con el incremento de PPFD bajo condiciones controladas y la eficiencia fotosintética disminuye a medida que se alcanza el punto de saturación de luz. El punto de saturación de luz es específico para cada especie y depende de las condiciones ambientales (Yan *et al.*, 2019; Dou and Niu, 2020).

En condiciones de fotoperiodo largo se ha encontrado un incremento en la acumulación de la biomasa en las plantas debido a la expansión foliar y al incremento de clorofilas. Sin embargo, algunas especies sensibles bajo condiciones de fotoperiodo largo presentan degradación de clorofilas (Kang *et al.*, 2013). La reducción en el crecimiento y el rendimiento bajo fotoperiodos extensos son causados por la falta de las hojas para exportar los fotoasimilados fuera de las hojas o de la degradación de los cloroplastos debido al estrés oxidativo (Fu *et al.*, 2012). Las plantas responden a un amplio rango del espectro de luz, desde la luz UV hasta la luz FR y la calidad o el espectro de luz de longitud de onda afecta de manera significativa el crecimiento y desarrollo de las plantas (Bantis *et al.*, 2016). Las respuestas de la planta ante la calidad y el espectro de luz son específicas de cada especie. Además, las condiciones ambientales también generan un impacto en las respuestas de la planta incluso bajo las mismas condiciones lumínicas, del mismo modo las respuestas también cambian al modificar las condiciones de DLI (Yan *et al.*, 2019).

La luz roja (R), la cual es percibida por los *phys* y regula las respuestas de la planta relacionadas con la germinación, la elongación del tallo, la expansión foliar y la inducción de la floración, mientras que la luz azul (B) percibida por los *crys* y *photo*s, regula los procesos como la eliminación de la etiolación, el fototropismo, el movimiento de los cloroplastos, los ritmos circadianos, el crecimiento de las raíces y la apertura estomática (Kong and Zheng, 2020). Sin embargo, la luz R y B tienen respuestas antagónicas en la regulación del tamaño foliar y el grosor. Mientras que la luz B promueve el aplanamiento de las hojas por la actividad de las *photo*s, la luz R promueve la ramificación por medio de los *phys* (Anpo *et al.*, 2018). Condiciones monocromáticas tanto de luz R como de luz B pueden generar desordenes fisiológicos. En el caso de luz R disminuye  $F_v/F_m$ , la densidad

estomática, la capacidad fotosintética, ocasionando una alteración en el crecimiento (Savvides *et al.*, 2012; Trouwborst *et al.*, 2016).

Aunque se han realizado estudios sobre el efecto tanto de luz R como de B en la acumulación de metabolitos secundarios, estos han mostrados resultados contradictorios (Boccalandro *et al.*, 2012). La luz B aumenta la acumulación de antocianina y compuestos fenólicos en varias especies como la lechuga (Qian *et al.*, 2016). Esto se debe a la expresión de enzimas claves en vía fenilpropanoide, esto incluye la fenilalanina amoniaco liasa (PAL), calcona sintasa (CHS) y la dihidroflavonol 4-reductasa (Hosseini *et al.*, 2018). Pero se ha encontrado que en plantas de *Ocimum basilicum*, bajo luz R presentaron un aumento en la concentración de compuestos fenólicos y esto puede deberse a diferencias en las fuentes de luz y de las intensidades (Hosseini *et al.*, 2018). Aunque no está claro la relación entre la luz y la biosíntesis fitoquímica, tanto la luz R como B comparte algunos mecanismos y sus efectos dependen de la especie, su fenología y los compuestos fitoquímicos dentro de la planta (Taulavuori *et al.*, 2016).

Tanto la luz R como la luz FR son señalizadores importantes en la planta, especialmente la relación R:FR la cual afecta las respuestas reguladas por los phys mencionados anteriormente (Park and Runkle, 2017). Se ha encontrado recientemente que luz FR con baja longitud de onda puede balancear la excitación del fotosistema I (PSI) y fotosistema II (PSII), lo que incrementa la fotoquímica y la fotosíntesis (Zhen and Van Iersel, 2017). Tanto PSI como PSII operan en serie para llevar a cabo reacciones fotoquímicas, las cuales se excitan con FR y con longitud de una onda corta (Hogewoning *et al.*, 2012). Por lo tanto, la eficiencia fotosintética bajo FR incrementa debido a un mejor balance de la excitación de los dos fotosistemas (Demotes-Mainard *et al.*, 2016).

La luz verde (G) actúa como un señalizador, regula las respuestas no fotosintéticas de la planta como el crecimiento vegetativo y la iniciación floral a través de phys y de crys (Wang and Folta, 2013). La luz G inhibe la elongación del hipocótilo, disminuye la concentración de antocianina e induce síntomas de evasión de la sombra (Anpo *et al.*, 2018). La luz UV afecta el crecimiento de las plantas debido al exceso de energía de excitación, causando la producción de ROS en los organelos de la planta (Bantis *et al.*, 2016). Pero se ha encontrado que la radiación con UV induce la síntesis de fitoquímicos en las plantas, como las antocianinas, flavonoides, carotenoides, glutatión, entre otros metabolitos bioactivos,



sin embargo, en la mayoría de las especies disminuye el rendimiento (Sakalauskaite *et al.*, 2013).

## **II. Uso de luces artificiales en cultivos bajo invernadero**

Debido a los cambios de intensidad de la luz durante el día como también durante los cambios de estación, estos ambientes inestables de luz pueden alterar el comportamiento morfológico y fisiológico de las plantas (Sun *et al.*, 2019). La energía solar es el principal factor ambiental que afecta en gran medida la tasa fotosintética de la planta y, por lo tanto, de su rendimiento (Zoratti *et al.*, 2014). La reducción de la tasa fotosintética a baja radiación fotosintéticamente activa (PAR) genera una pérdida de energía lumínica, lo que conduce a una pérdida proporcional en la cantidad de rendimiento (Hernández and Kubota, 2016). Para mantener condiciones óptimas en cultivos bajo invernadero se utiliza luces artificiales suplementarias, especialmente en condiciones de escasez de radiación solar (Dou and Niu, 2020). Aunque es un método efectivo para la producción intensificada, es uno de los métodos más costosos debido a las altas demandas de energía eléctrica, siendo el segundo componente más caro en la producción bajo invernadero (Kowalczyk *et al.*, 2020).

Además del costo monetario también se genera un impacto ambiental; debido a esto en los últimos años la reducción en el consumo eléctrico se ha convertido en uno de los puntos más importante en la producción bajo invernadero, lo que ha generado la búsqueda de fuente de luz artificiales eficientes en cuanto al consumo eléctrico y con las condiciones espectrales óptimas para cada especie y estado de desarrollo de la planta (Li *et al.*, 2016; Hasan *et al.*, 2017).

En cuanto al uso de luces artificiales se han utilizado una variedad de fuentes dentro de las cuales las más ampliamente usadas son las lámparas fluorescentes, las lampara de sodio de alta presión, las lámparas de halogenuros metálicos y actualmente las lampara de emisor de diodos (Murakami *et al.*, 2017). Las lámparas fluorescentes (FL) son la fuente de luz más barata con una vida útil larga (12000h) y con bajo requerimiento energético, pero su espectro no es lo suficientemente óptimo para la fotosíntesis. En cuanto a las lámparas de sodio de alta presión (HPS) tienen una alta eficiencia lumínica, pero mayor consumo energético, presenta una vida útil igual a las FL y emite altos niveles de luz R y

bajos niveles de luz B y G. Pero, debido a que la presión de vapor dentro de las HPS es alrededor de 10kPa, son una fuente térmica de luz, lo cual hace que sea una fuente con una temperatura muy alta para las plantas (Gómez *et al.*, 2013). Las lámparas de halogenuros metálicos (MH), son lámparas de descarga que contienen haluros metálicos, mercurio y argón (Murakami *et al.*, 2017). Se puede obtener diferentes composiciones del espectro de luz en las MH cambiando la composición de los metales. Debido a esto y a su alta eficiencia lumínica, las MH son una de las fuentes de luz más usadas en invernaderos. Sin embargo, los materiales que componen estas lámparas son contaminantes para el ambiente debido al mercurio (Mitchel *et al.*, 2015). Finalmente, las lámparas emisoras de diodos (LEDs) aunque han sido las más recientes son unas de las más ampliamente usadas en invernadero, esto se debe a su pequeño tamaño, larga vida útil, salida espectral estrecha, poco peso y bajo consumo eléctrico. Además, al ser una fuente sólida de luz, no contiene materiales que puedan contaminar el medio ambiente (Sipos *et al.*, 2020).

### **III. Uso de luces LED en cultivos bajo invernadero**

A diferencia de las fuentes de luz mencionadas anteriormente, las luces LEDs pueden convertir la energía eléctrica en energía lumínica y por lo tanto no produce calor, tiene una alta eficiencia lumínica, bajo consumo energético y no requiere de regulaciones (Sipos *et al.*, 2020). Además, es una fuente de luz ideal, ya que regula fácilmente el ambiente lumínico tanto en invernaderos como en cultivos bajo techo (Taulavuori *et al.*, 2017). Los cambios en el espectro de luz afectan un rango amplio de procesos dentro de la planta desde la fotosíntesis hasta la producción de metabolitos secundarios (Xu *et al.*, 2019). Las luces LEDs permiten el control de espectro de luz de manera precisa, cambiando la longitud de onda de la luz y generando que los fotorreceptores regulen las respuestas, lo que implica un efecto en la productividad de los cultivos bajo invernadero (Arena *et al.*, 2016). Aunque su uso es reciente, se ha encontrado que, principalmente en LEDs monocromáticas y de acuerdo con el espectro de luz que se utilice causa un efecto en la morfogénesis de la planta (Manivannan *et al.*, 2015). Del mismo modo, al ser una fuente no térmica de luz puede usarse a distancias muy cortas hacia las plantas sin quemarlas (Jones, 2018). Otros beneficios incluyen su sección transversal delgada, construcción robusta y flexibilidad para el montaje en sistema de iluminación con configuraciones especializadas (Mitchell *et al.*, 2015).

Por lo tanto, debido a los amplios beneficios de esta fuente de luz, se ha ampliado su uso a nivel extensivo en el cultivo de plantas, en fábricas de plántulas y para cultivo de tejidos vegetales, así como también a nivel hortícola (Viršilė *et al.*, 2019; Sipos *et al.*, 2020). Generalmente, en propagación tanto de plántulas de manera sexual y asexual, se realiza en invernaderos, en los cuales se mantienen controladas las condiciones ambientales. Del mismo modo en cultivo de tejidos se requiere de entornos iluminados por una única fuente de luz (Mitchel *et al.*, 2015). En cuanto a la propagación vegetal se recomienda el uso de luces con combinaciones R:B en una proporción 70:30 para obtener una mayor acumulación de biomasa y una mayor relación raíz:parte aérea (Kusuma *et al.*, 2020).

Las luces LEDs proveen luz fotosintética como complemento de la luz solar en invernadero. Además, la transmisión de luz a través del invernadero se reduce entre el 40-70% debido a los materiales utilizados para su construcción, lo que cambia el Angulo de la incidencia solar, alterando las condiciones lumínicas a nivel de dosel (Viršilė *et al.*, 2019). Por lo que, es necesario el uso de luces suplementarias para mantener el óptimo desarrollo de las plantas. Esto no solo aplica para los casos anteriormente mencionados, también aplica para la propagación de semilla, el cual requiere de espectros específicos de luz para el proceso de floración y que estos cambios en el espectro son específicos de cada especie, aunque generalmente se ha encontrado respuesta positiva bajo luces monocromáticas de rojo y azul (Sipos *et al.*, 2020).

## **IV. Cultivo de *Cannabis sativa* L.**

### **Características generales de *Cannabis sativa* L.**

*Cannabis sativa* L. es una planta anual con flores dioicas de la familia *Cannabaceae*. Su centro de origen se encuentra en Asia central hace 5000 B.C. Esta planta ha sido utilizada para la producción de fibra, aceites y en rituales religiosos. La planta de *C. sativa* contiene numerosos compuestos de importancia médica, como los cannabinoides, terpenoides, flavonoides, alcaloides, entre otros (Appendino *et al.*, 2011). Dentro de los cuales los cannabinoides son los únicos compuestos producidos por plantas de *C. sativa*, estos compuestos se almacenan principalmente en los tricomas glandulares capitados (Farag and Kayser, 2017). Entre los más de 80 cannabinoides clasificados de *C. sativa*, el principal

compuesto psicoactivo es el tetrahidrocannabinol (THC), el cual recientemente se han encontrado efectos medicinales (Huang *et al.*, 2019).

A nivel taxonómico el género *Cannabis* comúnmente se cree que está constituido por una sola especie. Sin embargo, aún se debate si se consideran tres especies o por el contrario si *C. sativa* se divide en tres subespecies, las cuales son: *C. sativa* ssp. *sativa*, *C. sativa* ssp. *indica* y *C. sativa* ssp. *ruderalis* (Eichhorn Bilodeau *et al.*, 2019). Tanto “Sativa” como “Indica” son las principales especies utilizadas para fines medicinales y recreativos, pero presentan relaciones diferentes de concentración de THC y CBD (McPartland, 2017). Siendo *C. sativa* ssp. *Indica* la que presenta mayores concentraciones de THC, mientras que *C. sativa* ssp. *sativa* presenta una concentración opuesta, pero debido a los procesos de entrecruzamiento esta distinción se ha perdido con el tiempo. Finalmente, *C. ruderalis* presenta menores rendimientos y es utilizada comercialmente en menor proporción. Algunos productores la seleccionan por ser autoflorescentes no sensibles a fotoperiodo (Fischedick *et al.*, 2010).

En cuanto a características morfológicas, la planta presenta un tallo erecto, el cual dependiendo de las condiciones ambientales y de su variabilidad genética puede alcanzar hasta los 5 m de altura (Farag and Kayser, 2017). Presenta hojas palmeadas, compuestas de cinco a siete folíolos, lineales-lanceoladas, adelgazándose en ambos extremos y los márgenes marcadamente aserrados. Las flores masculinas no presentan pétalos, panículas axilares o terminales, tienen cinco tépalos amarillentos y cinco anteras (Happyana *et al.*, 2013). Mientras que, las flores femeninas germinan axialmente y de manera terminal con un perianto de un solo óvulo estrechamente adherente. El fruto, el cual es pequeño, liso y con un brillo marrón grisáceo se produce uno por cada flor. Además, las plantas de *C. sativa* producen gran cantidad de tricomas, protuberancias epidermales glandulares que cubren las hojas, brácteas y tallo de la planta (Huchelmann *et al.*, 2017).

Dentro de los tricomas se almacenan metabolitos secundarios como los fitocannabinoides, responsables de la defensa y la interacción entre herbívoros y plagas, y los terpenoides los cuales son los responsables del olor característico de *C. sativa* (Andre *et al.*, 2016). La germinación de las semillas de *C. sativa* ocurre de 8 a 12 días, en donde acontece la ruptura de su cubierta, se abre y expone la raíz y salen dos cotiledones embrionarios circulares. Mientras que la fase de plántula se completa entre 2 a 3 meses. Después la planta incrementa su biomasa y su crecimiento total bajo días largos. En esta fase se no

se puede identificar las plantas masculinas y femeninas (Bonini *et al.*, 2018). Durante su crecimiento vertical produce de manera constante nuevas hojas, la mayoría en la fase de prefloración, con la producción de nuevos brotes y nudos, esta fase es alrededor de 6 a 22 semanas (Eichhorn Bilodeau *et al.*, 2019). La fase reproductiva comienza cuando la planta es expuesta a días cortos, es decir a periodos 12 a 14 h o menos de luz solar, dependiendo de la latitud y del origen genético. Una vez, las flores masculinas polinizan, las flores femeninas mueren. Para la producción de semilla se utilizan variedades monoicas, principalmente en cultivos de cáñamo (Frag and Kayser, 2017). Las flores de las inflorescencias de la planta de *C. sativa* surgen en racimos abarrotados con brácteas frondosas (Faux *et al.*, 2013).

Las plantas de *C. sativa* son naturalmente dioicas con dimorfismo sexual, pero mediante procesos de mejoramiento se han generado plantas monoicas principalmente utilizadas en cultivos de cáñamo, debido a la facilidad en los procesos de cosecha de semilla y tallo. En las plantas masculinas el proceso de floración ocurre primero que en las plantas femeninas y una vez terminan el proceso de polinización estas inician la senescencia (Amaducci *et al.*, 2008). Además, *C. sativa* es una planta de día corto cualitativa con un fotoperiodo de aproximadamente 14 a 16 h. Por lo tanto, la floración está fuertemente controlada por el fotoperiodo, causando una floración temprana en zonas donde no se presenten las condiciones de fotoperiodos óptimas, esto conlleva una disminución en el rendimiento (Chandra *et al.*, 2017), ya que una vez se inicie el proceso de floración la eficiencia en la interceptación de la radiación disminuye, lo que causa una disminución en la acumulación de masa seca principalmente en el tallo y se detiene el crecimiento por elongación (Cosentino *et al.*, 2012).

El contenido de cannabinoides está influenciado por las condiciones ambientales como la humedad, temperatura, radiación y el contenido de nutrientes en el suelo (Aizpurua-Olaizola *et al.*, 2016). La mayoría de los cannabinoides y terpenos, presentes en las hojas y en las flores, tienen como función de servir de barrera para la pérdida de agua, (Marcu, 2016). Del mismo modo, las lluvias escasas, la baja humedad y los climas soleados aumentan la concentración de componentes psicoactivos. Esto mismo ocurre con el polen producido aumentando la concentración de cannabinoides con la disminución de la humedad (Frag and Kayser, 2017). El THC, el principal compuesto de la resina de los tricomas, tienen una función protectora gracias a su naturaleza viscosa e hidrofóbica y su

baja volatilidad. Por otro lado, la exposición con luz UV-B produce un aumento en las cantidades de THC, incluso es más estable a la radiación UV-B que otros cannabinoides, los cuales se degradan rápidamente bajo exposición ante esta radiación (Eichhorn Bilodeau *et al.*, 2019).

Finalmente, los terpenos y los cannabinoides pueden mitigar el efecto de ataques producidos por bacterias, hongos e insectos, incluso están involucrados en la alelopatía. Especialmente las plantas de *C. Sativa* femeninas que sobresalen por calidad aromática y la producción de terpenos que poseen cualidades repelentes hacia insectos y están involucrados en la alelopatía (Glas *et al.*, 2012). Del mismo modo, la resina encontrada en los tricomas es un sistema defensivo ya que presenta propiedades antifúngicas y antibióticas (Andre *et al.*, 2016).

### **Biosíntesis de cannabinoides en *Cannabis sativa* L.**

Se han identificado 538 compuestos presentes en las plantas de *C. sativa*, de los cuales 100 se han identificado como cannabinoides, debido a que comparten su estructura química (Hanuš *et al.*, 2016). Los cannabinoides tiene una estructura lipídica con alquiorescinol y restos de monoterpeno en sus moléculas. Además, se encuentran mayormente en la resina secretada a partir de los tricomas glandulares de las inflorescencias femeninas, mientras que las masculinas presentan pocos de estos tricomas y producen una concentración menor de cannabinoides (Huchelmann *et al.*, 2016). Los cannabinoides se clasifican en dos grupos como neutrales, es decir no cuentan con un grupo carboxilo y los cannabinoides ácidos, que presentan un grupo carboxilo (Hanuš *et al.*, 2016). Esto se debe a que su biosíntesis y acumulación se da primero como cannabinoides ácidos y una vez acumulados son descarboxilados en sus formas neutrales (Namdar *et al.*, 2019).

La biosíntesis de los cannabinoides está completamente separada del metabolismo primario y toma lugar en los tricomas glandulares (Backer *et al.*, 2019). Los tricomas glandulares de tallo capitado se encuentran en mayor abundancia en las inflorescencias de las flores femeninas, compuesto de una célula basal, varias células del tallo y células secretoras rodeadas por una gran cavidad de almacenamiento subcuticular (Glas *et al.*, 2012). Este tipo de tricomas son los que también presentan la mayor concentración de cannabinoides. Los precursores para la biosíntesis de cannabinoides se sintetizan de dos

vías biosintéticas diferentes, la vía de los policetidos, donde se produce el ácido olivetólico (OA) (Gagne *et al.*, 2012; Happyana *et al.*, 2013), y la vía del 2-C-metil-D-eritritol 4-fosfato (MEP) plastidal, donde se sintetiza el difosfato de geranilo (GPP) (Rodziewicz *et al.*, 2019).

En los siguientes pasos OA es prenilado con el GPPP por una preniltransferasa unida a membrana, causando la formación del ácido cannabigerólico (CBGA), el principal precursor de la biosíntesis de cannabinoides (Gagne *et al.*, 2012;). El ácido tetrahidrocannabinólico sintasa (THCAS) y el ácido cannabidiólico sintasa (CBDAS), son las últimas enzimas en la vía de los cannabinoides y cataliza la ciclación oxidativa única del CBGA, formando el ácido tetrahidrocannabinólico (THCA) y el ácido cannabidiólico (CBDA) (Taura *et al.*, 2007). Ambas enzimas pertenecen a la familia de proteínas de la enzima puente berberina dependiente de flavina y representa dos isoformas de la misma sintasa, surgiendo desde dos alelos codominantes en un locus (Onofri *et al.*, 2015). Ambas enzimas comparten el 84% de la identidad de sus secuencias de aminoácidos (Rodziewicz *et al.*, 2019).

Los cannabinoides son tóxicos para las células de la planta, causando transiciones de la permeabilidad mitocondrial y degradación del ADN, induciendo finalmente apoptosis (Onofri *et al.*, 2015). Para evitar daño celular, los cannabinoides se acumulan en cavidades de almacenamiento de los tricomas glandulares, lo cual sugiere un sitio específico para el último paso para su biosíntesis (Happyana *et al.*, 2013). La vía secretora para THCAS y CBDAS fue confirmada en sistemas heterólogos y las THCAS fue inmunolocalizado en las cavidades de almacenamiento de los tricomas glandulares en plantas de tabaco transgénico (Rodziewicz *et al.*, 2019). Las cannabinoides sintasas sufren cambios estructurales durante la vía secretora, esto incluye la escisión de la secreción péptida y procesamiento de modificaciones postraduccionales. Durante la fase floración se presenta un aumento en la concentración de cannabinoides, especialmente de cannabinoides sintasas en los exudados de los tricomas glandulares (Aizpurua-Olaizola *et al.*, 2014).

### **Terpenoides en *Cannabis sativa* L.**

Más de 200 terpenoides son responsables de la fragancia característica de *C. sativa*, se han identificado en las flores y en las hojas, donde representan el 10% del contenido de los tricomas (Booth *et al.*, 2017). Limoneno, mirceno y pineno son los más comunes y los más volátiles. Los terpenoides son repelentes de insectos y actúan como antialimentarios

para los herbívoros. La mezcla de terpenoides y de cannabinoides ácidos muestran una estrategia defensiva mecano-química sinérgica contra los predadores (Farag and Kayser, 2017). La producción de terpenoides cambia en condiciones específicas del ambiente. Del mismo modo que los cannabinoides, estos son utilizados como mecanismo defensivo y la cantidad de estos puede aumentar bajo condiciones de estrés como un incremento en la exposición de luz, pero también puede disminuir debido a la fertilización del suelo (Bonini *et al.*, 2018). Los terpenoides son moléculas lipofílicas que interactúan con las membranas celulares de los animales a nivel cerebral y periférico (Russo, 2011).

### **Sistemas de cultivo para *Cannabis sativa* L.**

Los cultivos en exteriores, son utilizados principalmente en países con clima templado ya que en estos no se utiliza invernaderos y son al aire libre, pues el control en cuanto a la floración se realiza mediante el cambio de estación. Las plantas de *C. sativa* se propagan mediante semilla y el ciclo completo de cultivo es de 4 a 6 meses, no obstante, esto depende del tiempo de siembra y de la variedad. En este tipo de sistema de cultivo las plantas pueden alcanzar alturas máximas de hasta 5 m y se utilizan variedades con un contenido menor al 0.2% de THC (Farag and Kayser, 2017).

En los cultivos en interiores, los cuales se realizan en invernadero o bajo techo, el proceso productivo se concentra en aumentar la potencia de la resina y utilizan solamente plantas femeninas. Bajo este sistema de cultivo las condiciones ambientales son controladas y de esta manera se regula el ciclo de crecimiento, la cantidad y calidad de la biomasa (Lata *et al.*, 2010). Para mantener condiciones óptimas en el cultivo se manejan sistemas hidropónicos, pero también se utiliza técnicas de aireación del suelo, película de nutrientes y aeroponía. En este tipo de técnicas se recomienda manejar un pH de la solución entre 5.5 a 6.5 para una absorción máxima de los nutrientes para un óptimo crecimiento (Yep *et al.*, 2020). Para mantener las condiciones ambientales, se utilizan luces artificiales y CO<sub>2</sub> comprimido para la fotosíntesis y el control de la producción de biomasa y la floración. Es común utilizar planta madres femeninas para la reproducción asexual mediante esquejes (Lata *et al.*, 2016).

En cuanto a los métodos de propagación, la micropropagación *in vitro* ofrece claras ventajas con respecto a los demás métodos, como un procedimiento más rápido de propagación en un corto periodo de tiempo, debido a las altas tasas de multiplicación. No



se ve afectada por condiciones ambientales desfavorables ni por limitaciones geográficas y se producen plantas libres de enfermedades (Lata *et al.*, 2012). La mayoría de los cultivares de *C. sativa* se puede realizar propagación *in vitro* a través de la semilla, pero el inconveniente más grande es el alto nivel de heterocigosidad que puede llevar a un cambio rápido y dramático de metabolitos secundarios de una generación a la siguiente (Chandra *et al.*, 2017). Para este tipo de propagación se utilizan explantes o embriogénesis somática. Además, se ha hecho poco progreso en el desarrollo de una regeneración *in vitro* a partir de *C. sativa*. Se han realizado estudios sobre la organogénesis de novo de *C. sativa* desde 1980 y recientemente de callos de diferentes genotipos y fuentes de explantes, incluyendo cotiledones y el tallo, hojas jóvenes, internodos, botones axilares y peciolos (Lata *et al.*, 2012; Beard *et al.*, 2021; Hesami *et al.*, 2021). Además, también se está estudiando la posibilidad de propagación mediante el uso de callos meristemáticos (Lata *et al.*, 2016; Farag and Kayser, 2017).

## **V. Efectos de luz artificial en la fisiología y rendimiento de *Cannabis sativa* L.**

La influencia de la luz en el desarrollo de *C. sativa* no está bien definida. Esto se debe a la reciente legalización para uso medicinal a nivel mundial, generando la implementación de sistemas de cultivo en interiores para producción de cannabinoides y por lo tanto, en estos sistemas se busca las condiciones ambientales óptimas para obtener los mayores rendimientos tanto en términos de potencia (concentración de cannabinoides), como en términos de flor seca (Hawley *et al.*, 2018). En este tipo de sistemas se utilizan luces artificiales, lo que ha llevado a las compañías de luces a ofrecer, para cultivos hortícolas, sistemas de iluminación que dicen optimizar la producción en cannabis (Vanhove *et al.*, 2012). La mayoría de los productores utilizaban luces HPS durante la fase de floración en cultivos de cannabis, pero esto ha ido cambiando ya que las luces LEDs fueron marcadas como reemplazo de estas luces. Esto se debe a que proporcionan la misma intensidad de luz, pero con un menor consumo y diferente espectro (Eaves *et al.*, 2019). Uno de los parámetros cruciales en los cultivos de interiores de *C. sativa* es la luz y como las plantas son expuestas a esta durante las fases vegetativa y de floración (Namdar *et al.*, 2019). Se ha encontrado que se puede aumentar la tasa fotosintética implementando la fuente de luz de entre 76-100 cm de altura entre el dosel de las plantas y con una intensidad de luz de

400  $\mu\text{mol m}^{-1}\text{s}^{-2}$ . Al aumentar la intensidad lumínica se aumenta la tasa fotosintética de manera significativa por encima de los 2000  $\mu\text{mol m}^{-1}\text{s}^{-2}$ , lo que finalmente causa un aumento en el rendimiento (Chandra *et al.*, 2008).

Investigaciones recientes han encontrado el efecto de luces monocromáticas sobre el desarrollo y crecimiento de plantas de *C. sativa*, en donde la altura de la planta, el diámetro del tallo, el área foliar y el número de hojas aumentaron bajo luz monocromática R. Mientras que la luz monocromática B generó un efecto negativo en los parámetros anteriormente mencionados, pero se presentó un incremento en la biomasa de la inflorescencia (Wei *et al.*, 2021). Además, estudios han reportado que diferentes proporciones de luz R y B en una misma fuente genera un efecto positivo en el crecimiento de las plantas de *C. sativa*, especialmente en la acumulación de biomasa en las inflorescencias que es uno de los principales componentes del rendimiento (Fiorini *et al.*, 2019). Pero en cuanto a la acumulación de cannabinoides, la luz R presenta un efecto negativo mientras que la luz B presenta un efecto contrario. Por lo tanto, para una mayor acumulación de cannabinoides se requiere de una mayor proporción de luz B (Wei *et al.*, 2021).

El cambio producido por luz B en cuanto a la acumulación de biomasa y de cannabinoides está relacionado con los fotorreceptores y las señales que reciben de la luz. Esto altera las funciones fisiológicas y regulan las vías bioquímicas (Klem *et al.*, 2019). En el caso de *C. sativa* cuando percibe la luz B, activa y produce señales para mediar la transcripción del gen nuclear a través de la modulación de la transcripción o la interacción con la proteasoma (Chaves *et al.*, 2011). Actualmente, los estudios del efecto de la luz sobre las plantas de *C. sativa* están enfocados en maximizar tanto la acumulación de biomasa como en las síntesis de metabolitos secundarios en las inflorescencias, ya que, tanto la calidad como la intensidad de la luz tienen un efecto sobre estos parámetros (Hawley *et al.*, 2018).

## Bibliografía

- Aizpurua-Olaizola, O., Soydaner, U., Öztürk, E., Schibano, D., Simsir, Y., Navarro, P., Etxebarria, N., Usobiaga, A., 2016. Evolution of the cannabinoid and terpene content during the growth of *Cannabis sativa* plants from different chemotypes. *J. Nat. Prod.* 79, 324–331. Doi: 10.1021/acs.jnatprod.5b00949.

- Amaducci, S., Colauzzi, M., Bellocchi, G., Venturi, G. 2008. Modelling post-emergent hemp phenology (*Cannabis sativa* L.): Theory and evaluation. *European Journal of Agronomy*, 28(2), 90–102. doi:10.1016/j.eja.2007.05.006.
- Andre, C. M., Hausman, J.-F., & Guerriero, G. 2016. *Cannabis sativa*: The Plant of the Thousand and One Molecules. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.00019.
- Anpo, M., Fukuda, H., Wada, T. (Eds.). 2018. *Plant factory using artificial light: adapting to environmental disruption and clues to agricultural innovation*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813973-8.09992-9>.
- Appendino, G., Chianese, G., Tagliatalata-Scafati, O. 2011. Cannabinoids: occurrence and medicinal chemistry. *Current Medicinal Chemistry*, 18(7), 1085–1099. doi: 10.2174/092986711794940888.
- Backer, R., Schwinghamer, T., Rosenbaum, P., McCarty, V., Eichhorn Bilodeau, S., Lyu, D., Ahmed, B., Robinson, W.G., Lefsrud, M., Wilkins, O., Smith, D. L. 2019. Closing the Yield Gap for Cannabis: A Meta-Analysis of Factors Determining Cannabis Yield. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.00495.
- Bantis, F., Ouzounis, T., Radoglou, K. 2016. Artificial LED lighting enhances growth characteristics and total phenolic content of *Ocimum basilicum*, but variably affects transplant success. *Scientia Horticulturae*, 198, 277–283. doi:10.1016/j.scienta.2015.11.014.
- Battle, M.W., Jones, M.A. 2019. Cryptochromes Integrate Green Light Signals into the Circadian System. *Plant, Cell & Environment*. doi:10.1111/pce.13643.
- Beard, K.M., Boling, A.W.H., Bargmann, B.O.R. 2021. Protoplast isolation, transient transformation, and flow-cytometric analysis of reporter-gene activation in *Cannabis sativa* L. *Industrial Crops and Products*, 164, 113360. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113360.
- Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini R. CasalJ.J. 2012. Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. *Plant Physiology* 158, 1475–1484. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187237>.
- Bonini, S. A., Premoli, M., Tambaro, S., Kumar, A., Maccarinelli, G., Memo, M., Mastinu, A. 2018. *Cannabis sativa*: A comprehensive ethnopharmacological review of a medicinal plant with a long history. *Journal of Ethnopharmacology*. doi:10.1016/j.jep.2018.09.004.
- Booth, J. K., Page, J. E., Bohlmann, J. 2017. Terpene synthases from *Cannabis sativa*. *PLOS ONE*, 12(3), e0173911. doi:10.1371/journal.pone.0173911.
- Chandra, S., Lata, H., Khan, I. A., Elsohly, M. A. 2008. Photosynthetic response of *Cannabis sativa* L. to variations in photosynthetic photon flux densities, temperature and CO<sub>2</sub> conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 14(4), 299–306. doi:10.1007/s12298-008-0027-x.
- Chandra, S., Lata, H., and Elsohly, M. A. 2017. *Cannabis sativa* L.- botany and biotechnology. Cham, Switzerland: Springer. doi: 10.1007/978-3-319-54564-6\_20.
- Chang, X., Alderson, P.G., Wright, C. J. 2008. Solar irradiance level alters the growth of basil (*Ocimum basilicum* L.) and its content of volatile oils. *Environmental and Experimental Botany*, 63(1-3), 216–223. doi:10.1016/j.envexpbot.2007.10.0.

- Chaves, I., Pokorny, R., Byrdin, M., Hoang, N., Ritz, T., Brettel, K., Essen L-O., van der Horst, G.T.J., Batschauer, A., Ahmad, M., 2011. The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants and animals. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62, 335–364. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103759>.
- Christie, J.M., 2007. Phototropin blue-light receptors. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 21–45. doi: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103951.
- Cosentino, S. L., Testa, G., Scordia, D., & Copani, V. 2012. Sowing time and prediction of flowering of different hemp (*Cannabis sativa* L.) genotypes in southern Europe. *Industrial Crops and Products*, 37(1), 20–33. doi:10.1016/j.indcrop.2011.11.017
- Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huche´-The´lier, L., Boumaza, R. 2016. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 4–21. doi: 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010.
- Dou, H., Niu, G., Gu, M., Masabni, J.G., 2018. Responses of sweet basil to different daily light integrals in photosynthesis, morphology, yield, and nutritional quality. *Hortscience* 53, 496e503.
- Dou, H., Niu, G. 2020. Plant responses to light. *Plant Factory*, 153–166. doi:10.1016/b978-0-12-816691-8.00009-1. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1>.
- Eckstein, A., Zięba, P., Gabryś, H. 2011. Sugar and Light Effects on the Condition of the Photosynthetic Apparatus of *Arabidopsis thaliana* Cultured in vitro. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31(1), 90–101. doi:10.1007/s00344-011-9222-z.
- Eichhorn Bilodeau, S., Wu, B.-S., Rufyikiri, A.-S., MacPherson, S., Lefsrud, M. 2019. An Update on Plant Photobiology and Implications for Cannabis Production. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.00296.
- Eaves, J., Eaves, S., Morphy, C., Murray, C. 2019. The relationship between light intensity, cannabis yields, and profitability. *Agronomy Journal*, 112(2), 1466–1470. doi:10.1002/agj2.20008.
- 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>.
- Farag, S., Kayser, O. 2017. The Cannabis Plant: Botanical Aspects. *Handbook of Cannabis and Related Pathologies*, 3–12. doi:10.1016/b978-0-12-800756-3.00001-6.
- Fishedick, J. T., Hazekamp, A., Erkelens, T., Choi, Y. H., Verpoorte, R. 2010. Metabolic fingerprinting of *Cannabis sativa* L., cannabinoids and terpenoids for chemotaxonomic and drug standardization purposes. *Phytochemistry*, 71, 2058–2073. doi: 10.1016/j.phytochem.2010.10.001.
- Fiorini, D., Molle, A., Nabissi, M., Santini, G., Benelli, G., Maggi, F., 2019. Valorizing industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) by-products: cannabidiol enrichment in the inflorescence essential oil optimizing sample pre-treatment prior to distillation. *Ind. Crop. Prod.* 128, 581–589. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.10.045>.
- Fu, W., Li, P., Wu, Y. 2012. Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce. *Scientia Horticulturae*, 135, 45–51. doi: 10.1016/j.scienta.2011.12.004.

- Gagne, S. J., Stout, J. M., Liu, E., Boubakir, Z., Clark, S. M., Page, J. E. 2012. Identification of olivetolic acid cyclase from *Cannabis sativa* reveals a unique catalytic route to plant polyketides. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(31), 12811–12816. doi:10.1073/pnas.1200330109
- Glas, J., Schimmel, B., Alba, J., Escobar-Bravo, R., Schuurink, R., Kant, M. 2012. Plant Glandular Trichomes as Targets for Breeding or Engineering of Resistance to Herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(12), 17077–17103. doi:10.3390/ijms131217077.
- Gómez, C.; Morrow, R.C.; Bourget, C.M.; Massa, G.D.; Mitchell, C.A. 2013. Comparison of intracanopy light-emitting diode towers and overhead high-pressure sodium lamps for supplemental lighting of greenhouse-grown tomatoes. *Hortic. Technol.* 23, 93–98. doi:10.21273/HORTTECH.23.1.93.
- Hanuš, L. O., Meyer, S. M., Muñoz, E., Tagliatatela-Scafati, O., Appendino, G. 2016. Phytocannabinoids: a unified critical inventory. *Natural Product Reports*, 33(12), 1357–1392. doi:10.1039/c6np00074f
- Happyana, N., Agnolet, S., Muntendam, R., Van Dam, A., Schneider, B., Kayser, O. 2013. Analysis of cannabinoids in laser-microdissected trichomes of medicinal *Cannabis sativa* using LCMS and cryogenic NMR. *Phytochemistry*, 87, 51–59. <http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.11.001>.
- Hasan, M.M., Bashir, T., Ghosh, R., Lee, S.K., Bae, H. 2017. An Overview of LEDs' Effects on the Production of Bioactive Compounds and Crop Quality. *Molecules*, 22(9), 1420. doi:10.3390/molecules22091420.
- Hawley, D., Graham, T., Stasiak, M., Dixon, M. 2018. Improving Cannabis Bud Quality and Yield with Subcanopy Lighting. *HortScience*, 53(11), 1593–1599. doi:10.21273/hortsci13173-18.
- He, R., Zhang, Y., Song, S., Su, W., Hao, Y., & Liu, H. 2020. UV-A and FR Irradiation Improves Growth and Nutritional Properties of Lettuce Grown in an Artificial Light Plant Factory. *Food Chemistry*, 128727. doi:10.1016/j.foodchem.2020.128727.
- Hernández, R., Kubota, C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 66–74. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.04.0.
- Hesami, M., Pepe, M., Monthony, A. S., Baiton, A., Phineas Jones, A.M. 2021. Modeling and optimizing in vitro seed germination of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.). *Industrial Crops and Products*, 170, 113753. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113753.
- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Meinen, E., van Ieperen, W. (2012). FINDING THE OPTIMAL GROWTH-LIGHT SPECTRUM FOR GREENHOUSE CROPS. *Acta Horticulturae*, (956), 357–363. doi:10.17660/actahortic.2012.956.41.
- Hosseini, A., Zare Mehrjerdi, M., Aliniaiefard, S. 2018. Alteration of Bioactive Compounds in Two Varieties of Basil (*Ocimum basilicum*) Grown Under Different Light Spectra. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 21(4), 913–923. doi:10.1080/0972060x.2018.1526126.
- Huang, Y.M., Li, D.F., Zhao, L.N., Chen, A.G., Li, J.J., Tang, H.J., Pan, G., Chang, L., Deng, Y., Huang, S.Q., 2019. Comparative transcriptome combined with physiological analyses revealed key factors for differential cadmium tolerance in two contrasting hemp (*Cannabis sativa* L.) cultivars. *Ind. Crop. Prod.* 140, 11638. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111638>.
- Huchelmann, A., Boutry, M., Hachez, C. 2017. Plant Glandular Trichomes: Natural Cell Factories of High Biotechnological Interest. *Plant Physiology*, 175(1), 6–22. doi:10.1104/pp.17.00727.

- Hwang, C.H., Park, Y.G., Jeong, B.R. 2014. Changes in content of total polyphenol and activities of antioxidizing enzymes in *Perilla frutescens* var. *acuta* Kudo and *Salvia plebeia* R. Br. as affected by light intensity. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 55(6), 489–497. doi:10.1007/s13580-014-0010-0.
- Jansen, M.A.K., Bornman, J.F. 2012. UV-B radiation: from generic stressor to specific regulator. *Physiologia Plantarum*, 145(4), 501–504. doi:10.1111/j.1399-3054.2012.01656.x.
- Kang, J.H., Krishnakumar, S., Atulba, S.L.S., Jeong, B.R., Hwang, S.J., 2013. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system. *Hortic. Environ. Biotech.* 54, 501e509. doi:10.1007/s13580-013-0109-8.
- Klem, K., Gargallo-Garriga, A., Rattanapichai, W., Oravec, M., Holub, P., Vesela, B., *et al.*, 2019. Distinct Morphological, Physiological, and Biochemical Responses to Light Quality in Barley Leaves and Roots. *Front. Plant Sci.* 10, 1026. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01026>.
- Kong, Y., Zheng, Y. 2020. Phototropin is partly involved in blue-light-mediated stem elongation, flower initiation, and leaf expansion: A comparison of phenotypic responses between wild *Arabidopsis* and its phototropin mutants. *Environmental and Experimental Botany*, 103967. doi:10.1016/j.envexpbot.2019.1039.
- Kowalczyk, K., Gajc-Wolska, J., Mirgos, M., Geszprych, A., Kowalczyk, W., Siczko, L., Niedzińska, M., Gajewski, M. 2020. Mineral nutrients needs of cucumber and its yield in protected winter cultivation, with HPS and LED supplementary lighting. *Scientia Horticulturae*, 265, 109217. doi:10.1016/j.scienta.2020.109217.
- Kusuma, P., Pattison, P.M., Bugbee, B. 2020. From physics to fixtures to food: current and potential LED efficacy. *Hortic Res* 7, 56. <https://doi.org/10.1038/s41438-020-0283-7>.
- Lata, H., Chandra, S., Khan, I. A., ElSohly, M.A. 2010. High frequency plant regeneration from leaf derived callus of high delta(9)-tetrahydrocannabinol yielding *Cannabis sativa* L. *Planta Medica*, 76(14), 1629–1633. doi: 10.1055/s-0030-1249773.
- Lata, H., Chandra, S., Mehmedic, Z., Khan, I. A., ElSohly, M. A. 2012. *In vitro* germplasm conservation of high Delta(9)-tetrahydrocannabinol yielding elite clones of *Cannabis sativa* L. under slow growth conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(2), 743–750. doi:10.1007/s11738-011-0874-x.
- Lata, H., Chandra, S., Techen, N., Khan, I. A., ElSohly, M. A. 2016. *In vitro* mass propagation of *Cannabis sativa* L.: A protocol refinement using novel aromatic cytokinin meta-topolin and the assessment of eco-physiological, biochemical and genetic fidelity of micropropagated plants. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 3(1), 18–26. doi:10.1016/j.jarmap.2015.12.001.
- Li, J., Li, G., Wang, H., Deng, X.W., 2011. Phytochrome signaling mechanisms. In: *The Arabidopsis Book*, vol. 9. American Society of Plant Biologists. doi: 10.1199/tab.0148.
- Li, H.M., Lu, X.M., Gao, Q.H., 2016. Effect of different light qualities on the growth, photosynthetic pigments and stomatal characteristics of okra (*Abelmoschus esculentus*) seedlings. *Acta Pratac Sin.* 25, 26–70. doi:10.11686/cyxb2016035.
- Li, Q.H., Yang, H.Q. 2007. Cryptochrome signaling in plants. *Photochemistry and Photobiology*, 83(1), 94-101. <https://doi.org/10.1562/2006-02-28-IR-826>.

- Lu, X.D., Zhou, C.M., Xu, P.-B., Luo, Q., Lian, H.L., Yang, H.Q. 2015. Red-Light-Dependent Interaction of phyB with SPA1 Promotes COP1–SPA1 Dissociation and Photomorphogenic Development in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 8(3), 467–478. doi:10.1016/j.molp.2014.11.025.
- Manivannan, A., Soundararajan, P., Halimah, N., Ko, C. H., Jeong, B. R. 2015. Blue LED light enhances growth, phytochemical contents, and antioxidant enzyme activities of *Rehmannia glutinosa* cultured in vitro. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 56(1), 105–113. doi:10.1007/s13580-015-0114-1.
- Marcu, J. P. 2016. An Overview of Major and Minor Phytocannabinoids. *Neuropathology of Drug Addictions and Substance Misuse*, 672–678. doi:10.1016/b978-0-12-800213-1.00062-6
- McPartland, J. M. 2017. *Cannabis sativa* and *Cannabis indica* versus “Sativa” and “ndica”. *Cannabis sativa L.-botany and biotechnology* eds. S. Chandra, H. Lata and M. A. Elsohly (Cham, Switzerland: Springer), 101–121. doi:10.1007/978-3-319-54564-6\_4.
- Mitchell, C. A., Dzakovich, M. P., Gomez, C., Lopez, R., Burr, J. F., Hernández, R., Kubota, c., Currey, C.J., Meng, Q., Runkle, E., Bourget, C.M., Morrow, R.C., Both, A. J. 2015. Light-Emitting Diodes in Horticulture. *Horticultural Reviews: Volume 43*, 1–88. doi:10.1002/9781119107781.ch01
- Miyazaki, Y., Takase, T., Kiyosue, T., 2015. ZEITLUPE positively regulates hypocotyl elongation at warm temperature under light in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal. Behav.* 10, e998540. doi: 10.1080/15592324.2014.998540
- Mockler, T., Yang, H., Yu, X., Parikh, D., Cheng, Y.-C., Dolan, S., Lin, C. 2003. Regulation of photoperiodic flowering by *Arabidopsis* photoreceptors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(4), 2140–2145. doi:10.1073/pnas.0437826100.
- Murakami, K., Matsuda, R., Fujiwara, K. 2017. A basis for selecting light spectral distribution for evaluating leaf photosynthetic rates of plants grown under different light spectral distributions. 2017. *Environ. Control Biol.* 55, 1–6. 10.2525/ecb.55.1.
- Namdar, D., Charuvi, D., Ajjampura, V., Mazuz, M., Ion, A., Kamara, I., Koltai, H. 2019. LED lighting affects the composition and biological activity of *Cannabis sativa* secondary metabolites. *Industrial Crops and Products*, 132, 177–185. doi:10.1016/j.indcrop.2019.02.016.
- Onofri, C., de Meijer, E. P. M., Mandolino, G. 2015. Sequence heterogeneity of cannabidiolic- and tetrahydrocannabinolic acid-synthase in *Cannabis sativa* L. and its relationship with chemical phenotype. *Phytochemistry*, 116, 57–68. doi:10.1016/j.phytochem.2015.03.0.
- Paradiso, R., Proietti, S. 2021. 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*. doi:10.1007/s00344-021-10337-y.
- Park, Y., Runkle, E.S. 2017. Far-red radiation promotes growth of seedlings by increasing leaf expansion and whole-plant net assimilation. *Environmental and Experimental Botany*, 136, 41–49. doi:10.1016/j.envexpbot.2016.12.013.
- Pedmale, U.V., Huang, S.C., Zander, M., Cole, B.J., Hetzel, J., Ljung, K., Reis, P.A.B, Sridevi, P., Nito, K., Nery, R.J., Exker, J.R., Chory, J. 2016. Cryptochromes Interact Directly with PIFs to Control Plant Growth in Limiting Blue Light. *Cell*, 164(1-2), 233–245. doi:10.1016/j.cell.2015.12.018.

- Qian, H., Liu, T., Deng, M., Miao, H., Cai, C., Shen, W., Wang, Q. 2016. Effects of light quality on main health-promoting compounds and antioxidant capacity of Chinese kale sprouts. *Food Chemistry*, 196, 1232–1238. doi:10.1016/j.foodchem.2015.10.055.
- Rodziewicz, P., Lorocho, S., Marczak, Ł., Sickmann, A., Kayser, O. 2019. Cannabinoid synthases and osmoprotective metabolites accumulate in the exudates of *Cannabis sativa* L. glandular trichomes. *Plant Science*. doi:10.1016/j.plantsci.2019.04.00.
- Russo, E.B., 2011. Taming THC: potential cannabis synergy and phytocannabinoid-terpenoid entourage effects. *Br. J. Pharmacol.* 163, 1344–1364. <https://doi.org/10.1111/j.1476-5381.2011.01238.x>.
- Sakalauskaite, J., Viskelis, P., Dambrauskien, E., Sakalauskien, S., Samuolien, G., Brazaityt, A., Duchovskis, P., Urbonavi, D., 2013. The effects of different UV-B radiation intensities on morphological and biochemical characteristics in *Ocimum basilicum* L. *J. Sci. Food Agric.* 93, 1266e1271. doi:10.1002/jsfa.5879.
- Savvides, A., Fanourakis, D., van Ieperen, W. 2011. Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. *Journal of Experimental Botany*, 63(3), 1135–1143. doi:10.1093/jxb/err348.
- Schreiner, M., Mewis, I., Huyskens-Keil, S., Jansen, M.a.K., Zrenner, R., Winkler, J.B., O'Brien, N., Krumbein, A., 2012. UV-B-induced secondary plant metabolites-potential benefits for plant and human health. *Crit. Rev. Plant Sci.* 31, 229e240.
- Sipos, L., Boros, I. F., Csambalik, L., Székely, G., Jung, A., Balázs, L. 2020. Horticultural lighting system optimalization: A review. *Scientia Horticulturae*, 273, 109631. doi:10.1016/j.scienta.2020.109631.
- Sun, H., Zhang, S.-B., Liu, T., Huang, W. 2019. Decreased photosystem II activity facilitates acclimation to fluctuating light in the understory plant *Paris polyphylla*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 148135. doi:10.1016/j.bbabi.2019.148135.
- Taulavuori, K., Hyöky, V., Oksanen, J., Taulavuori, E., Julkunen-Tiitto, R. 2016. Species-specific differences in synthesis of flavonoids and phenolic acids under increasing periods of enhanced blue light. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 145–150. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.04.0.
- Taulavuori, E., Taulavuori, K., Holopainen, J.K., Julkunen-Tiitto, R., Acar, C., Dincer, I., 2017. Targeted use of LEDs in improvement of production efficiency through phytochemical enrichment. *J. Sci. Food Agricult.* 97, 5059–5064. doi:10.1002/jsfa.8492.
- Taura, F., Sirikantaramas, S., Shoyama, Y., Yoshikai, K., Shoyama, Y., Morimoto, S. 2007. Cannabidiolic-acid synthase, the chemotype-determining enzyme in the fiber-type *Cannabis sativa*. *FEBS Letters*, 581(16), 2929–2934. doi:10.1016/j.febslet.2007.05.043.
- Trouwborst, G., Hogewoning, S. W., van Kooten, O., Harbinson, J., Van Ieperen, W. 2016. Plasticity of photosynthesis after the “red light syndrome” in cucumber. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 75–82. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.0.
- Vanhove, W., Surmont, T., Van Damme, P., De Ruyver, B. 2012. Yield and turnover of illicit indoor cannabis (*Cannabis* spp.) plantations in Belgium. *Forensic Science International*, 220(1-3), 265–270. doi:10.1016/j.forsciint.2012.03.013.



- Viršilė, A., Samuolienė, G., Miliauskienė, J., Duchovskis, P. 2019. Applications and Advances in LEDs for Horticulture and Crop Production. *Ultraviolet LED Technology for Food Applications*, 35–65. doi:10.1016/b978-0-12-817794-5.00003-0.
- Wang, Y., Folta, K. M. 2013. Contributions of green light to plant growth and development. *American Journal of Botany*, 100(1), 70–78. doi:10.3732/ajb.1200354.
- Wei, X., Zhao, X., Long, S., Xiao, Q., Guo, Y., Qiu, C., Qiu, C., Qiu, H., Wang, Y. 2021. Wavelengths of LED light affect the growth and cannabidiol content in *Cannabis sativa* L. *Industrial Crops and Products*, 165, 113433. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113433.
- Xu, Y., Liang, Y., Yang, M. 2019. Effects of Composite LED Light on Root Growth and Antioxidant Capacity of *Cunninghamia lanceolata* Tissue Culture Seedlings. *Scientific Reports*, 9(1). doi:10.1038/s41598-019-46139-2.
- Yan, Z., He, D., Niu, G., Zhai, H. 2019. Evaluation of growth and quality of hydroponic lettuce at harvest as affected by the light intensity, photoperiod and light quality at seedling stage. *Scientia Horticulturae*, 248, 138–144. doi:10.1016/j.scienta.2019.01.002.
- Yep, B., Gale, N. V., Zheng, Y. 2020. Comparing hydroponic and aquaponic rootzones on the growth of two drug-type *Cannabis sativa* L. cultivars during the flowering stage. *Industrial Crops and Products*, 157, 112881. doi:10.1016/j.indcrop.2020.112881
- Yin, R., Ulm, R. 2017. How plants cope with UV-B: from perception to response. *Current Opinion in Plant Biology*, 37, 42–48. doi:10.1016/j.pbi.2017.03.013
- Zhang, X., He, D., Niu, G., Yan, Z., Song, J., 2018. Effects of lighting environment on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory. *Int. J. Agric. Biol. Eng.* 11 (2), 33e40.
- Zhen, S., van Iersel, M.W. 2017. Far-red light is needed for efficient photochemistry and photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, 209, 115–122. doi:10.1016/j.jplph.2016.12.004.
- Zoratti, L., Karppinen, K., Luengo Escobar, A., Håggman, H., Jaakola, L. 2014. Light-controlled flavonoid biosynthesis in fruits. *Frontiers in Plant Science*, 5. doi:10.3389/fpls.2014.00534.

# 1. Capítulo 1: Efecto de luz LED suplementaria en parámetros de crecimiento en tres variedades de *Cannabis sativa* L. en la Sabana de Bogotá

## 1.1 Resumen

Dentro de los factores ambientales que influyen en la síntesis de cannabinoides de las plantas de *Cannabis sativa* L., la luz es una de los más importantes, ya que está involucrada en la regulación de los procesos fundamentales para el desarrollo de las plantas. En este estudio se evaluaron las variedades no psicoactivas Calotoweed, Highthcol y Souce Cauca, las cuales fueron sembradas bajo luz LED DR/W y luz LED blanca suplementada durante la fase vegetativa con el fin de determinar el efecto de dos fuentes de luz sobre los parámetros de desarrollo y de rendimiento. Los tratamientos de luces no presentaron efecto en cuanto a la fenología, sin embargo, la variedad Souce Cauca presentó el menor número de días en darse la diferenciación floral (70 días) y la variedad Calotoweed presentó el mayor número de días (75 días). Se observó un efecto de la luz DR/W en las tres variedades reduciendo la altura (4%-26,7%), el área foliar (21%-55%) y la biomasa de la parte aérea (1,9%-30,3%) respecto a la luz LED blanca. Sin embargo, no se observaron diferencias en el rendimiento en términos de flor seca. Se observó una mayor distribución de la biomasa hacia las inflorescencias en las plantas que crecieron bajo luz DR/W (40,1%-51,6%). Por el contrario, las plantas bajo luz blanca presentaron el mayor contenido de CBD, siendo la variedad Highthcol la que obtuvo el valor más alto (13,4%). Sin embargo, las variedades Calotoweed y Souce Cauca bajo luz DR/W obtuvieron las concentraciones más altas de THC (0,5% y 0,6% respectivamente). Estos resultados indican que, la luz DR/W produjo alteraciones al nivel morfológico, causando una modificación en la arquitectura del dosel y modificando la síntesis de metabolitos secundarios, aumentando el contenido de THC, disminuyendo el contenido de CBD y por lo tanto la luz DR/W no es adecuada para estas variedades.

**Palabras clave:** luz, arquitectura del dosel, distribución de la biomasa, metabolitos secundarios.

## 1.2 Introducción

La luz es un factor importante, debido a que es una de las principales señales que perciben las plantas y tiene un impacto en su desarrollo y función (Li *et al.*, 2021). La intensidad de la luz, sus propiedades espectrales o su calidad y el tiempo de exposición o fotoperiodo tienen un efecto a nivel fisiológico, debido a que están involucradas en la regulación de los tres procesos fundamentales para el desarrollo de las plantas, la fotosíntesis, el fotoperiodo y la fotomorfogénesis (Bian *et al.*, 2015; Ouzounis *et al.*, 2015). Se ha encontrado un efecto benéfico de fuentes de luz con el espectro completo o luz blanca, en el crecimiento y desarrollo de las plantas, comparadas con fuentes de luz monocromática de rojo y azul (Smith *et al.*, 2017; Landi *et al.*, 2020). El fotoperiodo es la respuesta de la planta a nivel fisiológico a cambios en la duración de los ciclos de luz y oscuridad diarios, o estacionales. Dicha respuesta depende de la capacidad de las plantas para detectar el tiempo que transcurre desde la salida y la puesta del sol, regulando los procesos de acuerdo con la hora y duración del día. Dentro de las respuestas al fotoperiodo se encuentra el inicio de la floración, lo cual es importante para el desarrollo de plantas de día corto como *Cannabis sativa* L. (Song *et al.*, 2015).

La fotomorfogénesis es el efecto de la calidad de la luz en el desarrollo y fisiología de la planta y afecta procesos como el cambio entre el estado vegetativo y el reproductivo, el crecimiento por elongación, la conductancia estomática, la expansión foliar y el metabolismo secundario (Ouzounis *et al.*, 2015; Pennisi *et al.*, 2020). A diferencia de la fotosíntesis, en donde la luz se utiliza como fuente de energía, el fotoperiodo y la fotomorfogénesis se inician por la activación de pigmentos como las fototropinas, criptocromos y los fitocromos a longitudes de onda específicos (Boccalandro *et al.*, 2012; Huché-Thélier *et al.*, 2016).

La planta de *C. sativa*, utilizada para uso medicinal, recreacional e industrial, ha tenido un reconocimiento mundial debido a los cambios en su regulación, lo que ha facilitado su uso para la investigación. Los metabolitos secundarios que se producen en las inflorescencias como los cannabinoides, flavonoides y terpenos tienen propiedades medicinales que han sido descritas e identificadas (Andre *et al.*, 2016). La variación en la cantidad entre los metabolitos secundarios puede afectar la potencia medicinal de las plantas, debido a que

son afectados por factores externos incluyendo las condiciones ambientales como la intensidad de la luz, el espectro de luz, la nutrición mineral y la temperatura, modificando la arquitectura de la planta (Russo, 2019; Bernstein *et al.*, 2019). La luz tiene un efecto, tanto a nivel de la fotosíntesis como de la fotomorfogénesis, en la síntesis de metabolitos secundarios y por lo tanto para tener un perfil químico de los compuestos de *C. sativa* estandarizado, se requiere entender el comportamiento en el desarrollo de la planta y en la regulación de la biosíntesis de los metabolitos secundarios en *C. sativa*, así como también estandarizar procesos agrícolas precisos (Bian *et al.*, 2015; Landi *et al.*, 2020).

Para facilitar el cultivo de *C. sativa* bajo condiciones ambientales uniformes y generar un buen rendimiento se han utilizado sistemas de cultivo en interiores, así como en invernadero. La planta de *C. sativa* al ser de día corto requiere de luces artificiales que puedan satisfacer la demanda tanto fotosintética como del espectro de luz para desencadenar las respuestas de fotoperiodo y de fotomorfogénesis (Wang *et al.*, 2017). Actualmente se han reemplazado varias fuentes de luz por los diodos emisores de luz (LEDs), debido a que presentan características que permiten manipular el espectro de luz según lo requiera el cultivo, su menor consumo energético y a que no emiten calor (Bantis *et al.*, 2016). Se ha encontrado que los cambios en el espectro generan respuestas tanto a nivel de desarrollo como en la biosíntesis y almacenamiento de metabolitos secundarios, que varían según la especie y el cultivar (Hogewoning *et al.*, 2012; Tinyane *et al.*, 2013). Estos efectos, debidos a cambios en las características de la luz, también se han encontrado en plantas de *C. sativa*, donde se identificó que el fotoperiodo de día corto induce la señal para el desencadenamiento del fotomorfodesarrollo de las inflorescencias (Gautam *et al.*, 2015; Spitzer-Rimon *et al.*, 2019; Bernstein *et al.*, 2019). Sin embargo, aún no se tienen suficientes estudios que permitan entender las respuestas de las plantas de cannabis a fuentes de luz suplementarias durante la etapa vegetativa, en cuanto al desarrollo y el rendimiento. Así, el objetivo de este estudio es determinar el efecto de dos fuentes de luces LEDs suplementarias en la fenología, altura, el área foliar, la producción de biomasa de la parte aérea y en los parámetros de rendimiento en términos de flor seca y de producción de cannabinoides bajo condiciones de invernadero.

## 1.3 Materiales y métodos

### 1.3.1 Material vegetal y establecimiento del cultivo

El estudio se realizó en la Finca El Candil, La Conejera, Bogotá, Colombia (4°47'02.6"N 74°06'09.8"W) bajo invernadero, con una temperatura promedio de 16,7°C, humedad relativa del 75,4 %, integral de luz diaria (DLI) promedio de 16,7 Mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup>. Las plántulas se obtuvieron a partir de esquejes enraizados de 4 semanas de edad y se utilizó una densidad de siembra de 4 plantas m<sup>-2</sup>. Las plantas se sembraron en suelo y se aplicó un plan de fertilización acorde con el análisis de suelo y los requerimientos de la planta según Cockson *et al.*, (2019) con algunas modificaciones. El riego, las podas y los manejos fitosanitarios se realizaron de la manera convencional para cultivos de cannabis bajo invernadero. Se realizó un diseño en parcelas divididas con bloques completos al azar con cinco repeticiones con una unidad experimental de 25 plantas. La parcela principal fue: dos fuentes de luz LED, una blanca (48 bombillas de 30 Watts, con un espectro de luz de 6500 k) y una luz blanca/roja profundo (48 bombillas de 13 Watts, con un espectro de luz Deep Red/White, la cual no presenta luz FR y una menor relación Azul:Rojo) y como subparcela: tres variedades de *Cannabis sativa* L. medicinal Calotoweed (CW), Highcol (HC) y Souce Cauca (SC). Los ensayos con cada fuente de luz fueron separados con cortinas plásticas de color negro, para evitar la contaminación lumínica. Las luces dentro del invernadero se encendieron desde las 18:00 h hasta las 0:30 h, con el fin de obtener un fotoperiodo de 18/6 h luz/oscuridad durante la fase vegetativa (desde la siembra hasta los 60 días, momento en que inicio la etapa de floración), una vez iniciada la etapa floración se apagaron las luces para obtener un fotoperiodo de 12/12 h luz/oscuridad. Las fuentes de luz fueron colocadas a una altura de 2,40 m, espaciadas cada 3 mts. Las mediciones de todas las variables fisiológicas se realizaron para un total de 15 plantas por tratamiento (n=15) en tres puntos a lo largo del ciclo del cultivo, a los 20 días después de siembra (dds), 60 dds y 95 dds, excepto para la altura de la planta que se hizo a los 20 dds, 35 dds, 50 dds, 65 dds y 95 dds.

### 1.3.2 Fenología

Se midió la fenología a partir de los 8 días después de trasplante (ddt) y hasta el final del ciclo de cultivo se determinó semanalmente la fenología (n=25), con base en la escala propuesta por Mediavilla *et al.* (1998) con modificaciones. Cada estado fenológico se determinó cuando el 50%+1 de la población se encontraba en el estado de desarrollo específico

### 1.3.3 Variables de crecimiento

Se midió la altura de la planta desde la base del tallo hasta la parte apical del mismo. El área foliar se determinó en 15 plantas por tratamiento usando el software ImageJ® (Sala *et al.*, 2015). A partir del área foliar se determinó el área foliar específica (AFE) utilizando la siguiente ecuación (1).

$$(1) AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Masa seca total de la parte aérea (g)}}$$

Se determinó la masa seca de la parte aérea, para tal fin ésta se separó en tallo, ramas laterales, hojas y flores, cada parte fue colocada en un horno a 105 °C hasta obtener peso constante.

### 1.3.4 Rendimiento de masa seca de flor

El rendimiento de masa seca de flor se determinó en 15 plantas por repetición por tratamiento (n=75). El momento de cosecha se estableció cuando los pistilos de la inflorescencia apical del 50%+1 de la población presentaron color café y el 30% de los tricomas fueron de color ámbar. Para cada planta se cortaron las ramas productivas y se llevaron a un cuarto de secado. Cuando las ramas productivas presentaron un porcentaje de humedad del 9% se realizó el despalillado para determinar el rendimiento mediante el peso de flor seca por planta.

### 1.3.5 Contenido total de cannabinoides

El contenido de cannabinoides se determinó a partir de 30 g de inflorescencias al momento de la cosecha, en 3 plantas por variedad por repetición por tratamiento. Las inflorescencias

se colocaron en un horno a 50°C hasta alcanzar una humedad entre el 8% al 10%, luego fueron molidas y se determinó el contenido de cannabidiol (CBD) y del  $\Delta^9$ -tetrahidrocannabinol (THC) con un analizador de potencias GemmaCert Lite (GemmaCert, Germany). El contenido se expresa como porcentaje (%) de peso seco total de las inflorescencias.

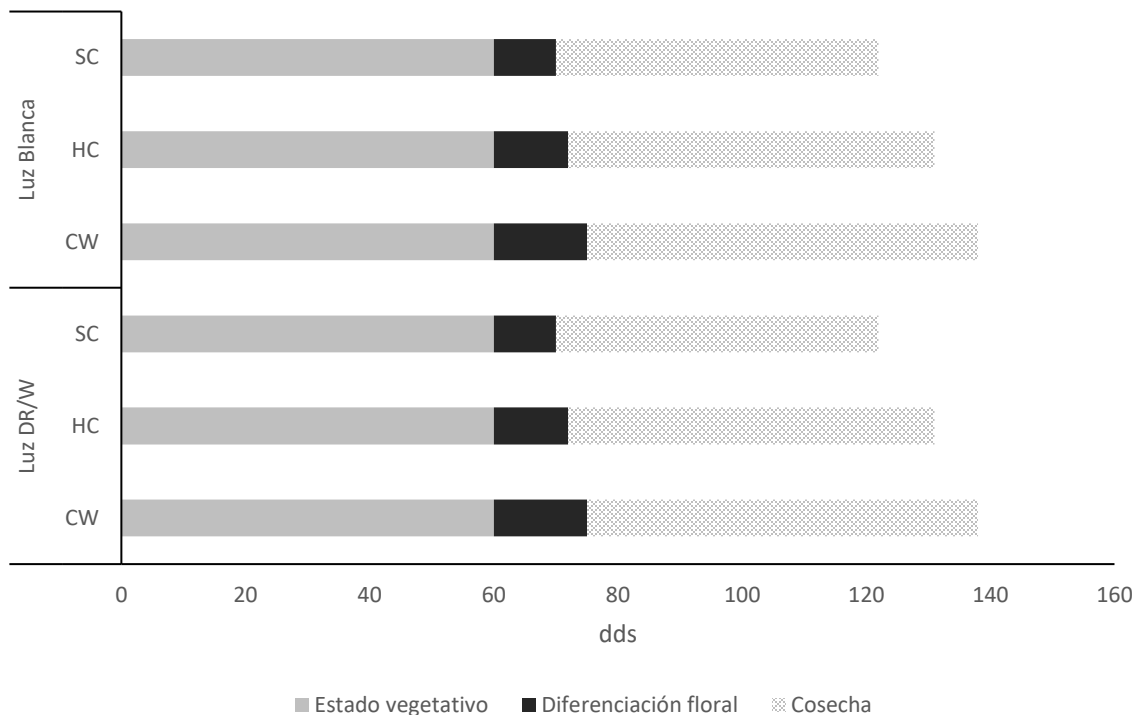
### 1.3.6 Análisis de datos

El análisis estadístico se realizó con el software R (R Core Team, 2013). Las comparaciones estadísticas entre los tratamientos se realizaron con un análisis de medidas repetidas y con un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías para las variables medidas a través del tiempo con el fin de determinar el efecto combinado de las luces:variedad:tiempo. Para la interpretación y discusión de las interacciones se utilizó el criterio de las barras de error estándar descrito por Cumming *et al.* (2007). Finalmente, para las variables de rendimiento en términos de flor seca y el contenido total de cannabinoides se realizó un ANOVA de una vía. Para la comparación de medias se realizó la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

## 1.4 Resultados

### 1.4.1 Fenología

En cuanto a la fenología, en la etapa desde el inicio de la floración hasta diferenciación floral no se presentó diferencias entre plantas que recibieron la luz blanca y la luz DR/W durante la etapa vegetativa, pero si entre las variedades siendo la variedad SC la que presento el menor número de días (70 días), seguido por la variedad HC (73 días) y por último la variedad CW (75 días). Además, la variedad SC en ambos tratamientos de luces presento el menor número de días hasta la cosecha (52 días), mientras la variedad CW presento el mayor número de días (73 días) (Fig. 1).



**Figura 1.** Fenología de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo invernadero con luz LED Deep Red/White y blanca suplementada durante la vase vegetativa.

### 1.4.2 Parámetros de crecimiento

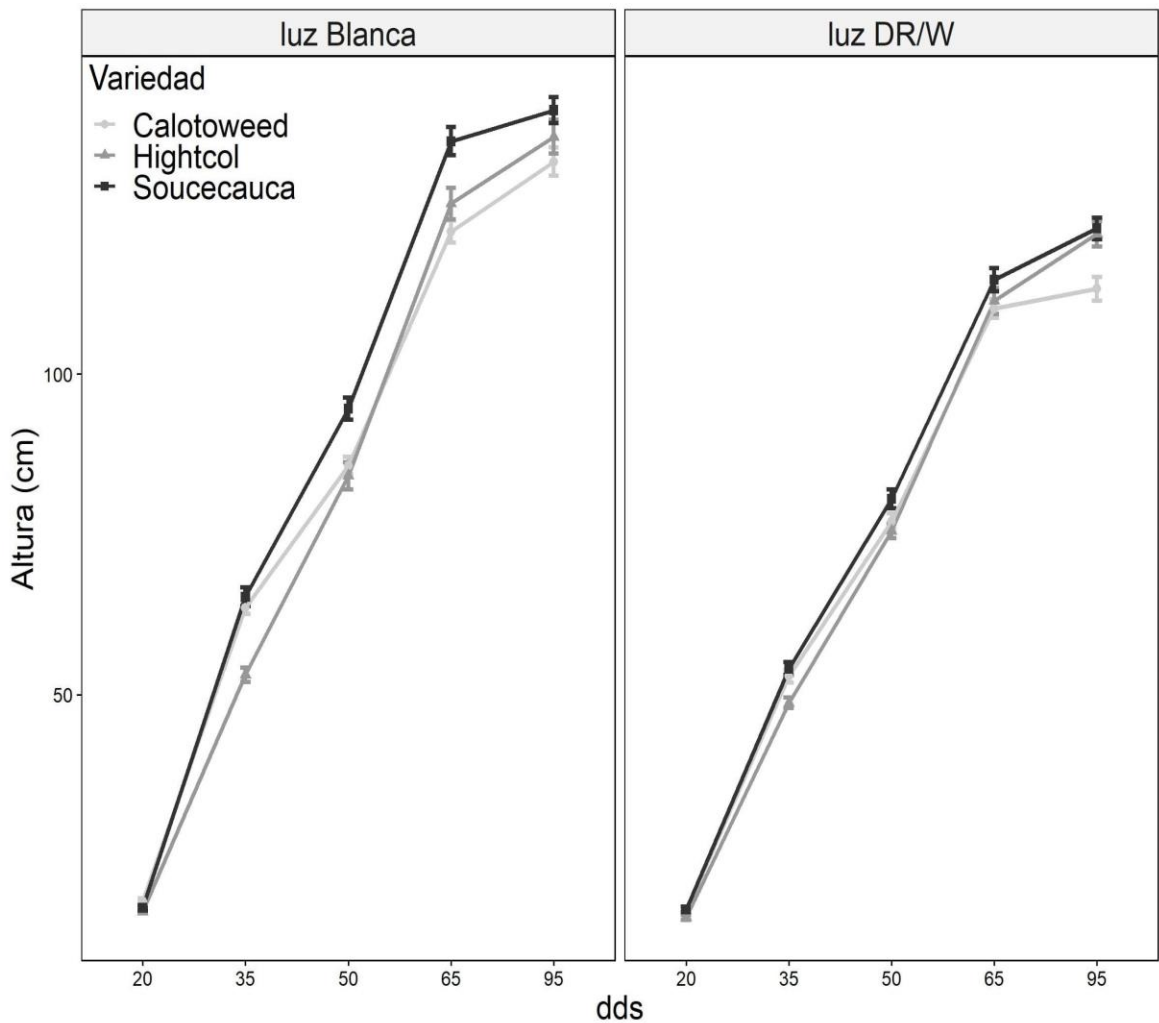
Para la variable altura se identificaron interacciones dobles para los factores variedad por luces (VxL), variedad por tiempo (VxT) y para luces por tiempo (LxT). Se identificaron interacciones dobles para los factores luces por tiempo (LxT) para las variables de área foliar y área foliar específica. Finalmente se identificaron interacciones dobles para los factores variedad por tiempo (VxT) para las variables de masa seca del tallo y de las ramas, mientras que para la masa seca de las hojas y para la masa seca de la parte aérea se identificaron interacciones dobles para los factores variedad por tiempo (VxT) y para luces por tiempo (LxT). Por lo tanto, no se interpretó el valor p de los efectos principales involucrados en interacciones, basando el análisis en las representaciones gráficas de las interacciones (Tabla 1).



**Tabla 1.** Significancia para las fuentes de variación del ANOVA de las variables de altura (A), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y biomasa de la parte aérea: masa seca del tallo (MST), masa seca de las ramas (MSTR), masa seca de las hojas (MSH) y masa seca de la parte aérea (MSPA).

FV	A	AF	AFE	MST	MSTR	MSH	MSPA
	Valor p						
Variedad	<0.001	0.001	0.129	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Luces	<0.001	<0.001	<0.001	0.142	0.086	<0.001	<0.001
Tiempo	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
VxL	0.008	0.606	0.067	0.951	0.542	0.539	0.929
VxT	<0.001	0.014	0.191	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
LxT	<0.001	<0.001	<0.001	0.159	0.121	<0.001	<0.001
VxLxT	0.106	0.728	0.167	0.991	0.724	0.540	0.976

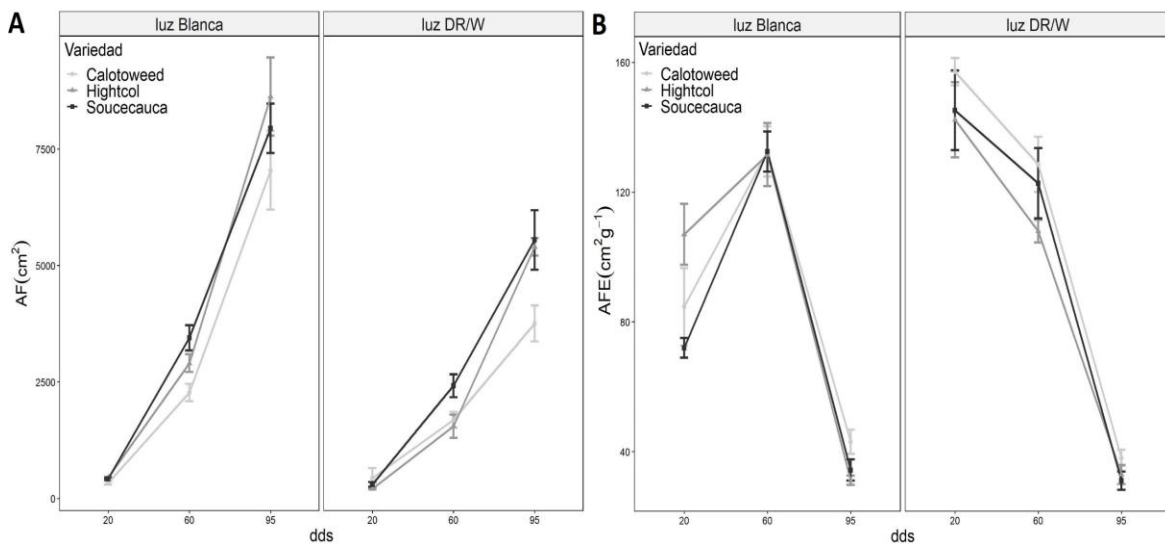
En cuanto a la altura de la planta, aunque se presentó efecto por los factores principales, las interacciones (VxT) y (LxT) mostraron que las diferencias se dieron en función del tiempo, tanto entre luces como entre variedades. En las plantas bajo luz DR/W se presentaron las menores alturas para CW (16,2 cm - 113,3 cm), HC (15,3 cm - 121,9 cm) y SC (16,5 cm-122,7 cm) en comparación con las plantas bajo luz blanca para CW (23,2 cm - 133,1 cm), HC (16,2 cm - 137 cm) y SC (18,8 cm - 144,6 cm) entre los 20 dds y 95 dds (Fig. 2). La variedad con la menor altura fue CW en el tratamiento con luz DR/W a los 95 dds. Además, la tasa de incremento semanal en longitud bajo luz DR/W fue 2 cm menor con respecto a la tasa de incremento presentada bajo luz blanca. La variedad SC presentó las mayores alturas (122,7 cm - 144,6 cm) en comparación con las variedades CW (113,3 cm - 133,1 cm) y HC (121,9 cm - 137 cm) tanto en tratamiento de luz DR/W como luz blanca.



**Figura 2.** Altura de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotweed (CW), Hightcol (HC) y Souce Cauca (SC), a los 20, 35, 50, 65 y 95 días después de siembra (dds) crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero. Los datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD ( $n = 15$ ). Barras verticales representan el error estándar, solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción.

Se observó diferencia en el área foliar de plantas crecidas bajo luz blanca y DR/W. En el área foliar en la interacción (LxT) el efecto del tiempo presentó diferencias en función de las luces. Bajo luz DR/W entre los 20 y 95 dds el área foliar fue menor en las variedades CW ( $231\text{ cm}^2 - 3756\text{ cm}^2$ ), HC ( $209\text{ cm}^2 - 5401\text{ cm}^2$ ) y SC ( $303\text{ cm}^2 - 5548,9\text{ cm}^2$ ) en comparación con las crecidas bajo luz blanca para CW ( $333\text{ cm}^2 - 7042\text{ cm}^2$ ), HC ( $446\text{ cm}^2 - 8625\text{ cm}^2$ ) y SC ( $303\text{ cm}^2 - 5549\text{ cm}^2$ ) (Fig. 3A). A los 95 dds, la mayor área foliar se

encontró en la variedad HC (8625 cm<sup>2</sup>) bajo luz blanca, mientras que, la variedad CW bajo luz DR/W presentó la menor área foliar (3756 cm<sup>2</sup>). En el área foliar específica (AFE) se presentó una tendencia similar en la interacción (LxT), a los 20 dds las variedades bajo luz DR/W presentaron valores mayores, en CW (174 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>), en HC (130,9 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) y SC (144,6 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) en comparación con las crecidas bajo luz blanca. Sin embargo, a partir de los 60 dds esta condición cambia, siendo bajo luz blanca donde se presentaron los mayores valores en las tres variedades, CW (151,4 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>), HC (154,8 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) y SC (145,9 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) (Fig. 3B). A los 95 dds se observa una disminución en los valores de AFE en ambos tratamientos de luces, CW (46,4 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>), HC (32,9 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) y SC (34,3 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) bajo luz blanca y CW (34,6 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>), HC (27,4 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) y SC (26,8 cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) bajo luz DR/W.

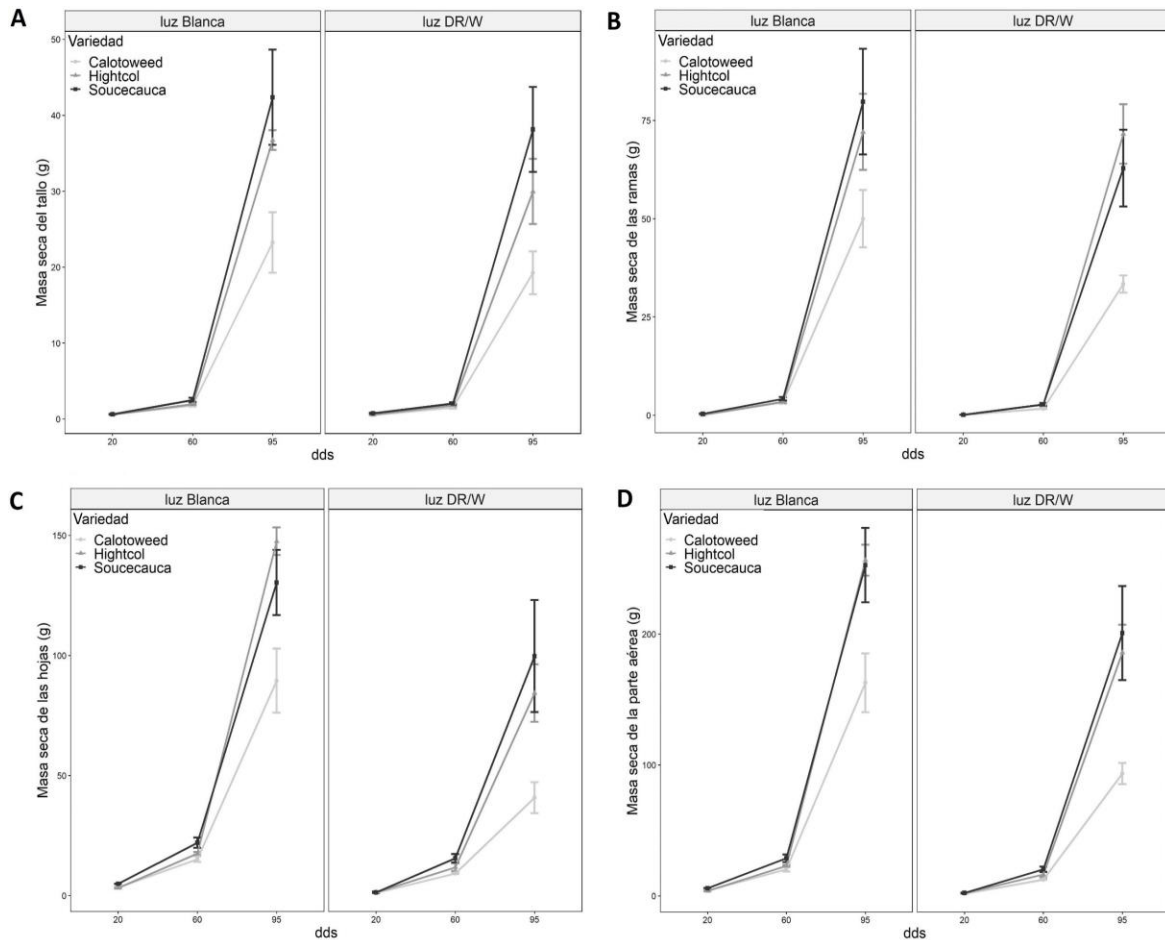


**Figura 3.** A) Área foliar y B) Área foliar específica de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 60 y 95 días después de siembra (dds). Los datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD (n = 15). Barras verticales representan el error estándar, solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción.

### 1.4.3 Partición de biomasa

Tanto en la masa seca del tallo como en la masa seca de las ramas, la interacción (VxT) muestran que las diferencias se presentaron a través del tiempo en función de las

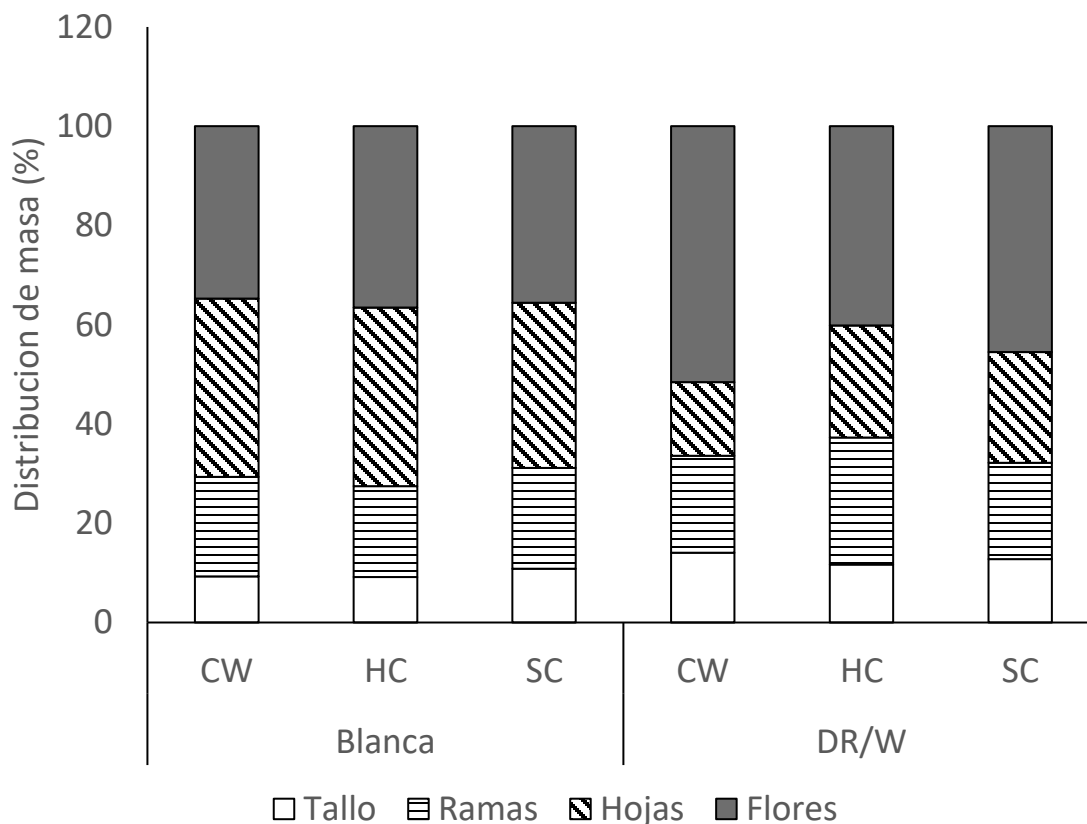
variedades. A partir de los 20 dds bajo luz DR/W se encontró una menor masa en las plantas en comparación con aquellas que crecieron bajo luz blanca. A los 95 dds la masa seca del tallo fue menor para CW (19,2 g), HC (30 g) y SC (38,1 g) con respecto a la presentada bajo luz blanca para CW (23,2 g) y HC (36,7 g), siendo la variedad SC bajo luz blanca la que presentó la mayor masa seca (42,4 g) entre las variedades (Fig. 4A). En cuanto a la masa seca de las ramas, las plantas crecidas bajo luz DR/W entre los 20 y 95 dds presentaron la menor masa en CW (0,1 g – 19,2 g) y SC (0,1 g – 62,8 g) en comparación con las crecidas bajo luz blanca para CW (0,1 g – 50 g), HC (0,1 g – 72,1 g) y SC (0,4 g – 79,8 g) (Fig. 4B). La variedad HC bajo luz blanca a los 95 dds presentó el valor más alto masa seca de ramas (79,8 g) en comparación con las demás variedades. Para la masa seca de las hojas se presentaron interacciones dobles (VxT) y (LxT) que indican que las diferencias se presentaron por el efecto del tiempo en función de las luces entre las variedades, lo que finalmente produjo que bajo luz DR/W la masa fue menor entre los 20 y 95 dds para CW (1 g – 40,8 g), HC (1,3 g - 84,3 g) y SC (1,3 g - 99,7 g) con respecto a la presentada bajo luz blanca para CW (3,4 g – 89,5 g), HC (3,1 g – 147,5 g) y SC (4,8 g – 130,3 g) (Fig. 4C). En la masa seca de la parte aérea se presentaron las interacciones dobles (VxT) y (LxT) que indican que las diferencias se deben al efecto del tiempo en función de las luces entre las variedades. Las plantas bajo luz DR/W presentaron una menor masa seca total en comparación con las plantas bajo luz blanca entre los 20 y 95 dds para CW (1,6 g - 93,4 g), HC (2 g - 185,8 g) y SC (2,2 g - 200,6 g) con respecto a la presentada bajo luz blanca para CW (4,1 g – 162,7 g), HC (3,7 g – 256,3 g) y SC (5,8 g – 252,5 g). A los 95 dds la variedad HC bajo luz blanca presentó la mayor masa (256,3 g), mientras que la variedad CW bajo luz DR/W presentó la menor masa (93,4 g), tanto entre los tratamientos de luces como entre variedades (Fig. 4D).



**Figura 4.** A) Masa seca del tallo, B) Masa seca de las ramas, C) Masa seca de las hojas y D) Masa seca de la parte aérea de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Hightcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 60 y 95 días después de siembra (dds). Los datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD (n = 15). Barras verticales representan el error estándar, solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción.

En la partición de biomasa de la parte aérea se presentaron diferencias entre las plantas bajo luz DR/W y bajo luz blanca en cuanto a la distribución de la masa en el tallo, hojas e inflorescencias. Se observó una mayor proporción en los tallos bajo luz DR/W en CW (11,7%), HC (12,8%) y SC (14,04%) en comparación con la luz blanca. No se observó efecto de la luz en la distribución de la masa seca de las ramas, sin embargo, se observó diferencia entre variedades, la variedad HC bajo luz DR/W presentó el valor más alto

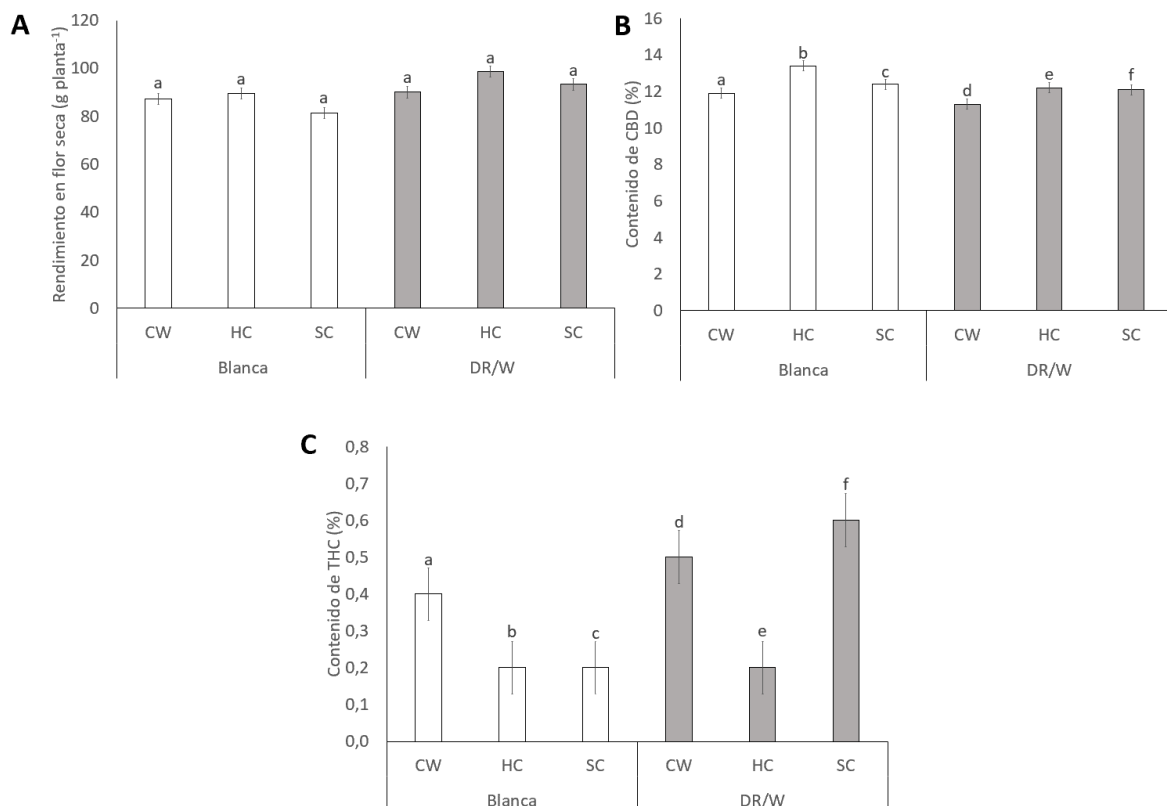
(25,6%) entre las variedades tanto en luz DR/W en como en luz blanca. Se observó efecto del tipo de luz en la distribución de masa seca de las hojas. Los valores más altos se encontraron bajo luz blanca en CW (19,1%), HC (11,3%) y SC (8,5%) en comparación con las encontradas bajo luz DR/W. Finalmente, las distribuciones más altas de masa seca en la flor en CW (51,6%), HC (40,1%) y SC (45,5%) se obtuvieron bajo luz DR/W (Fig. 5).



**Figura 5.** Partición de la parte aérea de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotweed (CW), Highcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero.

#### **1.4.4 Rendimiento de masa seca de flor por planta y contenido de cannabinoides**

En el rendimiento de flor seca por planta, no se presentaron diferencias significativas entre la luz blanca y la luz DR/W ni entre las variedades (Fig. 6A). El rendimiento de flor seca en promedio estuvo en 90 g planta<sup>-1</sup> para todas las variedades bajo los dos tratamientos de luz. El contenido de CBD fue significativamente mayor bajo luz blanca en CW (11,9%), HC (13,4%) y SC (12,4%) en comparación con la luz DR/W. La variedad HC bajo luz blanca tuvo el contenido de CBD más alto (15,6%), mientras que CW bajo luz DR/W presentó el valor más bajo (11,3%) de las variedades ambos tratamientos (Fig. 6B). En la acumulación de THC se observó lo contrario, la plantas bajo luz DR/W presentaron valores significativamente mayores en las variedades CW (0,5%) y SC (0,6%) en comparación a las plantas de cannabis bajo luz Blanca (Fig. 6C). La variedad HC presentó el mismo contenido de THC bajo los dos tratamientos de luz (0,2%), mientras que la variedad SC bajo luz blanca presentó el mismo contenido de THC que la variedad HC y la variedad CW bajo luz blanca presentó un contenido de (0,4%). La variedad SC bajo luz DR/W presentó el contenido de THC más alto entre ambos tratamientos de luz (0,6%).



**Figura 6.** A) Rendimiento en flor seca por planta, B) Contenido de cannabidiol (CBD) y C) Contenido de (THC) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotoweed (CW), Highthcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz blanca (B) y LED Deep Red/White (DR/W) en invernadero. Los datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD (n = 15). Intervalos de confianza del 95% se indican como líneas verticales. Letras diferentes indican diferencias significativas, según prueba de Tukey (P< 0.05).

## 1.5 Discusión

### 1.5.1 Fenología

No se encontró un efecto del tipo de luz en la fenología (60 días a floración) de las plantas de *C. sativa*. Solo se encontraron diferencias entre las variedades, en donde la variedad SC tanto bajo luz blanca como luz DR/W presento el menor tiempo para la diferenciación



floral (Fig.1). Datos similares fueron encontrados por Cosentino *et al.*, (2012) en plantas de *C. sativa*. Las plantas de cannabis son plantas de día corto y la floración está relacionada con el control del fotoperiodo (Cosentino *et al.*, 2012). Esto se debe a que, las plantas de *C. sativa* son muy sensibles a la luz y la floración depende de los días cortos, ya que requieren de 9 a 14 horas luz por día durante su estado vegetativo y la floración ocurre cuando el periodo de oscuridad alcanza al menos las 12 horas por día (Babei *et al.*, 2022). Por lo tanto, estas respuestas dependen del fotoperiodo, la cual es la habilidad de la planta para detectar el tiempo transcurrido y la duración de los periodos de luz y oscuridad. Esta respuesta la realiza regulando los procesos de desarrollo de acuerdo con la hora y la duración del día, entre los cuales se encuentra el inicio de la floración, lo cual es importante para el desarrollo de plantas como *C. sativa* (Song *et al.*, 2015; Danzinger and Bernstein, 2021).

### 1.5.2 Parámetros de crecimiento y partición de biomasa

En este estudio se encontró que las plantas de cannabis crecidas bajo luz DR/W presentaron una menor altura (4% - 26%) en comparación con las plantas crecidas bajo luz blanca (Fig. 2). Estos datos son semejantes a lo reportado en plantas como *Petunia x hybrida* (Gautam *et al.*, 2015), *Tagetes erecta*, *Calibrachoa x hybrida*, *Pelargonium x hortorum* (Kong *et al.*, 2018) y en plantas de *C. sativa* (Lalge *et al.*, 2017) donde la luz DR/W causa la inhibición de la elongación del tallo. Este efecto se debe principalmente a la percepción y regulación de las señales generadas por los cambios de la luz en el ambiente, por los fotorreceptores como los fitocromos (Liu *et al.*, 2018). La luz DR/W, no presenta luz FR y presenta una alta proporción de rojo. Bajo estas condiciones se presenta la forma activa del fitocromo, que se transloca al núcleo e interactúa físicamente con los factores de interacción del fitocromo (PIFs), causando la inhibición del crecimiento por elongación (Courbier and Peirik, 2019). Es importante resaltar que para el desarrollo normal de la planta se requiere de la integración de las señales tanto de luz roja como de luz azul y por lo tanto cuando ocurre un déficit de roja o de azul que altera la relación Azul:Rojo se generan alteraciones en el crecimiento y desarrollo (Shengxin *et al.*, 2016).

Las plantas de cannabis crecidas bajo luz DR/W presentaron un dosel más compacto, como se observa en la masa seca de la parte aérea (Fig. 4D) y el área foliar (Fig. 3A),

debido a la reducción del crecimiento, en comparación con las crecidas bajo luz blanca, semejante a lo encontrado por Danziger and Bernstein, (2021). Estos resultados nos indican que bajo luz DR/W se presentó una inhibición en la elongación del tallo, ya que la luz azul también inhibe la elongación del tallo en plantas como *Rosa x hybrida* y *Euphorbia pulcherrima* bajo condiciones de invernadero y este efecto también se presenta en ambientes con deficiencia de rojo lejano (Terfa *et al.*, 2013; Huckstadt *et al.*, 2013).

Bajo condiciones de alta relación R/FR el fitocromo regula respuestas de la planta a la luz, como la inhibición del alargamiento del pecíolo y de los entrenudos (Su *et al.*, 2017). Aquí se observó que las plantas crecidas bajo luz DR/W presentaron una menor área foliar en comparación a las plantas bajo luz blanca. Esto se debe a que existe un fotoequilibrio entre las dos formas del fitocromo, este equilibrio regula la respuesta de evasión del sombreado y también el crecimiento por elongación, el cual disminuye al aumentar la relación R:FR (Zhang *et al.*, 2020). Este mismo efecto se ha observado en plantas de *Brasenia Schreberi* crecidas en condiciones de alta proporción de luz roja, en comparación a las crecidas bajo luz blanca (Li *et al.*, 2021).

De esta manera la compactación del dosel observada en las plantas de *C. sativa* bajo luz DR/W se puede asociar con una alteración morfológica relacionada con la actividad de los fitocromos, los cuales también regulan el crecimiento foliar (Claypool and Lieth, 2021). Además, los fitocromos también tienen una función en la partición de fotoasimilados y, por lo tanto, bajo condiciones no óptimas de luz no solo se genera una reducción del área foliar sino, un aumento en el grosor de las hojas (Demotes-Mainard *et al.*, 2016). Además, se ha encontrado que al tener una combinación de luces con una mayor proporción de rojo que de azul, las plantas son más compactas que aquellas que son expuestas a luz monocromática roja (Kong *et al.*, 2018). En cuanto al área foliar específica se observa bajo luz blanca un incremento hasta los 60 dds, seguido de una disminución hasta los 95 dds. Sin embargo, bajo luz DR/W se observa los mayores valores a partir de los 20 dds y estos disminuyen hasta los 95 dds (Fig. 3B). Este comportamiento se debe a que las hojas disminuyen su grosor a medida que la planta continúa su crecimiento (Reichel *et al.* 2021).

La acumulación de biomasa en las estructuras vegetativas fue mayor en las plantas bajo luz blanca en comparación con las plantas bajo luz DR/W, lo cual se puede observar en la masa seca de los tallos, ramas y hojas (Fig. 4A-C), semejante a lo encontrado en plantas

de *C. sativa* (Wei *et al.*, 2021), *Petunia x hybrida* (Gautam *et al.*, 2015) y *Spinacia oleracea* (Vitale *et al.*, 2020). Las plantas pueden detectar los cambios en la luz e iniciar cambios a nivel morfológico necesarios para su supervivencia (Li *et al.*, 2021). Las variedades HC y SC bajo luz blanca presentaron una mayor masa seca de las hojas, así como una mayor altura y área foliar, estas características generan una arquitectura del dosel más abierta, que permite una mayor penetración y distribución de la radiación dentro de este (Ji *et al.*, 2019). La partición entre el crecimiento y el área foliar específica muestra una compensación entre la inversión para la intercepción de luz por hoja y la fotosíntesis por unidad de área, esto debido a que, hojas más gruesas permiten una mayor concentración del aparato fotosintético por unidad de área, mientras que hojas más anchas y delgadas pueden interceptar más luz (Kim *et al.*, 2019).

En cuanto a la partición de biomasa en la parte aérea de las plantas de *C. sativa* se observó una mayor distribución en la masa seca de las flores bajo luz DR/W, mientras que bajo luz blanca se observó una mayor partición en las estructuras vegetativas (Fig. 5). Siendo este resultado importante debido a que la flor es la parte de la planta en donde se producen la mayor cantidad de metabolitos de interés como cannabinoides y terpenos. Se ha encontrado que, el fitocromo, además de regular el crecimiento por expansión, también juega un papel en la distribución de fotoasimilados en la planta mediante la regulación de las vías de señalización y, por lo tanto, al presentarse alteraciones en las proporciones del espectro de luz, se altera las vías de señalización, generando una acumulación de los carbohidratos en las hojas, alterando la partición hacia otros órganos (Zhen and Bugbee, 2020; Claypool and Lieth, 2021; Islam *et al.*, 2021). Además, se ha encontrado que un aumento de luz roja aumenta la acumulación de biomasa hacia las estructuras reproductivas a expensas de las estructuras vegetativas en plantas de *Solanum lycopersicum* (Kim *et al.*, 2019). Sin embargo, se ha encontrado que en luces monocromáticas de luz roja se limita el transporte de fotoasimilados desde las hojas hasta los órganos sumideros en plantas de *Crocus sativus* (Moradi *et al.*, 2021). Es decir que las combinaciones del espectro donde se incluya luz azul se incrementa la acumulación de biomasa en la parte aérea y luz roja incrementa la distribución de biomasa hacia la inflorescencia (Samuoliene *et al.*, 2012).

En cuanto al comportamiento entre las variedades, fue similar en ambos tratamientos de luces, en donde la variedad CW presento la menor altura, mientras que la variedad SC

presento la mayor altura (Fig. 2). Mientras que, en la masa seca de la parte aérea, la variedad HC presento el mayor valor bajo luz blanca, mientras que la variedad SC presento el mayor valor bajo luz DR/W y este mismo comportamiento se presenta en el área foliar (Fig. 3A y Fig. 4A). Del mismo modo, aunque se observa una partición de biomasa similar entre las variedades bajo luz blanca, bajo luz DR/W las variedades CW y SC presentaron una mayor partición de biomasa hacia las flores (Fig. 5). Por lo tanto, pese a que se presentaron cambios en las condiciones de luces que afectaron el desarrollo de las plantas, se presentaron comportamientos diferenciales entre las variedades, como fue encontrado por Reichel *et al.*, (2021). Lo cual puede estar relacionado a que, el desarrollo de variedades de *C. sativa* se desarrolla bajo confidencialidad, tanto entre mejoradores como entre empresas (Mudge *et al.*, 2019) lo que ha generado variedades que difieren ampliamente a nivel morfológico y fenológico, causando que se presenten diferentes comportamientos bajo sistemas de cultivo similares (McPartland *et al.*, 2020).

### **1.5.3 Rendimiento de masa seca de flor por planta y contenido de cannabinoides**

El rendimiento de flor seca por planta no presentó diferencias significativas entre los tratamientos (Fig. 6A). Esta respuesta está relacionada con que ambos tratamientos de luz tienen presencia de luz del espectro azul, la cual tiene un efecto positivo en la acumulación de biomasa en las inflorescencias, mientras restringe el crecimiento vegetativo, como ha sido reportado en plantas de *C. sativa* (Wei *et al.*, 2021). Los cambios en el crecimiento y desarrollo observados en las plantas crecidas bajo luz DR/W sugieren que la relación entre la luz roja y la azul tiene un fuerte efecto durante el desarrollo de la planta, lo que finalmente tiene un efecto en el rendimiento (Hallik *et al.*, 2011). Por lo tanto, al cambiar el espectro de luz, se generan desórdenes fisiológicos, alterando la fotomorfogénesis, lo cual se refleja en la reducción en la biomasa y altura. Esto se debe a la alteración de las señales que regulan el desarrollo, debido al desbalance de la activación de los fotorreceptores (Trouwborst *et al.*, 2016; Landi *et al.*, 2020; Izzo *et al.*, 2020).

En este estudio se observó una relación positiva entre el crecimiento de las plantas y la producción de CBD, ya que las plantas bajo luz blanca presentaron una mayor altura y masa seca y a la vez un mayor contenido de CBD (Fig. 6B) en comparación con lo

presentado en las plantas que crecieron bajo luz DR/W, estos resultados son similares a lo encontrado por Khajuria *et al.*, (2020) en plantas de *C. sativa*. El alto contenido de CBD puede aumentar la eficiencia fotosintética y la producción de biomasa bajo luz blanca, debido a que el CBD tiene propiedades antioxidantes (Giacoppo *et al.*, 2017; Hacke *et al.*, 2019) y se ha demostrado su efecto en la protección del aparato fotosintético, frente a condiciones desfavorables de luz (Zhao y Zou, 2002). Esto puede estar relacionado durante la síntesis de cannabinoides el ácido cannabigerólico (CBGA), el cual es el principal precursor de la biosíntesis de cannabinoides, se produce por la alquilación de dos precursores, el ácido olivetólico y el pirofosfato de geranilo (Degenhardt *et al.*, 2017). El cual se convertirá en THCA por la THCA sintasa y en CBDA por la CBDA sintasas, durante el proceso de oxidación y este proceso está relacionado con la defensa antioxidante en las plantas de cannabis (De Baker *et al.*, 2012; Magagnini *et al.*, 2018).

La síntesis de metabolitos secundarios en plantas como *C. sativa*, está influenciada por las condiciones ambientales a las que se desarrolla el cultivo, incluyendo la luz (Saloner *et al.*, 2019). Aquí se encontró que el contenido de CBD fue más alto en las plantas de *C. sativa* bajo luz blanca, en comparación con las plantas bajo luz DR/W (Fig. 6B), lo que sugiere que la luz suministrada durante la fase vegetativa puede afectar el rendimiento en términos de cantidad de metabolitos secundarios, como el encontrado por Danzinger *et al.*, (2021) en plantas de *C. sativa*. Estos datos son semejantes a los reportados por Magagnini *et al.*, (2018) quienes observaron que, en plantas de *C. sativa*, crecidas bajo una mayor proporción de longitudes de onda azul, tenían una mayor concentración de CBD. Del mismo modo, en plantas de *C. sativa* se encontró que bajo proporciones bajas de azul y altas de rojo, es decir una relación alta Azul:Rojo, hay una disminución del contenido de CBD (Wei *et al.*, 2021). Esta respuesta puede estar asociada a una inhibición de las transformaciones enzimáticas metabólicas (Danzinger *et al.*, 2021). Además, en otras plantas como *Osimum basilicum* también se presentó un incremento en la concentración de metabolitos secundarios como el mirceno bajo luz monocromática azul en comparación con plantas crecidas bajo luz monocromática roja (Amaki *et al.*, 2011).

Contrario a lo observado con el contenido de CBD, el contenido de THC fue mayor en las plantas de *C. sativa* que crecieron bajo luz DR/W en comparación con aquellas que crecieron bajo luz blanca (Fig. 6C), esto concuerda con lo encontrado por Islam *et al.*, (2021), en plantas de *C. sativa*. Esta tendencia está asociado a los cambios en la

combinación de luz roja y azul, lo que altera la síntesis de metabolitos y por lo tanto el perfil de cannabinoides (Wei *et al.*, 2021). Además, en plantas de *C. sativa* la acumulación de cannabinoides como el THC son indicadores de condiciones de estrés y por lo tanto las plantas bajo luz DR/W presentaron una respuesta de estrés bajo estas condiciones de luces, ya que se encontró una respuesta similar en plantas de *C. sativa* bajo estrés hídrico (Caplan *et al.*, 2019). Es importante indicar que el contenido de THC presentado en las variedades CW y SC bajo luz DR/W no superan el contenido legal permitido en Colombia para variedades no psicoactivas (1%) (Decreto 811 de 2021).

## 1.6 Conclusión

La luz DR/W causó alteraciones en el crecimiento y desarrollo de las plantas de *C. sativa* de las tres variedades evaluadas y, por lo tanto, al cambiar la composición del espectro de luz se genera un cambio en las respuestas de las plantas a nivel morfológico. Estos efectos se generaron debido a que la luz DR/W no presenta luz FR pero una alta proporción de luz roja, generando una menor relación Azul:Rojo, alterando la señales producidas por la sinergia entre estos dos tipos de luz, lo que llevó a una sobreexcitación en la actividad del fitocromo. Esta alteración en la señalización promovió en las plantas de *C. sativa* la translocación de fotoasimilados hacia la inflorescencia a costa de una menor inversión en el desarrollo y la producción de metabolitos secundarios. De esta manera, las plantas bajo luz DR/W presentaron una menor altura y biomasa del tallo, ramas y hojas, así como también una menor producción de CBD. En condiciones de cultivo bajo luz blanca las características de la luz generaron una adecuada sinergia entre las señales producidas por los fotorreceptores, la cual se ve reflejado en el desarrollo de la planta, con una mayor altura y biomasa en las hojas, lo que llevó a un aumento en la producción de CBD. En cuanto a la respuesta de las variedades, se observó que, en términos de crecimiento y desarrollo, así como también en el contenido de CBD, se presentó un mejor desempeño de las variedades bajo luz blanca, específicamente en las variedades HC y SC, sin embargo, en cuanto al rendimiento en términos de flor seca, no se presentaron diferencias entre las variedades. Por lo tanto, se recomienda el uso de luces blancas suministradas por 6 horas durante la fase vegetativa para la producción de CBD en plantas de *C. sativa*, mientras que el uso de luz DR/W, permite obtener una mayor acumulación de biomasa hacia las inflorescencias y generando que las plantas sean más compactas permitiendo un

mejor manejo al realizar las prácticas culturales y aumentar las densidades de siembra. Aunque se aumentó la concentración de THC esta no supera el límite legal permitido para plantas de *C. sativa* no psicoactivas en Colombia (1%).

## 1.7 Bibliografía

- Amaki, W., Yamazaki, N., Ichimura, M., Watanabe, H. 2011. EFFECTS OF LIGHT QUALITY ON THE GROWTH AND ESSENTIAL OIL CONTENT IN SWEET BASIL. *Acta Horticulturae*, (907), 91–94. doi:10.17660/ActaHortic.2011.907.9.
- Andre, C. M., Hausman, J.-F., Guerriero, G. 2016. *Cannabis sativa*: The Plant of the Thousand and One Molecules. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.00019.
- Babaei, M., Ajdarian, L., Lajayer, B. A. 2022. Morphological and phytochemical changes of *Cannabis sativa* L. affected by light spectra. In *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*, pp. 119-133. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85581-5.00020-3>.
- Bantis, F., Ouzounis, T., Radoglou, K. 2016. Artificial LED lighting enhances growth characteristics and total phenolic content of *Ocimum basilicum*, but variably affects transplant success. *Scientia Horticulturae*, 198, 277–283. doi:10.1016/j.scienta.2015.11.014.
- Bernstein, N., Gorelick, J., Koch, S. 2019. Interplay between chemistry and morphology in medical cannabis (*Cannabis sativa* L.). *Industrial Crops and Products*, 129, 185–194. doi:10.1016/j.indcrop.2018.11.039.
- Bian, Z. H., Yang, Q. C., Liu, W.K. 2015. Effects of light quality on the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled environments: a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95(5), 869–877. doi:10.1002/jsfa.6789.
- Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini, R., Casal, J.J., 2012. Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. *Plant Physiol.* 158, 1475–1484. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187237>.
- Caplan, D., Dixon, M., Zheng, Y. 2019. Increasing inflorescence dry weight and cannabinoid content in medical cannabis using controlled drought stress. *HortScience*, 54, 964–969. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI113510-18>.
- Claypool, N. B., Lieth, J. H. 2021. Modeling morphological adaptations of bell pepper (*Capsicum annuum*) to light spectra. *Scientia Horticulturae*, 285, 110135. doi:10.1016/j.scienta.2021.110135.
- Cockson, P., Landis, H., Smith, T., Hicks, K., Whipker, B.E. 2019. Characterization of Nutrient Disorders of *Cannabis sativa*. *Appl. Sci.* 9, 4432. <https://doi.org/10.3390/app9204432>.
- Cosentino, S. L., Testa, G., Scordia, D., Copani, V. 2012. Sowing time and prediction of flowering of different hemp (*Cannabis sativa* L.) genotypes in southern Europe. *Industrial Crops and Products*, 37(1), 20–33. doi:10.1016/j.indcrop.2011.11.017.
- Courbier, S., Pierik, R. 2019. Canopy light quality modulates stress responses in plants. *Iscience*, 22, 441-452.

- Cumming, G., Fidler, F., Vaux, D.L. 2007. Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, 177(1), 7–11. doi:10.1083/jcb.200611141.
- Danziger, N., Bernstein, N. 2021. Light matters: Effect of light spectra on cannabinoid profile and plant development of medical cannabis (*Cannabis sativa* L.). *Industrial Crops and Products*, 164, 113351. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113351.
- De Backer, B., Maebe, K., Verstraete, A.G., Charlier, C. 2012. Evolution of the Content of THC and Other Major Cannabinoids in Drug-Type Cannabis Cuttings and Seedlings During Growth of Plants\*. *Journal of Forensic Sciences*, 57(4), 918–922. doi:10.1111/j.1556-4029.2012.02068.x.
- Degenhardt, F., Stehle, F., Kayser, O. 2017. The Biosynthesis of Cannabinoids. *Handbook of Cannabis and Related Pathologies*. Ed. Elsevier. 13–23 pp. doi:10.1016/b978-0-12-800756-3.00002-8.
- Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierc, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R. 2016. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 4–21. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.010.
- Gautam, P., Terfa, M.T., Olsen, J.E., Torre, S. 2015. Red and blue light effects on morphology and flowering of *Petunia hybrida*. *Scientia Horticulturae*, 184, 171-178.
- Giacoppo, S., Gugliandolo, A., Trubiani, O., Pollastro, F., Grassi, G., Bramanti, P., Mazzon, E. 2017. Cannabinoid CB2 receptors are involved in the protection of RAW264.7 macrophages against the oxidative stress: an in vitro study. *European Journal of Histochemistry*, 61(1). doi:10.4081/ejh.2017.2749.
- Hacke, A. C., Lima, D., de Costa, F., Deshmukh, K., Li, N., Chow, A., Marques, J.A., Pereira, R.P., Kerman, K. 2019. PROBING THE ANTIOXIDANT ACTIVITY OF  $\Delta^9$ -TETRAHYDROCANNABINOL AND CANNABIDIOL IN CANNABIS SATIVA EXTRACTS. *The Analyst*. doi:10.1039/c9an00890j
- Hallik, L., Niinemets, Ü., Kull, O. 2011. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. *Plant Biology*, no–no. doi:10.1111/j.1438-8677.2011.00472.x.
- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Meinen, E., van Ieperen, W. 2012. FINDING THE OPTIMAL GROWTH-LIGHT SPECTRUM FOR GREENHOUSE CROPS. *Acta Horticulturae*, (956), 357–363. doi:10.17660/actahortic.2012.956.
- Huché-Thélier, L., Crespel, L., Gourrierc, J. L., Morel, P., Sakr, S., Leduc, N. 2016. Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 22–38. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.06.009.
- Huckstadt, A.B., Mortensen, L.M., Gislerod, H.R., 2013. The effect of high maximum day temperatures and coloured film cover on growth and morphogenesis of some herbs in a CO<sub>2</sub>enriched greenhouse atmosphere. *Eur. J. Hort. Sci.* 5,203–208.
- Islam, M. J., Ryu, B. R., Azad, M. O. K., Rahman, M. H., Cheong, E. J., Lim, J.-D., Lim, Y.-S. 2021. Cannabinoids Accumulation in Hemp (*Cannabis sativa* L.) Plants under LED Light Spectra and Their Discrete Role as a Stress Marker. *Biology*, 10(8), 710. doi:10.3390/biology10080710.



- Izzo, L. G., Mele, B. H., Vitale, L., Vitale, E., Arena, C. 2020. The role of monochromatic red and blue light in tomato early photomorphogenesis and photosynthetic traits. *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104195. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104195>.
- Ji, Y., Ouzounis, T., Courbier, S., Kaiser, E., Nguyen, P. T., Schouten, H. J., Visseer, R.G.F., Pierik, R., Marcelis, L.F.M., Heuvelink, E. 2019. Far-red radiation increases dry mass partitioning to fruits but reduces *Botrytis cinerea* resistance in tomato. *Environmental and Experimental Botany*, 103889. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.103889.
- Khajuria, M., Rahul, V. P., Vyas, D. 2020. Photochemical efficiency is negatively correlated with the  $\Delta 9$ - tetrahydrocannabinol content in *Cannabis sativa* L. *Plant Physiology and Biochemistry*. doi:10.1016/j.plaphy.2020.04.003.
- Kim, H.-J., Lin, M.-Y., Mitchell, C.A. 2018. Light spectral and thermal properties govern biomass allocation in tomato through morphological and physiological changes. *Environmental and Experimental Botany*. doi:10.1016/j.envexpbot.2018.10.0
- Kong, Y., Stasiak, M., Dixon, M. A., Zheng, Y. 2018. Blue light associated with low phytochrome activity can promote elongation growth as shade-avoidance response: A comparison with red light in four bedding plant species. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 345-359.
- Lalge, A. J. I. N. K. Y. A., Cerny, P. E. T. R., Trojan, V. A. C. L. A. V., Vyhnanek, T. O. M. A. S. 2017. The effects of red, blue and white light on the growth and development of *Cannabis sativa* L. *Mendel Net*, 8(9), 646-651. ISBN 978-80-7509-529-9.
- Landi, M., Zivcak, M., Sytar, O., Brestic, M., Allakhverdiev, S. I. 2020. Plasticity of photosynthetic processes and the accumulation of secondary metabolites in plants in response to monochromatic light environments: A review. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 148131. doi:10.1016/j.bbabi.2019.148131.
- Li, J., Yi, C., Zhang, C., Pan, F., Xie, C., Zhou, W., Zhou, C. 2021. Effects of light quality on leaf growth and photosynthetic fluorescence of *Brasenia schreberi* seedlings. *Heliyon*, 7(1), e06082. doi:10.1016/j.heliyon.2021.e06082.
- Liu, Y., Wang, T., Fang, S., Zhou, M., Qin, J. 2018. Responses of Morphology, Gas Exchange, Photochemical Activity of Photosystem II, and Antioxidant Balance in *Cyclocarya paliurus* to Light Spectra. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.01704.
- Magagnini, G., Grassi, G., Kotiranta, S. 2018. The Effect of Light Spectrum on the Morphology and Cannabinoid Content of *Cannabis sativa* L. *Medical Cannabis and Cannabinoids*, 1(1), 19–27. doi:10.1159/000489030.
- McPartland, J.M.; Small, E. 2020. A classification of endangered high-THC cannabis (*Cannabis sativa* subsp. *indica*) domesticates and their wild relatives. *PhytoKeys*. 144, 81–112. doi: 10.3897/phytokeys.144.46700.
- Ministerio de Salud y Protección social. 2021. DECRETO NÚMERO 811 DE 2021 Por el cual se sustituye el Título 11 de la Parte 8 del Libro 2 del Decreto 780 de 2016, Único Reglamentario del Sector Salud y Protección Social, en relación con el acceso seguro e informado al uso del cannabis y de la planta de cannabis. <https://www.minjusticia.gov.co/programas-co/cannabis-con-fines-medicinales-y->

cientificos/Documents/2021/DECRETO%20811%20DEL%2023%20DE%20JULIO%20DE%202021.pdf.

- Moradi, S., Kafi, M., Aliniaefard, S., Salami, S. A., Shokrpour, M., Pedersen, C., Moosavi-Nezhad, M., Wróbel, J., Kalaji, H. M. 2021. Blue Light Improves Photosynthetic Performance and Biomass Partitioning toward Harvestable Organs in Saffron (*Crocus sativus* L.). *Cells*, 10(8), 1994. doi:10.3390/cells10081994.
- Mudge, E., Brown, P., Murch, S. 2019. The Terroir of Cannabis: Terpene Metabolomics as a Tool to Understand Cannabis sativa Selections. *Planta Medica*. doi:10.1055/a-0915-2550.
- Ouzounis, T., Rosenqvist, E., Ottosen, C.O., 2015. Spectral effects of artificial light on plant physiology and secondary metabolism: a review. *HortScience* 50, 1128–1135.
- Pennisi, G., Pistillo, A., Orsini, F., Cellini, A., Spinelli, F., Nicola, S., Fernández, J.A., Crepaldi, A., Gianquinto, G., Marcelis, L. F. M. 2020. Optimal light intensity for sustainable water and energy use in indoor cultivation of lettuce and basil under red and blue LEDs. *Scientia Horticulturae*, 272, 109508. doi:10.1016/j.scienta.2020.109508.
- Reichel P, Munz S, Hartung J, Präger A, Kotiranta S, Burgel L, Schober T, Graeff-Hönninger S. 2021. Impact of Three Different Light Spectra on the Yield, Morphology and Growth Trajectory of Three Different Cannabis sativa L. Strains. *Plants (Basel)*. 10(9):1866. doi: 10.3390/plants10091866.
- Russo, E. B. 2019. The Case for the Entourage Effect and Conventional Breeding of Clinical Cannabis: No “Strain,” No Gain. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.01969.
- Saloner, A., Sacks, M. M., Bernstein, N. 2019. Response of Medical Cannabis (*Cannabis sativa* L.) Genotypes to K Supply Under Long Photoperiod. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.01369.
- Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Duchovskis, P., Viršilė, A., Jankauskienė, J., Sirtautas, R., Novičkovas, A., Sakalauskienė, S., Sakalauskaitė, J. 2012. Cultivation of vegetable transplants using solid-state lamps for the short-wavelength supplementary lighting in greenhouses. *Acta Horticulturae*, (952), 885–892. doi:10.17660/actahortic.2012.952.
- Shengxin, C., Chunxia, L., Xuyang, Y., Song, C., Xuelei, J., Xiaoying, L., Zhigang, X., Rongzhan, G. 2016. Morphological, Photosynthetic, and Physiological Responses of Rapeseed Leaf to Different Combinations of Red and Blue Lights at the Rosette Stage. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.01144
- Smith, H. L., McAusland, L., Murchie, E. H. 2017. Don't ignore the green light: exploring diverse roles in plant processes. *Journal of Experimental Botany*, 68(9), 2099–2110. doi:10.1093/jxb/erx098.
- Song, Y. H., Shim, J. S., Kinmonth-Schultz, H. A., Imaizumi, T. 2015. Photoperiodic Flowering: Time Measurement Mechanisms in Leaves. *Annual Review of Plant Biology*, 66(1), 441–464. doi:10.1146/annurev-arplant-043014-115555.
- Spitzer-Rimon, B., Duchin, S., Bernstein, N., Kamenetsky, R. 2019. Architecture and Florogenesis in Female *Cannabis sativa* Plants. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.00350.
- Su, J., Liu, B., Liao, J., Yang, Z., Lin, C., Oka, Y. 2017. Coordination of Cryptochrome and Phytochrome Signals in the Regulation of Plant Light Responses. *Agronomy*, 7(1), 25. doi:10.3390/agronomy7010025.

- Terfa, M. T., Solhaug, K. A., Gislerød, H. R., Olsen, J. E., Torre, S. 2013. A high proportion of blue light increases the photosynthesis capacity and leaf formation rate of *Rosaxhybrida* but does not affect time to flower opening. *Physiologia Plantarum*, 148(1), 146–159. doi:10.1111/j.1399-3054.2012.01698.x.
- Tinyane, P. P., Sivakumar, D., Soundy, P. 2013. Influence of photo-selective netting on fruit quality parameters and bioactive compounds in selected tomato cultivars. *Scientia Horticulturae*, 161, 340–349. doi:10.1016/j.scienta.2013.06.024.
- Trouwborst, G., Hogewoning, S. W., van Kooten, O., Harbinson, J., Van Ieperen, W. 2016. Plasticity of photosynthesis after the “red light syndrome” in cucumber. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 75–82. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.0.
- Vitale, L., Vitale, E., Guercia, G., Turano, M., Arena, C. 2020. Effects of different light quality and biofertilizers on structural and physiological traits of spinach plants. *Photosynthetica*, 58(4), 932-943.
- Wang, Y., Tong, Y., Chu, H., Chen, X., Guo, H., Yuan, H., Yan, D., Zheng, B. 2017. Effects of different light qualities on seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Dendrobium officinale*. *Biologia*, 72(7). doi:10.1515/biolog-2017-0081.
- Wei, X., Zhao, X., Long, S., Xiao, Q., Guo, Y., Qiu, C., Qiu, C., Qiu, H., Wang, Y. 2021. Wavelengths of LED light affect the growth and cannabidiol content in *Cannabis sativa* L. *Industrial Crops and Products*, 165, 113433. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113433.
- Zhang, M., Park, Y., Runkle, E. S. 2020. Regulation of extension growth and flowering of seedlings by blue radiation and the red to far-red ratio of sole-source lighting. *Scientia Horticulturae*, 272, 109478. doi:10.1016/j.scienta.2020.109478
- Zhao, H. J., Zou, Q. 2002. Protective effects of exogenous antioxidants and phenolic compounds on photosynthesis of wheat leaves under high irradiance and oxidative stress. *Photosynthetica*, 40(4), 523-527.
- Zhen, S., Bugbee, B. 2020. Far-red photons have equivalent efficiency to traditional photosynthetic photons: implications for re-defining photosynthetically active radiation. *Plant, Cell & Environment*. doi:10.1111/pce.13730.

## **2. Capítulo 2: Efecto de luz LED suplementaria en parámetros fisiológicos en tres variedades de *Cannabis sativa* L. en la Sabana de Bogotá**

### **2.1 Resumen**

*Cannabis sativa* L. es una planta multipropósito, de la cual se extraen cannabinoides de importancia farmacéutica como el cannabidiol (CBD) y el  $\Delta$ 9-tetrahidrocannabinol (THC). La luz es un modulador clave en la fisiología de la planta y en el rendimiento de cannabinoides. Se utilizaron las variedades no psicoactivas Calotoweed, Highcol y Souce Cauca, las cuales fueron sembradas bajo luz LED DR/W y luz LED blanca en condiciones de invernadero para determinar el efecto de dos fuentes de luz sobre parámetros fisiológicos y de rendimiento. En este estudio se encontró que, no se presentó un efecto de los tratamientos de luces en el contenido relativo de clorofilas, sin embargo, la variedad Highcol presento los valores más altos (62 SPAD) en comparación con las variedades Calotoweed y Souce Cauca. Por el contrario, en las plantas de las tres variedades que crecieron bajo luz DR/W se observó una reducción en la conductancia estomática (4,7%-27,4%), la eficiencia cuántica del PSII (1%-11,3%) y la tasa de transporte de electrones (9,2%-15,8%) respecto a la luz LED blanca. En cuanto al rendimiento en términos de flor seca no se encontraron diferencias significativas. Por el contrario, las tres variedades que crecieron bajo luz blanca presentaron los mayores contenidos de CBD (11,9%-13,4%) respecto a la luz DR/W y, por lo tanto, los mayores contenidos de CBD por gramo de inflorescencia (12,9 CBD g inflorescencia<sup>-1</sup> – 13,8 CBD g inflorescencia<sup>-1</sup>). Por otro lado, las variedades Calotoweed y Souce Cauca bajo luz DR/W presentaron los mayores contenidos de THC (0,5% y 0,6% respectivamente). Estos resultados indican que, la luz DR/W limito el desempeño fotosintético de las tres variedades, causando una modificación en la producción metabolitos secundarios, lo que sugiere que esta fuente de luz no es adecuada para estas tres variedades.

**Palabras clave:** luz LED, desempeño fotosintético, metabolitos secundarios, cannabidiol, tetrahidrocannabinol.

## 2.2 Introducción

Desde la legalización del uso medicinal de la planta de *Cannabis sativa* L., su cultivo se ha expandido a nivel mundial y esto ha generado un incremento en la búsqueda de prácticas para optimizar su rendimiento. En los últimos años se han usado los manejos y prácticas obtenidas de los cultivos ilegales, así como los de otros sistemas agrícolas, donde se destaca el hortícola (Eaves *et al.*, 2019). La producción comercial de *C. Sativa* se realiza en cuartos cerrados o en invernaderos, en donde, durante todo el ciclo productivo se controlan factores ambientales como la humedad y la luz (Eichhorn Bilodeau *et al.*, 2019). Este manejo busca brindar condiciones óptimas a la planta de *C. Sativa* no solo para obtener un máximo rendimiento en flor, sino también un adecuado perfil de cannabinoides, es decir la concentración real de cannabinoides, en términos de CBD o THC, los cuales en conjunto determinan la calidad del producto obtenido de esta planta (Backer *et al.*, 2019). Se han utilizado prácticas realizadas en los sistemas hortícolas como la manipulación del espectro de luz y se ha encontrado que estas influyen en la morfología de la planta, en la floración y en la síntesis de metabolitos secundarios (Wang *et al.*, 2016). Además, tanto la intensidad de la luz como su espectro tienen efectos importantes en la fotosíntesis, ya que estos pueden alterar la estructura foliar, el transporte de fotoasimilados, la conductancia estomática y el contenido de clorofila de manera directa o indirecta (Wei *et al.*, 2021).

La fotosíntesis es un proceso biológico esencial para la planta y el aumento de la eficiencia fotosintética ha sido fundamental en el mejoramiento de los cultivos. La actividad de la cadena de transporte de electrones puede alterarse por condiciones de estrés causadas por el medio ambiente, como la radiación solar, las condiciones de luz como la cantidad de luz, intensidad y el fotoperiodo, generando cambios en las condiciones de luz, lo cual es uno de los factores que afecta de manera directa el aparato fotosintético de la planta (Zhu *et al.*, 2010; Long *et al.*, 2015). Estas alteraciones causan una reducción en la eficiencia de la reacción fotoquímica, causando la acumulación de especies reactivas de oxígeno (ROS), que en altas concentraciones son tóxicas e inducen la peroxidación lipídica de las membranas celulares (Bayat *et al.*, 2018). Cuando las plantas son expuestas a condiciones no adecuadas de luz en cuanto a la intensidad, la calidad y la dirección de esta, se presenta un retraso en el crecimiento, debido a que la planta debe aclimatarse a

esta nueva condición para su supervivencia (Li *et al.*, 2014; Jhonson *et al.*, 2015). De igual forma, las plantas absorben determinadas longitudes de onda de la luz, que regulan directamente los procesos fotosintéticos incluyendo la apertura estomática, el desarrollo de los cloroplastos, el contenido de pigmentos y la actividad de los fotosistemas. Mientras que, de manera indirecta, la luz regula la fotosíntesis mediante la estimulación de la producción y el metabolismo de compuestos químicos funcionales a través de las vías de señalización reguladas por los fotorreceptores (Allorent and Petroustos, 2017; Yang *et al.*, 2018).

El aumento en el uso de luces LED tanto en invernaderos como en cuartos cerrados ha promovido la búsqueda de combinaciones entre las longitudes de onda que causen un efecto positivo en el crecimiento y rendimiento de las plantas. Se ha encontrado que dependiendo de la longitud de onda que emite la luz, esta puede generar efecto a nivel fisiológico en la planta (Ilíc *et al.*, 2015; Rodrigues Soares *et al.*, 2017; Klem *et al.*, 2019). La luz LED azul puede controlar la integridad de las proteínas de los cloroplastos lo que podría optimizar el desempeño fotosintético en ambientes naturales (Muneer *et al.*, 2014). Además, se ha encontrado que la luz azul regula la expresión de genes que aumentan la eficiencia cuántica máxima del PSII ( $F_v/F_m$ ) y la tasa de transporte de electrones (ETR) en *Solanum lycopersicum* (Wu *et al.*, 2014). También se ha encontrado que bajo luz roja se incrementa la expresión de genes que aumentan la tasa neta fotosintética y la disipación no fotoquímica del PSII (NPQ) (Yang *et al.*, 2018). Se han realizado estudios en cuanto al efecto de luces monocromáticas en el daño del PSII, en donde plantas expuestas a luz amarilla y verde presentan un bajo crecimiento, no obstante, bajo luz verde se presentó una mayor eficiencia fotosintética, en plantas expuestas a diferentes longitudes de onda de la luz solar al dispersar la radiación solar mediante un prisma (Wu *et al.*, 2014; Yoshida *et al.*, 2016). Igualmente, se ha encontrado que cuando ocurre el fotodaño en el PSII, este es más fuerte cuando la planta se expone a regiones del ultravioleta o del amarillo (Yang *et al.*, 2018).

Este efecto de la luz es específico y puede diferir incluso dentro de la misma especie por lo que se requiere realizar estudios para entender este efecto a nivel de especies o cultivares y de esta manera generar condiciones óptimas para el crecimiento, desarrollo y rendimiento en sistemas bajo cubierta (Bantis *et al.*, 2018). Se han realizado estudios en cuanto al efecto de diferentes longitudes de onda de luz sobre el crecimiento y la

producción de cannabinoides (Backer *et al.*, 2019; Eaves *et al.*, 2019; Namdar *et al.*, 2019; Wei *et al.*, 2021). Sin embargo, existe poca información sobre el efecto de diferentes longitudes de onda del espectro de luz en los cultivos de *C. sativa* y, por lo tanto, se siguen buscando las prácticas que permitan encontrar los protocolos óptimos para la producción de este cultivo con el fin de incrementar el rendimiento (Namdar *et al.*, 2019). El objetivo del presente estudio es determinar el efecto de dos fuentes de luces LEDs suplementarias en los parámetros fisiológicos y de rendimiento en términos de flor seca y de producción de cannabinoides, para tres variedades de *C. sativa*, bajo condiciones de invernadero.

## 2.3 Materiales y métodos

### 2.3.1 Material vegetal y establecimiento del cultivo

El estudio se realizó en la Finca El Candil, La Conejera, Bogotá, Colombia (4°47'02.6"N 74°06'09.8"W) bajo invernadero, con una temperatura promedio de 16,7°C, humedad relativa del 75,4 %, integral de luz diaria (DLI) promedio de 16,7 Mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup>. Las plántulas se obtuvieron a partir de esquejes enraizados de 4 semanas de edad y se utilizó una densidad de siembra de 4 plantas m<sup>-2</sup>. Las plantas se sembraron en suelo y se aplicó un plan de fertilización acorde con el análisis de suelo y los requerimientos de la planta según Cockson *et al.*, (2019) con algunas modificaciones. El riego, las podas y los manejos fitosanitarios se realizaron de la manera convencional para cultivos de cannabis bajo invernadero. Se realizó un diseño en parcelas divididas con bloques completos al azar con cinco repeticiones con una unidad experimental de 25 plantas. La parcela principal fue: dos fuentes de luz LED, una blanca (48 bombillas de 30 Watts, con un espectro de luz de 6500 k) y una luz blanca/roja profundo (48 bombillas de 13 Watts, con un espectro de luz DeepRed/White: la cual no presenta luz FR y una menor relación Azul:Rojo) y como subparcela: tres variedades de *Cannabis sativa* L. medicinal Calotoweed (CW), Highcol (HC) y Souce Cauca (SC). Los ensayos con cada fuente de luz fueron separados con cortinas plásticas de color negro, para evitar la contaminación lumínica. Las luces dentro del invernadero se encendieron desde las 18:00 h hasta las 0:30 h, con el fin de obtener un fotoperiodo de 18/6 h luz/oscuridad durante la fase vegetativa (desde la siembra hasta los 60 días, momento en que inicio la etapa de floración), una vez iniciada la etapa floración

se apagaron las luces para obtener un fotoperiodo de 12/12 h luz/oscuridad. Las fuentes de luz fueron colocadas a una altura de 2,40 m, espaciadas cada 3 mts. Las mediciones de todas las variables fisiológicas se realizaron para un total de 15 plantas por tratamiento (n=15) a los 20 días después de siembra (dds), 35 dds, 50 dds, 65 dds, 80 dds y 95 dds.

### **2.3.2 Variables fotosintéticas**

El contenido relativo de clorofilas (CRC) se determinó con un clorofilómetro SPAD-502 plus (Konica Minolta, Osaka, Japan) en una hoja totalmente expandida del tercio superior de la planta, tomando 5 mediciones en el foliolo central en la parte media (n= 15). La conductancia estomática (*gs*) se determinó con un porómetro de hoja Decagon SC-1 (Decagon Devices, Inc., Pullman, Washington). Se determinó la temperatura foliar con un psicómetro extech con termómetro infrarrojo modelo HD500. En la misma hoja donde se determinó la temperatura foliar y la *gs* se determinaron las variables asociadas a la fluorescencia de la clorofila, entre las 9:00 h y las 11:00 h, mediante un analizador de fluorescencia de amplitud de pulso modulado (JUNIOR-PAM, Walz, Germany). Las hojas fueron adaptadas a la oscuridad por 30 min antes de iniciar las mediciones, después las moléculas de clorofila fueron excitadas por 0,8 s con un PPF de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  usando luz actínica. Con este proceso se obtuvo los datos de la tasa de transporte de electrones del PSII (ETR) y el rendimiento cuántico máximo potencial del PSII ( $F_v/F_m$ ) (n = 15).

### **2.3.3 Rendimiento de masa seca de flor**

El rendimiento se determinó en 15 plantas por repetición por tratamiento (n=75). El momento de cosecha se estableció cuando los pistilos de la inflorescencia apical del 50%+1 de la población presentaron color café y el 30% de los tricomas fueron de color ámbar. Para cada planta se cortaron las ramas productivas y se llevaron a un cuarto de secado. Cuando las ramas productivas presentaron un porcentaje de humedad del 9% se realizó el triturado para determinar el rendimiento mediante el peso de flor seca por planta.



### 2.3.4 Contenido total de cannabinoides

El contenido de cannabinoides se determinó a partir de 30 g de inflorescencias al momento de la cosecha, en 3 plantas por variedad por repetición por tratamiento. Las inflorescencias se colocaron en un horno a 50°C hasta alcanzar una humedad entre el 8% al 10%, luego fueron molidas y se determinó el contenido de cannabidiol (CBD) con un analizador de potencias GemmaCert Lite (GemmaCert, Germany).

### 2.3.5 Análisis de datos

El análisis estadístico se realizó con el software R (R Core Team, 2013). Las comparaciones estadísticas entre los tratamientos se realizaron mediante un análisis de medidas repetidas y mediante un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías para las variables medidas a través del tiempo para determinar el efecto combinado de las luces:variedad:tiempo. Para la interpretación y discusión de las interacciones se utilizó el criterio de las barras de error estándar descrito por Cumming *et al.* (2007). Finalmente, para las variables de rendimiento en términos de flor seca y el contenido total de cannabinoides se realizó un ANOVA de una vía. Para la comparación de medias se realizó la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

## 2.4 Resultados

Se identificaron interacciones triples para los factores variedad por luces por tiempo (VxLxT) para las variables contenido relativo de clorofilas y para temperatura foliar. Mientras que se identificaron interacciones dobles para los factores variedad por tiempo (VxT) y luces por tiempo (LxT) para las variables de conductancia estomática y tasa de transferencia de electrones. Mientras que para la variable rendimiento cuántico del PSII se identificó la interacción luces por tiempo (LxT). Por lo tanto, no se interpretó el valor p de los efectos principales involucrados en interacciones, basando el análisis en las representaciones gráficas de las interacciones (Tabla 2).

**Tabla 2.** Significancia para las fuentes de variación del ANOVA, interacciones y del test de tukey en las variables de en el contenido relativo de clorofilas (CRC), conductancia

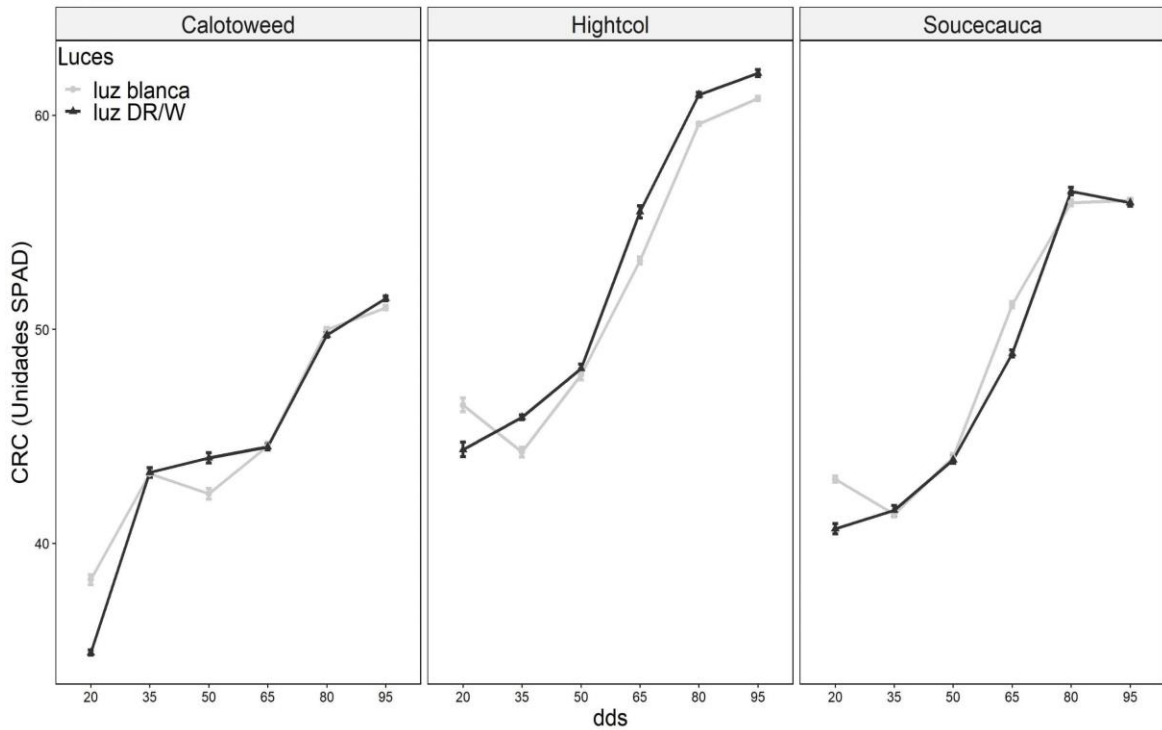
estomática ( $gs$ ), temperatura foliar (TF), rendimiento cuántico del PSII ( $F_v/F_m$ ) y tasa de transferencia de electrones (ETR).

FV	CRC	$gs$	TF	$F_v/F_m$	ETR
	Valor p				
Variedad	<0,001	0.567	<0,001	<0,001	<0,001
Luces	0.456	0.055	<0.001	<0.001	<0.001
Tiempo	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
VxL	<0.001	0.856	0.005	0.263	0.528
VxT	<0.001	<0.001	<0.001	0.142	<0.001
LxT	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.010
VxLxT	<0,001	0.017	<0,001	0.399	0.156

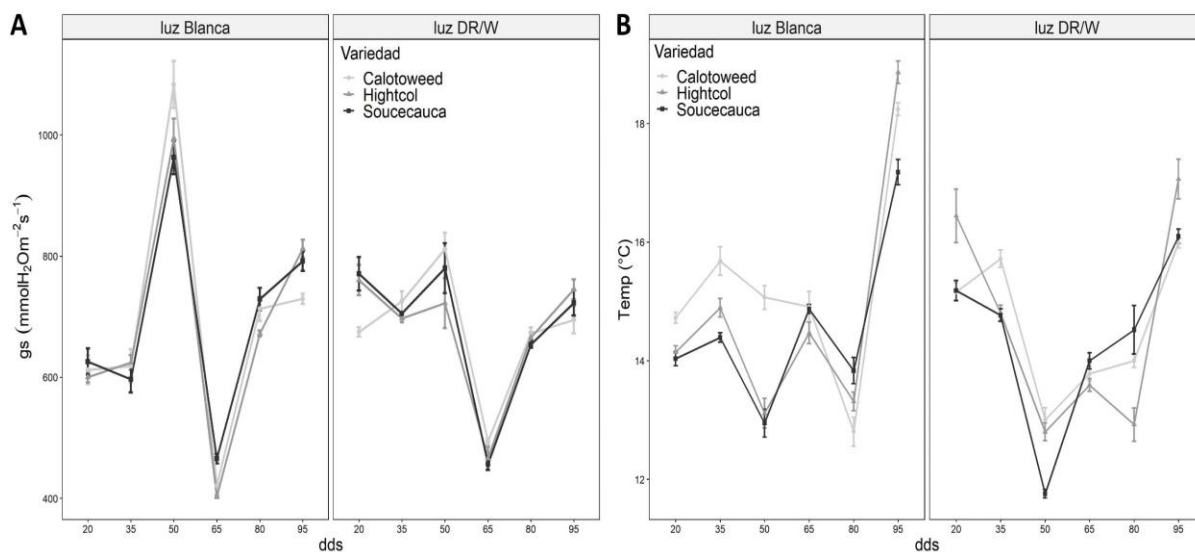
### 2.4.1 Contenido relativo de clorofilas, conductancia estomática y temperatura foliar

La interacción triple (VxLxT) en el CRC muestra que la variedad HC bajo ambos tratamientos de luces presentó los mayores valores en ambos tratamientos de luces desde los 20 días después de siembra (43,6 SPAD) hasta los 95 días después de siembra (62 SPAD), en comparación con las variedades CW (33,9 SPAD - 51,5 SPAD) y SC (40,6 SPAD - 55,9 SPAD) (Fig. 7). La variedad CW presentó los valores más bajos en ambos tratamientos de luces presentando una diferencia del 3,2% hasta el 37% con respecto a las variedades SC y HC. Para  $gs$  se presentaron interacciones dobles (VxT) y (LxT), en las cuales el efecto del tiempo presentó diferencias en función de las luces y de las variedades, en donde a partir de los 50 días y hasta los 95 días las plantas crecidas bajo luz blanca presentan valores más altos en CW ( $1082,9 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$  -  $729,3 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), HC ( $994,2 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$  -  $812,2 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y SC ( $962,8 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$  -  $791,6 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) en comparación con las plantas crecidas bajo luz DR/W para CW ( $811,6 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$  -  $694,6 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), HC ( $722,2 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$  -  $745,1 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y SC ( $779,7 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$  -  $722,8 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) (Fig. 8A). Finalmente, la interacción triple (VxLXT) que se presentó en la temperatura foliar muestra que se presentaron diferencias entre ambos tratamientos de luces a partir de los 20 dds y hasta los 95 dds (Fig. 8B). A los 20 dds se presentaron mayores temperaturas en las variedades bajo luz DR/W ( $15,5 \text{ }^\circ\text{C}$  en CW,  $16,5 \text{ }^\circ\text{C}$  en HC y  $16,2 \text{ }^\circ\text{C}$  en SC) en comparación con las variedades

bajo luz blanca. Pero a partir de los 35 dds hasta los 95 dds las mayores temperaturas se presentaron bajo luz blanca (15,7 °C-18,4°C en CW, 14,1°C – 19,1 °C en HC y 14,6 °C-17,2°C en SC). Finalmente, a los 95 dds se presentó la mayor temperatura de la hoja en ambos tratamientos, siendo la variedad HC la que presentó el mayor valor entre las variedades (19,1 °C bajo luz blanca y 17,1°C bajo luz DR/W) (Fig. 8B).



**Figura 7.** Contenido relativo de clorofilas (CRC) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotweed (CW), Hightcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65, 80 y 95 días después de siembra (dds). Datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD (n = 15). Barras verticales representan el error estándar, solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción.

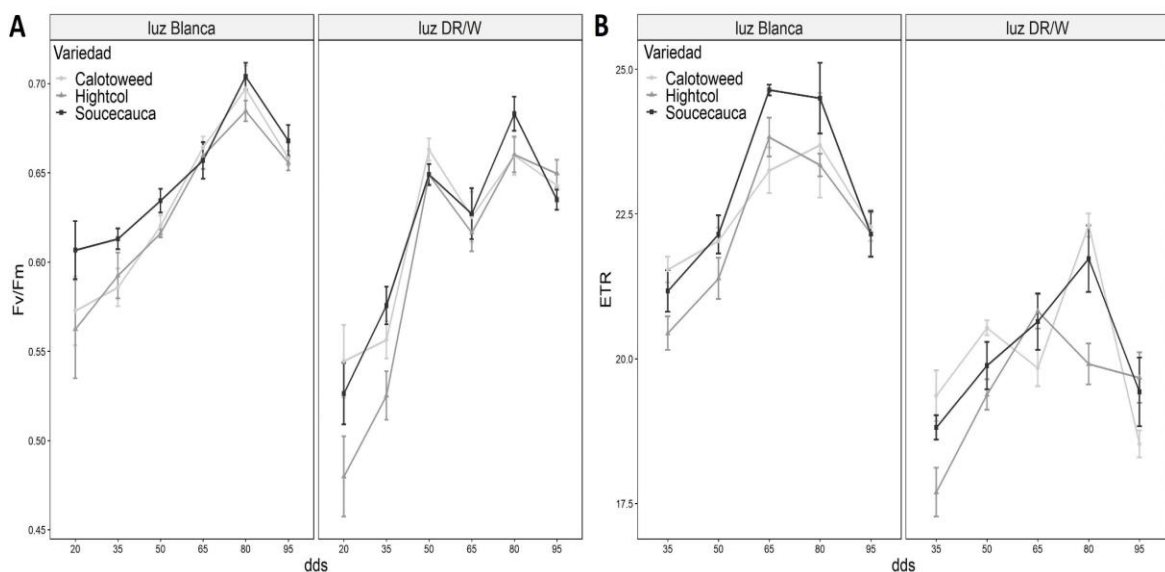


**Figura 8.** A) Conductancia estomática (gs) y B) Temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotweed (CW), Highcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65, 80 y 95 días después de siembra (dds). Datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD ( $n = 15$ ). Barras verticales representan el error estándar, solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción.

### 2.4.2 Eficiencia fotosintética y tasa de transporte de electrones

En la eficiencia cuántica del PSII la interacción doble (LxT) muestra que las diferencias se dieron a través del tiempo entre los tratamientos de luces, en donde las plantas crecidas bajo luz DR/W presentaron valores significativamente menores de  $F_v/F_m$  para CW (0,5 - 0,6), HC (0,5 - 0,6) y en SC (0,5 - 0,6) a los 20 dds, 35 dds, 65 dds 80 dds y 95 dds en comparación con las plantas crecidas bajo luz blanca para CW (0,6 - 0,7), HC (0,7 - 0,7) y en SC (0,6 - 0,7) (Fig. 9A). A los 50 días se observa que los valores de las plantas bajo luz DR/W son más altos entre un 2,7% hasta un 5,9% que los valores presentados en las plantas bajo luz blanca. La variedad SC bajo luz blanca presentó el valor más alto (0,7) a los 95 días, en comparación con las variedades CW y HC en ambos tratamientos de luces. La interacción doble (VxT) muestra que para ETR las diferencias se presentaron a través del tiempo en las tres variedades, en donde bajo luz DR/W la ETR fue significativamente menor en CW (19,36 – 18,53), HC (17,69 – 19,67) y SC (18,81 – 19,42) entre los 35 días

y 95 días en comparación con los valores obtenidos en estas mismas variedades bajo luz blanca CW (21,54 – 22,27), HC (20,44 – 22,16) y SC (21,17 – 22,15) (Fig. 9B). La variedad SC bajo luz blanca presentó los valores más altos (24,64 – 24,5) a los 65 días y 80 días en comparación con las demás variedades tanto en luz DR/W como en luz blanca.



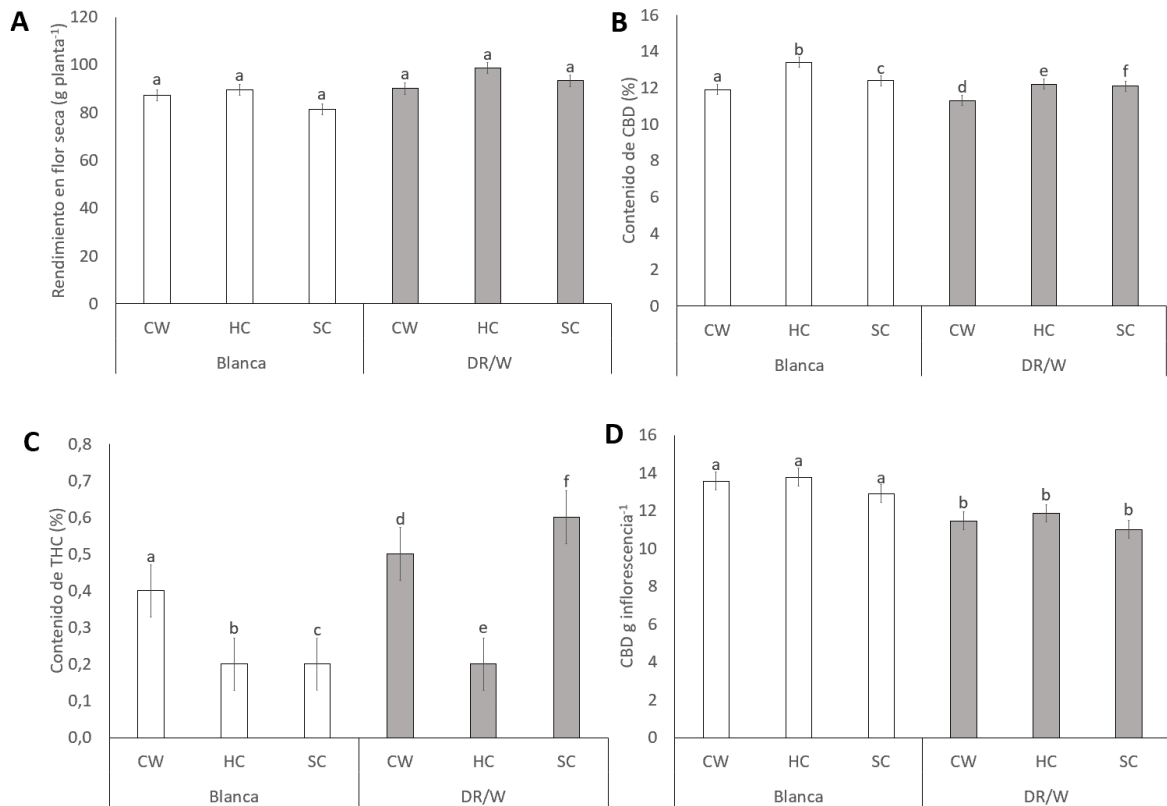
**Figura 9.** A) Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) y B) Tasa de transporte de electrones (ETR) de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotweed (CW), Hightcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero a los 20, 35, 50, 65, 80 y 95 días después de siembra (dds). Datos mostrados son las medias de las repeticiones  $\pm$  SD ( $n = 15$ ). Barras verticales representan el error estándar, solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción.

### 2.4.3 Rendimiento en términos de masa seca por planta y contenido de cannabinoides

Para el rendimiento por planta en términos de flor seca, no se presentaron diferencias significativas entre la luz blanca y la luz DR/W, del mismo modo no se presentaron diferencias entre las variedades (Fig. 10A). Por lo tanto, el rendimiento de flor seca en promedio estuvo en  $90 \text{ g planta}^{-1}$  para todas las variedades bajo los dos tratamientos de luz. En cuanto al contenido de CBD, se presentaron valores significativamente mayores

bajo luz blanca en CW (11,9%), HC (13,4%) y SC (12,4%) en comparación con los obtenidos bajo luz DR/W los cuales fueron de 11,3% en CW, 12,2% en HC y 12,1% en SC. La variedad HC bajo luz blanca obtuvo el valor más alto (8,9%-15,6%), mientras que CW bajo luz DR/W presentó el valor más bajo (11,3%) en comparación con las variedades de ambos tratamientos (Fig. 10B).

Por otro lado, se observó un efecto contrario en la acumulación de THC en las plantas de *C. sativa*. En donde, las plantas bajo luz DR/W presentaron valores significativamente mayores en las variedades CW (0,5%) y SC (0,6%) en comparación a lo presentado en las plantas que crecieron bajo luz Blanca (Fig. 10C). Sin embargo, se observó que la variedad HC presentó el mismo contenido de THC en ambos tratamientos de luces (0,2%). Además, en cuanto a la variedad SC bajo luz blanca también presentó el mismo contenido que la variedad HC, mientras que la variedad CW bajo luz blanca presentó un contenido de (0,4%). Finalmente, la variedad SC bajo luz DR/W presentó el contenido de THC más alto entre ambos tratamientos de luces. En cuanto al contenido de CBD gramos inflorescencia<sup>-1</sup>, se presentan diferencias significativas entre los tratamientos de luces, pero no se presentaron diferencias significativas entre las variedades (Fig. 10D). En donde, se presentaron mayores valores bajo luz blanca en comparación con los valores presentados bajo luz DR/W con una diferencia entre el 16,1% hasta el 18,4%, es decir se presentó una mayor acumulación de CBD en las inflorescencias.



**Figura 10.** A) Rendimiento de flor seca por planta, B) Contenido de CBD/gramos, Contenido de cannabidiol (CBD), C) Porcentaje del contenido de (THC) y D) Contenido de CBD por gramo de inflorescencia de tres variedades de *Cannabis sativa* L. Calotweed (CW), Highcol (HC) y Souce Cauca (SC), crecidas bajo luz LED Deep Red/White (DR/W) y blanca (B) en invernadero. Datos mostrados son las medias de las repeticiones ± SD (n = 15). Intervalos de confianza del 95% se indican como líneas verticales, según prueba de Tukey (P < 0.05).

## 2.5 Discusión

### 2.5.1 Contenido relativo de clorofilas, conductancia estomática y temperatura foliar

En cuanto al CRC aunque fue diferente entre variedades, en ambos tratamientos de luces se presentaron valores similares (Fig. 7), sin embargo se observó una diferencia entre las

variedades en donde la variedad HC presentó la CRC más alta, mientras que la variedad CW presentó la CRC más baja. Resultados similares fueron encontrados en plantas de *C. sativa* (Chandra *et al.*, 2015), *Solanum lycopersicum* (Dieleman *et al.*, 2019) y en plantas de *Solanum tuberosum* (Chen *et al.*, 2020). Esto se debe a que en ambos tratamientos presentan luz azul, la cual regula el desarrollo de las clorofilas a través de la activación del criptocromo (Hogewoning *et al.*, 2010; Li *et al.* 2021). Mientras, se ha encontrado que bajo condiciones monocromáticas de luz roja se reduce la síntesis de los precursores de las clorofilas, causando la disminución en su concentración (Su *et al.*, 2014; Meas *et al.*, 2020). Por lo tanto, la luz DR/W como la luz blanca, permiten la síntesis de clorofilas y su concentración, es decir no fueron limitantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

En este estudio se presentó, a partir de los 35 dds hasta los 95 dds, una mayor *gs* en las plantas bajo luz blanca, en comparación con las crecidas bajo luz DR/W (Fig. 8A), en donde a los 95 dds la variedad HC presentó los mayores valores, seguido de la variedad SC bajo luz blanca, resultados similares fueron encontrados por Islam *et al.*, (2021) en plantas de *C. sativa*. La apertura estomática está regulada tanto por luz azul como por luz roja. De un lado, la luz roja induce la apertura estomática a través de la denominada respuesta de luz roja o mesófilo-fotosintética que ocurre con un alto flujo que activa fotosíntesis y es el principal mecanismo que coordina el comportamiento estomático con la fotosíntesis, mientras que la luz azul, que es considerada independiente de la fotosíntesis y es importante en la apertura estomática en la mañana (Boccalandro *et al.*, 2012; Matthews *et al.*, 2019). En algunas plantas se ha reportado una menor *gs* bajo luz roja en comparación con plantas bajo luz azul y luz blanca (Dumont *et al.*, 2013; Aasama and Aphalo, 2016). Esto puede estar relacionado a que tanto los fitocromos como los criptocromos regulan la apertura estomática, en donde los fitocromos regulan la apertura estomática por la presencia de luz azul durante la fotosíntesis, mientras que los criptocromos regulan la apertura estomática en presencia de luz roja reduciendo los niveles de ABA (Boccalandro *et al.*, 2012). De esta manera, pese a que se presentó una menor *gs* en las plantas bajo condiciones de luz DR/W, pudo mantener una temperatura similar o más baja que las presentadas bajo luz blanca (Fig. 8B) y, por lo tanto, se puede suponer que realizó unos ajustes en la apertura estomática para mantener el CO<sub>2</sub> requerido para la fotosíntesis. Este comportamiento es similar a lo encontrado por Chandra *et al.*, (2015) en plantas de *C. sativa*.



### 2.5.2 Eficiencia fotosintética y tasa de transporte de electrones

Las plantas de cannabis tanto en luz DR/W como blanca presentaron valores bajos de la eficiencia cuántica máxima del PSII ( $F_v/F_m$ ) semejantes a los reportados por Khajuria *et al.* (2020) en plantas de *C. sativa* bajo condiciones de invernadero. Sin embargo, las plantas bajo luz DR/W se encontraban en condiciones de una menor porción del espectro de luz azul en comparación con el de luz roja, lo que sugiere que las plantas bajo luz DR/W se encontraron bajo una condición de estrés en el aparato fotosintético, esto se ve reflejado en la reducción en la  $F_v/F_m$  (Fig. 9A) y a una menor tasa de transporte de electrones (Fig. 9B), este comportamiento es similar a lo reportado en plantas de *Solanum lycopersicum* (Izzo *et al.*, 2020) y *Spinacia oleracea* (Agarwal *et al.*, 2018). Así las plantas bajo luz DR/W presentaron valores de ETR menores a los que se presentaron bajo luz blanca, esto es similar a lo encontrado por Miao *et al.*, (2019) en *Cucumis sativus*, donde la reducción en la eficiencia fotoquímica bajo luz roja se relaciona con una limitación en la tasa de transporte de electrones. La disminución de la tasa de transporte de electrones bajo luz DR/W, es causado por un desbalance entre la degradación y el reemplazo de la proteína D1 o por la ausencia de las proteínas del centro de la antena CP47 y CP43 (Miao *et al.*, 2016).

Estos datos indican que la limitación fotosintética en cuanto a la tasa de transporte de electrones, que presentaron las plantas de cannabis bajo luz DR/W está más relacionadas a una limitación en la eficiencia fotoquímica y no con una limitación estomática (Chandra *et al.*, 2015). Bajo luz blanca, se generaron condiciones que permitieron el balance en la excitación de ambos fotosistemas y esto a su vez generó una mayor eficiencia del transporte de electrones del PSII (Ji *et al.*, 2019). Por lo tanto, las plantas de cannabis bajo luz blanca, absorbieron más energía lumínica para la fotosíntesis y presentaron un mayor transporte de electrones aumentando así la capacidad fotosintética, lo cual se vio reflejado en una mayor producción de fotoasimilados (Xu *et al.*, 2020).

### 2.5.3 Rendimiento en términos de masa seca por planta y contenido de cannabinoides

En el rendimiento en términos de flor seca por planta no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de luz (Fig. 10A). Es decir que la luz DR/W, tuvo un efecto positivo en la acumulación de biomasa en las inflorescencias, de manera semejante a lo reportado Wei *et al.*, (2021) en plantas de *C. sativa*. Sin embargo, las plantas de cannabis que crecieron bajo luz DR/W presentaron una limitación a nivel fotosintético (Fig. 9A-B) y esto sugiere que se encontraban bajo estrés, lo que pudo generar este comportamiento como un mecanismo de respuesta. Por lo tanto, al modificar las condiciones del espectro de luz, es decir cambiar la relación entre la luz azul y la luz roja se estimula mecanismos de regulación que implican una interacción entre la fotosíntesis y las características morfológicas de la planta, que tienen un efecto en el desarrollo, especialmente en terminados de rendimiento (Izzo *et al.*, 2019; Danziger and Bernstein, 2021).

La síntesis de metabolitos secundarios en plantas, incluida cannabis, está influenciada por las condiciones ambientales a las que se somete el cultivo, incluyendo la luz (Saloner *et al.*, 2019). El contenido de CBD fue más alto en las plantas de cannabis que se encontraban bajo luz blanca, en comparación con las plantas bajo luz DR/W (Fig. 10B), estos datos son semejantes a los reportados por Magagnini *et al.*, (2018) en plantas de *C. sativa*, que crecieron bajo una mayor proporción de longitudes de onda azul tenían mayor la concentración de CBD. Igualmente, en *C. sativa* se encontró que bajo proporciones bajas de azul y altas de rojo disminuye el contenido de CBD (Wei *et al.*, 2021). En otras especies como *Osimum basilicum* bajo luz azul en comparación con luz monocromática roja, se incrementó la composición de metabolitos secundarios como el mirceno demostrando que la luz puede afectar el rendimiento en términos de cantidad de metabolitos secundarios (Amaki *et al.*, 2011). Del mismo modo, en este estudio se observó que la luz DR/W tuvo un efecto positivo en la acumulación de biomasa en las inflorescencias, pero presentó una alteración en la síntesis de metabolitos secundarios y por lo tanto la luz puede actuar como señalizador modulando el desarrollo de las plantas, alterando las funciones fisiológicas, entre ellas las vías bioquímicas (Klem *et al.*, 2019; 23-25 Islam *et al.*, 2021).

Para el contenido de THC se observó lo contrario, ya que las plantas de cannabis que crecieron bajo luz DR/W presentaron un contenido de THC mayor en comparación con aquellas que crecieron bajo luz blanca (Fig. 10C), semejante a los encontrado por Islam *et al.*, (2021) en plantas de *C. sativa*. Esto se debe a que los cambios en la relación luz Azul:Rojo, alteran la síntesis de metabolitos y por lo tanto, el perfil de cannabinoides (Wei *et al.*, 2021). Cabe resaltar que el contenido de THC encontrado en las variedades CW y SC bajo luz DR/W se encuentran por encima del permitido a nivel mundial, el cual es de 0,3% y por lo tanto esto puede limitar su uso medicinal. Además, según los reportado por Islam *et al.*, (2021), tanto el contenido de THC como de CBD pueden estar asociados como indicadores de estrés, ya que sus concentraciones aumentaron al modificar las condiciones del espectro de luz y este mismo comportamiento también se ha observado en plantas de cannabis bajo estrés hídrico (Caplan *et al.*, 2019). Esto puede estar asociado a que, las plantas de cannabis contienen los cannabinoides en su forma ácida (THCA y CBDA) y son almacenados mediante su descarboxilación transformándolos en sus formas naturales (THC y CBD). Durante el proceso de oxidación del CBGA, se produce peróxido de hidrogeno y THCA, aumentando finalmente el contenido de THC (Sirikantaramas *et al.*, 2005; Taschwer and Schmid, 2015).

El rendimiento de CBD no solo está relacionado a su contenido en las inflorescencias, sino que también depende de la biomasa de las inflorescencias. Como se observó en este estudio (Fig. 10D), bajo luz blanca se presentó una mayor acumulación de CBD por gramo de flor seca, lo que contribuye al rendimiento de CBD. Resultados semejantes fueron encontrados por Khajuria *et al.*, (2020) en plantas de *C. sativa*. Esto puede deberse a los efectos de los cannabinoides en la maquinaria fotosintética, ya que tanto el CBD como el THC tienen efectos antioxidantes, debido a que el CBD es un compuesto a base de resorcinol que tiene propiedades antioxidantes (Giacoppo *et al.*, 2017). Sin embargo, el CBD es un eliminador de radicales libres más potente que el THC) y se ha demostrado su efecto en la protección del aparato fotosintético (Zhao y Zou, 2002; Hacke *et al.*, 2019). Por lo tanto, se sugiere que en cuanto al nivel de fotosíntesis se presentó una mayor protección en las plantas de cannabis crecidas bajo luz blanca, debido a que presentaron un mayor contenido de CBD y una mayor acumulación por gramo de flor seca.

## 2.6 Conclusión

La luz DR/W generó condiciones de luz que no son óptimas para las plantas de *C. sativa*, causando que estas presenten una menor conductancia estomática y una menor eficiencia fotoquímica debido a una disminución en la tasa de transporte de electrones. Esto hizo que las plantas de cannabis aumentaran la traslocación de fotoasimilados hacia las inflorescencias a costa del desarrollo y modificando la producción de metabolitos secundarios. Así las plantas de cannabis bajo luz DR/W pese a que no se presentaron diferencias significativas en cuanto al rendimiento en flor seca, el contenido de CBD fue menor y por lo tanto presentaron una menor producción de CBD por gramo de flor seca. Por otro lado, presentaron un mayor contenido de THC en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca, el cual no supera el límite permitido en Colombia (1%) para plantas de *C. sativa* no psicoactivas. En contraste, la luz blanca generó condiciones de iluminación que permitieron una adecuada sinergia entre las señales producidas por los fotorreceptores, lo que permitió el funcionamiento normal del aparato fotosintético, debido a una mayor conductancia estomática y una mayor eficiencia fotoquímica, lo que llevó finalmente a un aumento en la producción de fotoasimilados, aumentando la producción de CBD por gramo de flor seca.

## 2.7 Bibliografía

- Amaki, Amaki, W., Yamazaki, N., Ichimura, M., Watanabe, H. 2011. EFFECTS OF LIGHT QUALITY ON THE GROWTH AND ESSENTIAL OIL CONTENT IN SWEET BASIL. *Acta Horticulturae*, (907), 91–94. doi:10.17660/ActaHortic.2011.907.9.
- Aasamaa, K., Aphalo, P. J. 2016. Effect of vegetational shade and its components on stomatal responses to red, blue and green light in two deciduous tree species with different shade tolerance. *Environmental and experimental botany*, 121, 94-101. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.01.004>.
- Agarwal, A., Gupta, S. D., Barman, M., Mitra, A. 2018. Photosynthetic apparatus plays a central role in photosensitive physiological acclimations affecting spinach (*Spinacia oleracea* L.) growth in response to blue and red photon flux ratios. *Environmental and Experimental Botany*, 156, 170-182. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.009>.
- Allorent, G., Petroustos, D. 2017. Photoreceptor-dependent regulation of photoprotection. *Current Opinion in Plant Biology*, 37, 102–108. doi:10.1016/j.pbi.2017.03.016.
- Aizpurua-Olaizola, O., Soydaner, U., Öztürk, E., Schibano, D., Simsir, Y., Navarro, P., Etxebarria, N., Usobiaga, A. 2016. Evolution of the Cannabinoid and Terpene Content during the Growth of *Cannabis*

- sativa* Plants from Different Chemotypes. *Journal of Natural Products*, 79(2), 324–331. doi:10.1021/acs.jnatprod.5b00949.
- Backer, R., Schwinghamer, T., Rosenbaum, P., McCarty, V., Eichhorn Bilodeau, S., Lyu, D., Ahmed, B., Robinson, G., Lefsrud, M., Wilkins, O., Smith, D. L. 2019. Closing the Yield Gap for Cannabis: A Meta-Analysis of Factors Determining Cannabis Yield. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.00495.
  - Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N., Radoglou, K. 2018. Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae*, 235, 437–451. doi:10.1016/j.scienta.2018.02.058.
  - Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini R. CasalJ.J. 2012. Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. *Plant Physiology* 158, 1475–1484. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187237>.
  - Caplan, D., Dixon, M., Zheng, Y. 2019. Increasing inflorescence dry weight and cannabinoid content in medical cannabis using controlled drought stress. *HortScience*, 54, 964–969. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI113510-18>.
  - Chandra, S., Lata, H., Mehmedic, Z., Khan, I. A., ElSohly, M. A. 2015. Light dependence of photosynthesis and water vapor exchange characteristics in different high  $\Delta^9$ -THC yielding varieties of *Cannabis sativa* L. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 2(2), 39-47. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jarmap.2015.03.002>.
  - Chen, L., Zhang, K., Gong, X., Wang, H., Gao, Y., Wang, X., Zeng, Z., Hu, Y. 2020. Effects of different LEDs light spectrum on the growth, leaf anatomy, and chloroplast ultrastructure of potato plantlets in vitro and minituber production after transplanting in the greenhouse. *Journal of Integrative Agriculture*, 19(1), 108–119. doi:10.1016/s2095-3119(19)62633-x.
  - Cockson, P., Landis, H., Smith, T., Hicks, K., Whipker, B.E. 2019. Characterization of Nutrient Disorders of *Cannabis sativa*. *Appl. Sci.* 9, 4432. <https://doi.org/10.3390/app9204432>.
  - Cumming, G., Fidler, F., Vaux, D. L. 2007. Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, 177(1), 7–11. doi:10.1083/jcb.200611141.
  - Degenhardt, F., Stehle, F., Kayser, O. 2017. The Biosynthesis of Cannabinoids. *Handbook of Cannabis and Related Pathologies*, 13–23. doi:10.1016/b978-0-12-800756-3.00002-8
  - Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierc, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huche´-The´lier, L., Boumaza, R. 2016. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 4–21. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.010.
  - Dieleman, J. A., De Visser, P. H., Meinen, E., Grit, J. G., Dueck, T. 2019. Integrating morphological and physiological responses of tomato plants to light quality to the crop level by 3D modelling. *Frontiers in plant science*, 10, 839. doi: 10.3389/fpls.2019.00839.
  - Dumont, J., Spicher, F., Montpied, P., Dizengremel, P., Jolivet, Y., Le Thiec, D. 2013. Effects of ozone on stomatal responses to environmental parameters (blue light, red light, CO<sub>2</sub> and vapour pressure

- deficit) in three *Populus deltoides* × *Populus nigra* genotypes. *Environmental Pollution*, 173, 85-96. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2012.09.026>.
- Eichhorn Bilodeau, S., Wu, B.-S., Rufyikiri, A.-S., MacPherson, S., Lefsrud, M. 2019. An Update on Plant Photobiology and Implications for Cannabis Production. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.00296.
  - Eaves, J., Eaves, S., Morphy, C., Murray, C. 2019. The relationship between light intensity, cannabis yields, and profitability. *Agronomy Journal*, 112(2), 1466–1470. doi:10.1002/agj2.20008.
  - Giacoppo, S., Gugliandolo, A., Trubiani, O., Pollastro, F., Grassi, G., Bramanti, P., Mazzon, E. 2017. Cannabinoid CB2 receptors are involved in the protection of RAW264.7 macrophages against the oxidative stress: an in vitro study. *European Journal of Histochemistry*, 61(1). doi:10.4081/ejh.2017.2749.
  - Hacke, A. C., Lima, D., de Costa, F., Deshmukh, K., Li, N., Chow, A., Marques, J.A., Pereira, R.P., Kerman, K. 2019. PROBING THE ANTIOXIDANT ACTIVITY OF Δ9- TETRAHYDROCANNABINOL AND CANNABIDIOL IN CANNABIS SATIVA EXTRACTS. *The Analyst*. doi:10.1039/c9an00890j.
  - Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W., Harbinson, J. 2010. Blue light dose–responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *Journal of experimental botany*, 61(11), 3107-3117.
  - Islam, M. J., Ryu, B. R., Azad, M. O. K., Rahman, M. H., Cheong, E. J., Lim, J.-D., Lim, Y.-S. 2021. Cannabinoids Accumulation in Hemp (*Cannabis sativa* L.) Plants under LED Light Spectra and Their Discrete Role as a Stress Marker. *Biology*, 10(8), 710. doi:10.3390/biology10080710.
  - Izzo, L. G., Mele, B. H., Vitale, L., Vitale, E., Arena, C. 2020. The role of monochromatic red and blue light in tomato early photomorphogenesis and photosynthetic traits. *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104195.
  - Ji, Y., Ouzounis, T., Courbier, S., Kaiser, E., Nguyen, P. T., Schouten, H. J., Visseer, R.G.F., Pierik, R., Marcelis, L.F.M., Heuvelink, E. 2019. Far-red radiation increases dry mass partitioning to fruits but reduces *Botrytis cinerea* resistance in tomato. *Environmental and Experimental Botany*, 103889. doi:10.1016/j.envexpbot.2019.103889.
  - Johnson, G. N., Lawson, T., Murchie, E. H., Raines, C. 2015. Photosynthesis in variable environments. *Journal of Experimental Botany*, 66(9), 2371–2372. doi:10.1093/jxb/erv175
  - Khajuria, M., Rahul, V. P., Vyas, D. 2020. Photochemical efficiency is negatively correlated with the Δ9-tetrahydrocannabinol content in *Cannabis sativa* L. *Plant Physiology and Biochemistry*. 151, 589-600. doi:10.1016/j.plaphy.2020.04.003.
  - Klem, K., Gargallo-Garriga, A., Rattanapichai, W., Oravec, M., Holub, P., Vesela, B., *et al.*, 2019. Distinct Morphological, Physiological, and Biochemical Responses to Light Quality in Barley Leaves and Roots. *Front. Plant Sci.* 10, 1026. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01026>.
  - Li, T., Heuvelink, E., Dueck, T. A., Janse, J., Gort, G., Marcelis, L. F. M. 2014. Enhancement of crop photosynthesis by diffuse light: quantifying the contributing factors. *Annals of Botany*, 114(1), 145–156. doi:10.1093/aob/mcu071.

- Li, J., Yi, C., Zhang, C., Pan, F., Xie, C., Zhou, W., Zhou, C. 2021. Effects of light quality on leaf growth and photosynthetic fluorescence of *Brasenia schreberi* seedlings. *Heliyon*, 7(1), e06082. doi:10.1016/j.heliyon.2021.e06082.
- Long, S. P., Marshall-Colon, A., Zhu, X.-G. 2015. Meeting the Global Food Demand of the Future by Engineering Crop Photosynthesis and Yield Potential. *Cell*, 161(1), 56–66. doi:10.1016/j.cell.2015.03.019.
- Matthews, J. S., Vialet-Chabrand, S., Lawson, T. 2020. Role of blue and red light in stomatal dynamic behaviour. *Journal of Experimental Botany*, 71(7), 2253-2269. doi:10.1093/jxb/erz563.
- Magagnini, G., Grassi, G., Kotiranta, S. 2018. The Effect of Light Spectrum on the Morphology and Cannabinoid Content of *Cannabis sativa* L. *Medical Cannabis and Cannabinoids*, 1(1), 19–27. doi:10.1159/000489030.
- Meas, S., Luengwilai, K., Thongket, T. 2020. Enhancing growth and phytochemicals of two amaranth microgreens by LEDs light irradiation. *Scientia Horticulturae*, 265, 109204. doi:10.1016/j.scienta.2020.109204.
- Miao, Y., Chen, Q., Qu, M., Gao, L., Hou, L. 2019. Blue light alleviates ‘red light syndrome’ by regulating chloroplast ultrastructure, photosynthetic traits and nutrient accumulation in cucumber plants. *Scientia Horticulturae*, 257, 108680. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108680>.
- Muneer, S., Kim, E., Park, J., Lee, J. 2014. Influence of Green, Red and Blue Light Emitting Diodes on Multiprotein Complex Proteins and Photosynthetic Activity under Different Light Intensities in Lettuce Leaves (*Lactuca sativa* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 15(3), 4657–4670. doi:10.3390/ijms15034657.
- Namdar, D., Charuvi, D., Ajjampura, V., Mazuz, M., Ion, A., Kamara, I., Koltai, H. 2019. LED lighting affects the composition and biological activity of *Cannabis sativa* secondary metabolites. *Industrial Crops and Products*, 132, 177–185. doi:10.1016/j.indcrop.2019.02.016. with different leaf chlorophyll concentrations. *AoB PLANTS*, 11(2). doi:10.1093/aobpla/plz013.
- Rodrigues Soares, J.D., Dias, G.M.G., Silva, R.A.L., Pasqual, M., Labory, C.R.G., Asmar, S.A., Ramos, J.D., 2017. Photosynthetic pigments content and chloroplast characteristics of tamarind leaves in response to different colored shading nets. *Aust. J. Crop Sci.* 11 (3), 296.
- Saloner, A., Sacks, M. M., Bernstein, N. 2019. Response of Medical Cannabis (*Cannabis sativa* L.) Genotypes to K Supply Under Long Photoperiod. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi:10.3389/fpls.2019.01369.
- Sirikantaramas, S., Taura, F., Tanaka, Y., Ishikawa, Y., Morimoto, S., Shoyama, Y. 2005. Tetrahydrocannabinolic Acid Synthase, the Enzyme Controlling Marijuana Psychoactivity, is Secreted into the Storage Cavity of the Glandular Trichomes. *Plant and Cell Physiology*, 46(9), 1578–1582. doi:10.1093/pcp/pci166
- Taschwer, M., Schmid, M. G. 2015. Determination of the relative percentage distribution of THCA and Δ9-THC in herbal cannabis seized in Austria – Impact of different storage temperatures on stability. *Forensic Science International*, 254, 167–171. doi:10.1016/j.forsciint.2015.07.019.

- Su, N., Wu, Q., Shen, Z., Xia, K., Cui, J. 2013. Effects of light quality on the chloroplastic ultrastructure and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings. *Plant Growth Regulation*, 73(3), 227–235. doi:10.1007/s10725-013-9883-7.
- Wang, J., Lu, W., Tong, Y., Yang, Q. 2016. Leaf Morphology, Photosynthetic Performance, Chlorophyll Fluorescence, Stomatal Development of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) Exposed to Different Ratios of Red Light to Blue Light. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.00250.
- Wei, X., Zhao, X., Long, S., Xiao, Q., Guo, Y., Qiu, C., Qiu, C., Wang, Y. 2021. Wavelengths of LED light affect the growth and cannabidiol content in *Cannabis sativa* L. *Industrial Crops and Products*, 165, 113433. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113433.
- Wu, Q., Su, N., Shen, W., Cui, J. 2014. Analyzing photosynthetic activity and growth of *Solanum lycopersicum* seedlings exposed to different light qualities. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(6), 1411–1420. doi:10.1007/s11738-014-1519-7.
- Xu, Y., Yang, M., Cheng, F., Liu, S., Liang, Y. 2020. Effects of LED photoperiods and light qualities on in vitro growth and chlorophyll fluorescence of *Cunninghamia lanceolata*. *BMC Plant Biology*, 20(1). doi:10.1186/s12870-020-02480-7.
- Yang, X., Xu, H., Shao, L., Li, T., Wang, Y., Wang, R. 2018. Response of photosynthetic capacity of tomato leaves to different LED light wavelength. *Environmental and Experimental Botany*, 150, 161–171. doi:10.1016/j.envexpbot.2018.03.0.
- Yoshida, H., Mizuta, D., Fukuda, N., Hikosaka, S., Goto, E. 2016. Effects of varying light quality from single-peak blue and red light-emitting diodes during nursery period on flowering, photosynthesis, growth, and fruit yield of everbearing strawberry. *Plant Biotechnology*, 33(4), 267–276. doi:10.5511/plantbiotechnology.16.
- Zhao, H. J., Zou, Q. 2002. Protective effects of exogenous antioxidants and phenolic compounds on photosynthesis of wheat leaves under high irradiance and oxidative stress. *Photosynthetica*, 40(4), 523-527. <https://doi.org/10.1023/A:1024339716382>.
- Zhu, X.-G., Long, S. P., Ort, D. R. 2010. Improving Photosynthetic Efficiency for Greater Yield. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1), 235–261. doi:10.1146/annurev-arplant-042809-112206.



### 3. Discusión general

Se ha generado un aumento en el uso de luces LEDs como fuente de luz artificial en cultivos bajo condiciones controladas en invernadero con el fin de incrementar el rendimiento de los cultivos. Aun así, no se ha caracterizado el efecto de la fuente de luz tipo DR/White sobre el desempeño fisiológico en cultivos comerciales de *Cannabis sativa*. Los resultados obtenidos en este estudio mostraron que bajo luz DR/W se modificó el desempeño fisiológico de las plantas de *C. sativa*, lo que causó una disminución en la altura y en la biomasa de las hojas, aun así, con respecto al rendimiento en términos de flor seca no se presentaron diferencias, ya que se observó una mayor distribución de biomasa hacia las inflorescencias. No obstante, se observó una modificación en la síntesis de cannabinoides, aumentando el contenido de THC y disminuyendo el de CBD. En comparación, las tres variedades crecidas bajo luz blanca presentaron una mayor altura, un aumento en la biomasa de las hojas y mayor contenido de CBD. Por lo tanto, la calidad de la luz afectó la fisiología de las plantas alterando su arquitectura, la acumulación de biomasa, el tamaño de las hojas y la síntesis de metabolitos secundarios.

Con el uso de luces LED existe el reto de diseñar el sistema óptimo de luz específico para cada cultivo. Esto se debe a que las luces LED tienen una banda de onda de salida más estrecha que las luces tradicionales, lo que genera un efecto mayor en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Folta *et al.*, 2005; Landi *et al.*, 2020). Tanto la luz blanca como la luz DR/W no tuvieron efecto en la fenología de las plantas de *C. sativa*, sin embargo entre las variedades si se observaron un cambio entre los días a diferenciación floral, en donde la variedad SC tanto bajo luz blanca como luz DR/W presentó el menor tiempo entre el inicio y la diferenciación floral (70 dds), mientras la variedad CW presentó el mayor número de días (75 dds) (Fig.1), datos similares fueron encontrados por Cosentino *et al.*, (2012) en plantas de *C. sativa*. Esto se debe a que la planta de *C. sativa* es una planta de día corto con un fotoperiodo de aproximadamente 12 a 16 h. Por lo tanto, la floración está fuertemente controlada por el fotoperiodo y ocurre cuando el periodo de oscuridad alcanza al menos las 12 horas por día (Babei *et al.*, 2022), esto se debe a que la planta regula los procesos de desarrollo de acuerdo con la hora y la duración del día, como el inicio de la floración (Song *et al.*, 2015; Danzinger and Bernstein, 2021). Finalmente, se observó que la variedad SC en ambos tratamientos de luces presentó el menor número de días a

cosecha (52 días) en comparación con las variedades CW y HC (Fig 1). Esto se debe tener en cuenta, ya que nos indica que la variedad SC presenta un ciclo de cultivo más corto, lo cual es una ventaja para la producción de un mayor número de ciclos al año.

En este estudio se observó que, en cuanto a la altura, las plantas que crecieron bajo luz DR/W presentaron una reducción en la tasa de elongación semanal de 2 cm, en comparación con las plantas crecidas bajo luz blanca (Fig. 2), causando que bajo la luz DR/W se presentaran las menores alturas desde los 20 dds hasta los 95 dds, en donde la variedad CW presento las menores alturas (17 cm – 113 cm). Resultados semejantes fueron encontrados por Lalge *et al.*, (2017) en plantas de *C. sativa*. Estos efectos en el crecimiento y desarrollo se deben a que las diferentes longitudes de onda de la luz tienen un efecto en la regulación de la fotosíntesis y en la fotomorfogénesis (Muneer *et al.*, 2014; Hernández and Kubota, 2016). La luz es esencial para promover el crecimiento de las plantas a través de la estimulación de los fotorreceptores, los cuales perciben las diferentes longitudes de onda de la luz, una vez activado el fotorreceptor induce una cascada de reacciones promovidas principalmente por vías de transducción de señales, lo que resulta en cambios en la expresión de genes (Bou-Torrent *et al.*, 2008; Dou and Niu, 2020).

Además, todos los fotorreceptores regulan el crecimiento dependiente de luz de las plantas, proceso conocido como fotomorfogénesis, en donde se generan cambios en la morfología, mediante cambios en la estructura celular como respuesta al cambio en el ambiente (de Carbonnel *et al.*, 2010). Esto se pudo observar en la morfología de las hojas, en donde las plantas de cannabis bajo luz DR/W presentaron una menor área foliar (209 cm<sup>2</sup> – 5549 cm<sup>2</sup>) comparadas con aquellas bajo luz blanca (333 cm<sup>2</sup> – 8625 cm<sup>2</sup>) (Fig. 3A). Del mismo modo se observó que a partir de los 35 dds las plantas bajo luz DR/W presentaron menores valores de AFE, en comparación con las plantas bajo luz blanca (Fig. 3B). Esto se debe a que, bajo condiciones con una alta proporción de rojo y muy baja de rojo lejano, se disminuye la tasa de elongación y expansión celular debido a la sobreexcitación del fitocromo. La reducción en las características morfológicas como la altura y al área foliar bajo las luces DR/W también se presentó en plantas de *Solanum lycopersicum*, *Platanus orientalis* (Arena *et al.*, 2016) y en plantas de *C. sativa* (Lalge *et al.*, 2017). Por lo tanto, las plantas perciben estos cambios en las longitudes de luz y generan respuestas que permitan optimizar su desarrollo bajo estas condiciones (Robson *et al.*, 2015; Hamdani *et al.*, 2018).

Bajo luz DR/W las plantas de cannabis presentaron una menor masa seca de la parte aérea en comparación con las presentadas en las plantas bajo luz blanca (Fig. 4A-D). Este desempeño se presenta por cambios metabólicos inducidos por la falta de longitudes de onda de FR y de luz azul, ya que para un desarrollo normal en la planta se requiere el efecto sinérgico de los fotorreceptores (Chaves *et al.*, 2011). Una mayor cantidad de luz roja induce una reducción de la biomasa y del área foliar, modificando la arquitectura de las plantas a una más compacta (Su *et al.*, 2014; Miao *et al.*, 2016). Lo anterior está asociado a una mayor estimulación de los fitocromos debido a la deficiencia de FR, generando un desbalance en la relación R:FR, afectando el crecimiento de las plantas (Yu *et al.*, 2016). Otro factor que está relacionado con esta modificación en plantas que crecen en estas condiciones, es la baja relación Azul:Roja, por lo tanto, el efecto causado en el crecimiento es depende de la luz roja en la fotosíntesis y esto puede ser causado por una baja capacidad fotosintética (Hogewoning *et al.*, 2010). Además, la luz DR/W no presento luz FR, lo que altero la relación R:FR y esta relación en términos del aparato fotosintético controla varios parámetros, como el grosor de las hojas y la regulación estomática (Demotes-Mainard *et al.*, 2016).

En este estudio, no se observó un efecto del tipo de luz en el contenido relativo de clorofilas. Se debe tener en cuenta que esta luz se suministró solamente durante la fase vegetativa, lo que puede afectar este resultado. Sin embargo, la variedad HC presentó el mayor contenido relativo de clorofilas, mientras que la variedad CW presentó el más bajo (Fig. 7), resultados similares fueron encontrados por Danziger and Bernstein, (2021) en plantas de *C. sativa*. Esto puede deberse a la luz azul presente en ambos tratamientos de luces, ya que tanto la biosíntesis de las clorofilas como la conductancia estomática son estimulados por la activación de las fototropinas por la luz azul (Boccalandro *et al.*, 2012). Otro fotorreceptor que regula el desarrollo de las clorofilas mediante la luz azul son los criptocromos (Hogewoning *et al.*, 2010; Li *et al.* 2017). Por lo tanto, la luz DR/W como la luz blanca, permiten la síntesis de clorofilas y su concentración.

Para la conductancia estomática se observó un efecto de la luz DR/W, a partir de los 35 dds en donde se presentó una menor conductancia en las plantas bajo luz DR/W, en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca (Fig. 8A). Se sabe que la morfogénesis de los estomas está controlada tanto a nivel genético como por los factores ambientales, siendo la luz uno de los más importantes. El movimiento estomático es

regulado tanto por la luz roja como por la azul. La apertura estomática inducida por la luz azul está mediada por las fototropinas y los criptocromos (Horrer *et al.*, 2005; Kong and Zhen, 2020). El control de la luz sobre el desarrollo de los estomas es a través de una diafonía entre el sistema de señalización criptocromo-fitocromo-COP1 y la vía de señalización de la proteína quinasa activada por mitógeno (Kang *et al.*, 2009). La luz azul es requerida para la activación de las fototropinas, las quinasas autofosforilantes Ser/Thr específicas de las plantas y las fototropinas activadas transmiten las señales a la ATPasa-H<sup>+</sup> de la membrana plasmática para su activación (Kong and Zhen, 2020). Mientras que las respuestas de las células guardas a la luz roja se debe en parte a respuestas indirectas dirigidas por la luz roja en la captación intercelular de CO<sub>2</sub> en el mesófilo (Araujo *et al.*, 2011).

En este estudio se utilizó la luz multiespectral DR/W, en la cual se encuentran tanto luz azul como luz roja, en donde la luz azul mantiene el balance en la estimulación criptocromo/fitocromo (Huché-Thélier *et al.*, 2016). Uno de los efectos de la estimulación es en la apertura estomática dirigida por luz azul, la cual puede mantener la capacidad fotosintética (Brunetti *et al.*, 2015). Esto se pudo observar en este estudio, en donde bajo luz DR/W se presentaron temperaturas foliares similares o más bajas que las presentadas en las plantas crecidas bajo luz blanca (Fig. 8B), teniendo en cuenta que, las plantas bajo luz DR/W presentaron una menor conductancia estomática. Por lo tanto, al no presentarse un efecto en el contenido relativo de clorofilas y mantener valores de conductancia estomática que permitan la aireación suficiente del tejido del mesófilo, se puede suponer que la planta realizó un ajuste en la apertura estomática teniendo menor temperatura y manteniendo el CO<sub>2</sub> requerido para la fotosíntesis, evitando niveles limitantes.

Aunque no se presentó una limitación estomática, las plantas de *C. sativa* que crecieron bajo la luz DR/W presentaron los menores valores de la eficiencia cuántica del PSII ( $F_v/F_m$ ) en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca (Fig. 9A). Resultados similares fueron encontrados por Khajuria *et al.* (2020) en plantas de *C. sativa* bajo condiciones de invernadero. Este mismo efecto en cuanto a la disminución en la tasa fotosintética se ha observado en plantas de *Triticum* spp (Yano and Fujiwara, 2012), *Oryza sativa* (Matsuda *et al.*, 2004) y *Lactuca sativa* (Muneer *et al.*, 2014), lo que muestra que las plantas tienen una baja capacidad adaptativa para aclimatar el aparato fotosintético para la fijación de CO<sub>2</sub> bajo condiciones de mayor cantidad de luz roja (Landi *et al.*, 2020). La

disminución de la tasa fotosintética puede estar asociada con los cambios en los complejos proteicos de subunidades múltiples de PSI y PSII, así como una limitación en la tasa de transporte de electrones. El desbalance entre la degradación y el reemplazo de la proteína D1 o por la ausencia de las proteínas del centro de la antena CP47 y CP43 son los causantes de la limitación en el transporte de electrones (Miao *et al.*, 2016).

Teniendo en cuenta lo anterior, se observó en este estudio que las plantas de *C. sativa* que crecieron bajo luz DR/W presentaron una menor tasa de transporte de electrones en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca (Fig. 9B), como se ha observado en plantas que crecen bajo mayores contenidos de rojo por tiempo prolongado como lo encontrado por Hogewoning *et al.*, (2010) en *Cucumis sativus*, Wang *et al.*, (2015) en *Houttuynia Cordata* y Trouwborst *et al.*, (2016) en *Cucumis sativus*, en donde se observa valores de la eficiencia cuántica del PSII más bajos en plantas que crecieron bajo luces con mayor espectro de luz roja. Pero también, es importante señalar el efecto de la luz azul, ya que se ha encontrado que la luz azul es más importante que la luz roja para mantener la actividad de los fotosistemas PSII y PSI y el transporte de electrones (Smith *et al.*, 2017; Bayat *et al.*, 2018).

En cuanto al el rendimiento en términos de flor seca por planta, los mayores valores se encontraron en las plantas que crecieron bajo luz DR/W pese a que no se encontraron diferencias significativas tanto entre tratamientos de luces como entre las variedades (Fig. 10A). Por lo tanto, al cambiar las condiciones espectrales de luz se altera la distribución de fotoasimilados siendo estos dirigidos hacia las inflorescencias, este efecto se observa en el tratamiento de luz DR/W, donde se presentó una mayor partición de biomasa hacia a las inflorescencias en comparación con las plantas bajo luz blanca (Fig. 5), lo que indica que el cambio en el espectro de luz puede modificar la partición de fotoasimilados como lo observado por Wei *et al.*, (2021) en plantas de *C. sativa*. Por lo tanto, al modificar las condiciones del espectro de luz, es decir cambiar la relación entre la luz azul y la luz roja y la relación R:FR se estimulan mecanismos de regulación que implican una interacción entre la fotosíntesis y las características morfológicas de la planta, que tienen un efecto en el desarrollo y finalmente en el rendimiento, regulando las vías bioquímicas (Izzo *et al.*, 2019; Danziger and Bernstein, 2021).

En este estudio se observó que, las plantas de *C. sativa* que crecieron bajo luz blanca presentaron tanto una mayor altura como una mayor masa seca de la parte aérea, fueron las que presentaron un mayor contenido de CBD en comparación con las plantas crecidas bajo la luz DR/W (Fig. 10B). Resultados similares fueron encontrados por Khajuria *et al.*, (2020) en plantas de *C. sativa*. Por otro lado, se presentó un efecto negativo de la luz DR/W sobre el contenido de CBD en las plantas, presentando valores significativamente menores comparados con lo presentado bajo luz blanca (Fig. 10B), teniendo en cuenta que bajo este tratamiento de luz las plantas presentaron una limitación a nivel fotosintético figura (Fig. 9A-B). Esto sugiere que, en cuanto a los resultados obtenidos bajo luz blanca, el alto contenido de CBD puede aumentar la eficiencia fotosintética y la producción de biomasa, debido a que el CBD tiene propiedades antioxidantes, generando una mayor protección en el aparato fotosintético (Giacoppo *et al.*, 2017; Hacke *et al.*, 2019). Esto se debe a que, durante la síntesis de cannabinoides el ácido cannabigerólico (CBGA), el cual es el principal precursor de la biosíntesis de cannabinoides, se convertirá en THCA por la THCA sintasa y en CBDA por la CBDA sintasas durante el proceso de oxidación y este proceso está relacionado con la defensa antioxidante en las plantas de *C. sativa* (De Baker *et al.*, 2012; Degenhardt *et al.*, 2017; Magagnini *et al.*, 2018).

Del mismo modo que la producción de biomasa en la inflorescencia, la relación Azul:Rojo que se presentó en las luces DR/W mostró un efecto tanto en la síntesis como acumulación de los cannabinoides (Wei *et al.*, 2021). Este efecto se puede observar en una menor acumulación de cannabinoide por gramo de flor seca (Fig. 10D). Por lo tanto, la composición de la luz tiene un efecto en la síntesis de cannabinoides como lo observado por Namdar *et al.*, (2019) y por Danziger and Bernstein, (2021) en plantas de *C. sativa*. Por otro lado, los valores altos de CBD se encontraron bajo luz blanca, la cual presenta una mayor proporción de luz azul la cual tiene un efecto en la síntesis de metabolitos secundarios, aumentando la concentración de CBD en las plantas. La producción de metabolitos secundarios se ve afectada por el cambio del espectro de luz, la intensidad y duración de la luz (Akula and Ravishankar, 2011). El alto contenido de CBD puede aumentar la eficiencia fotosintética y la producción de biomasa bajo luz blanca, debido a sus propiedades antioxidantes (Giacoppo *et al.*, 2017; Hacke *et al.*, 2019), lo cual se debe a que bajo condiciones de estrés se presenta un aumento en el contenido de cannabinoides (Caplan *et al.*, 2019).

Para las plantas bajo luz DR/W se presentó una mayor concentración de THC en las variedades CW (0,5%) y SC (0,6%) en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca (Fig. 10C), resultados similares fueron obtenidos por Namdar *et al.*, (2019) en plantas de *C. sativa*. Esta concentración de THC presentada en las plantas bajo luz DR/W se encuentra dentro de los valores permitidos para plantas de *C. sativa* no psicoactivas en Colombia 1% (Decreto 811 de 2021). Por lo tanto, la manipulación de la luz puede alterar la síntesis de metabolitos secundarios, así como su concentración (Maganini *et al.*, 2018). Al manipular el espectro de luz genera una condición de estrés en la planta, la cual genera mecanismos de defensa entre ellos la síntesis de metabolitos secundarios y en el caso de las plantas de *C. sativa* la síntesis de CBD y THC (Islam *et al.*, 2021). Los cannabinoides como el THC y el CBD presentan efectos antioxidantes, pero en términos de eliminador de radicales libres el CBD es más efectivo, debido a que el CBD tiene dos hidroxilos en su estructura química, mientras que el THC tiene solo uno. De esta manera el CBD protege el aparato fotosintético (Zhao y Zou, 2002; Hacke *et al.*, 2019). Por lo tanto, en cuanto a las plantas de *C. sativa* que crecieron bajo luz blanca al presentar un mayor contenido de CBD, presentaron una mayor protección del aparato fotosintético. Mientras que las plantas que crecieron bajo luz DR/W se presentó una limitación a nivel fotosintético, debido a una limitación en el transporte de electrones, semejante a lo encontrado por Khajuria *et al.*, (2020). Se ha observado que en plantas de *C. sativa* con altos contenidos de THC se presenta una relación con la inhibición de la absorción de energía, el atrapamiento de energía y el transporte de electrones en PSII y PSI (Khajuria *et al.*, 2020). Esto sugiere que el THC está relacionado con la regulación negativa del proceso fotosintético, debido al aumentar la concentración de THC se aumentaba los "RC silenciosos", los cuales participan en la disipación controlada de la energía de excitación (Bussotti *et al.*, 2011).

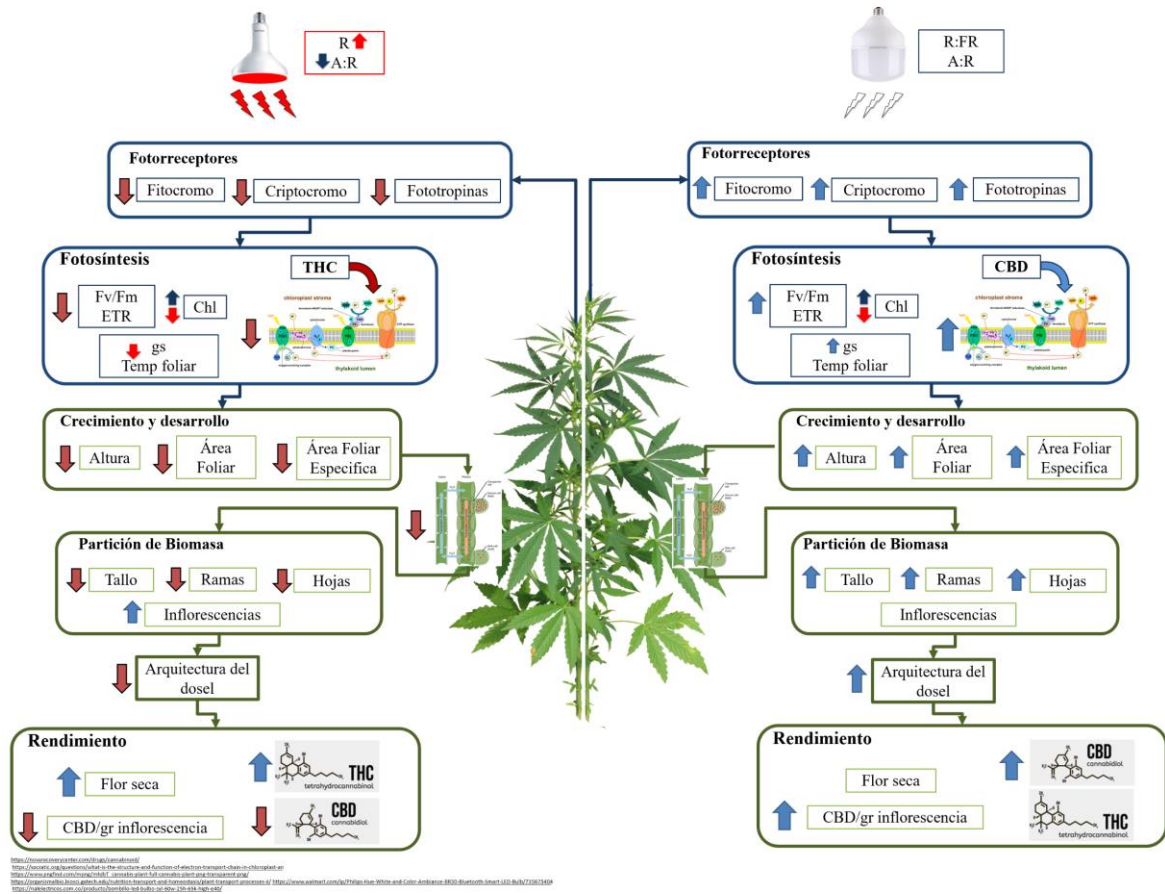
## 4. Conclusiones

La luz DR/W causó alteraciones en el crecimiento y desarrollo de las plantas de *C. sativa* de las tres variedades evaluadas y, por lo tanto, al cambiar la composición del espectro de luz durante la fase vegetativa se generó un cambio en las respuestas de las plantas a nivel

morfológico y fisiológico. El cambio en las respuestas se debe a que la luz DR/W altero las señales de los fotorreceptores, causando una limitación en la maquinaria fotosintética. La limitación en la fotosíntesis altero la señalización y la translocación de fotoasimilados hacia la parte aérea, generando su acumulación en la parte aérea, específicamente en las inflorescencias. Tanto la alteración de las señales de los fotorreceptores como la limitación en la maquinaria fotosintética y la acumulación de fotoasimilados modificaron la arquitectura del dosel de las plantas de *C. sativa* bajo luz DR/W, siendo estas más compactas en comparación con las plantas que crecieron bajo luz blanca. Además, se modificó la síntesis de metabolitos secundarios, dando como resultado una mayor concentración de THC (Fig. 11).

Bajo luz blanca, no se presentó una alteración entre las señales producidas por los fotorreceptores, lo cual se ve reflejado en el crecimiento y desarrollo de las plantas, generando una arquitectura del dosel más abierta, lo que permitió el funcionamiento normal del aparato fotosintético. Lo anterior produjo finalmente a un aumento en la producción de fotoasimilados, aumentando la producción de CBD por gramo de flor seca (Fig. 11). En cuanto al comportamiento de las variedades, se observó que, en términos de crecimiento y desarrollo, así como también en el contenido de CBD, se presentó un mayor crecimiento y desarrollo de las variedades bajo luz blanca, específicamente en las variedades HC y SC, sin embargo, en cuanto al rendimiento en términos de flor seca, no se presentaron diferencias entre las variedades. Por lo tanto, se recomienda el uso de luces blancas suministradas por 6 horas durante la fase vegetativa para la producción de CBD en plantas de *C. sativa*, y luz roja para obtener mayor rendimiento de flor seca, esto lleva a plantas más compactas que permiten un mejor manejo al realizar las prácticas culturales y un aumento en las densidades de siembra. Sin embargo, aunque la concentración de THC no supera el límite legal permitido en Colombia (1%), se debe tener en cuenta el efecto de la concentración de THC en variedades no psicoactivas de *C. sativa*, ya que puede estar relacionado con las limitaciones en el crecimiento y desarrollo de las plantas.





**Figura 11.** Modelo del efecto de dos luces LED (Blanca y DR/W) en los parámetros fisiológicos y de rendimiento en plantas de *Cannabis sativa* L. que crecieron en condiciones de invernadero. La luz DR/W tiene una menor relación Azul:Rojo, alterando las señales producidas por la sinergia entre estos dos tipos de luz, lo que llevó a una sobreexcitación en la actividad del fitocromo. De esta manera, las plantas de *C. sativa* bajo luz DR/W presentaron una menor altura y biomasa del tallo, ramas y hojas, así como también una menor área foliar y área foliar específica, dando como resultado una arquitectura del dosel más compacta, lo cual se refleja en una menor conductancia estomática y una menor eficiencia fotoquímica, debido a una disminución en la tasa de transporte de electrones. Lo anterior mencionado causó en las plantas de *C. sativa* una alteración en la señalización y en la translocación de fotoasimilados hacia las inflorescencias a costa del desarrollo y de la producción de metabolitos secundarios. Esto se pudo observar, ya que las plantas de *C. sativa* bajo luz DR/W presentaron una menor producción de CBD por gramo de flor seca. Por otro lado, presentaron un mayor contenido de THC en comparación con las plantas de

*C. sativa* que crecieron bajo luz blanca. Además, el alto contenido de THC también puede estar asociado en la disminución en la tasa de transporte de electrones. Mientras que bajo luz blanca, las características de la luz generaron una adecuada sinergia entre las señales producidas por los fotorreceptores, lo cual se ve reflejado en el desarrollo de la planta, con una mayor altura y biomasa en la parte aérea, principalmente en el tallos, ramas y hojas, permitiendo una arquitectura del dosel más abierta, lo que permitió el funcionamiento normal del aparato fotosintético, debido a que se presentó una mayor conductancia estomática y una mayor eficiencia fotoquímica, lo que llevó finalmente a un aumento en la producción de fotoasimilados, aumentando la producción de CBD por gramo de flor seca. Además, al presentar una mayor concentración de CBD, se generó una mayor protección del aparato fotosintético, debido a que el CBD es un eliminador de radicales libres más potente que el THC.

## 5. Bibliografía de la discusión general

- Akula, R., Ravishankar, G. A. 2011. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 6(11), 1720–1731. doi:10.4161/psb.6.11.17613.
- Araújo, W. L., Fernie, A. R., Nunes-Nesi, A. 2011. Control of stomatal aperture. *Plant Signaling & Behavior*, 6(9), 1305–1311. doi:10.4161/psb.6.9.16425.
- Arena, C., Tsonev, T., Doneva, D. 2016. The effect of light quality on growth, photosynthesis, leaf anatomy and volatile isoprenoids of a monoterpene-emitting herbaceous species (*Solanum lycopersicum* L.) and an isoprene-emitting tree (*Platanus orientalis* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 130: 122–132.
- Babaei, M., Ajdarian, L., Lajayer, B. A. 2022. Morphological and phytochemical changes of *Cannabis sativa* L. affected by light spectra. In *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*, pp. 119-133.
- Bayat, L., Arab, M., Aliniaefard, S., Seif, M., Lastochkina, O., Li, T. 2018. Effects of growth under different light spectra on the subsequent high light tolerance in rose plants. *AoB PLANTS*, 10(5), ply052. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply052>.
- Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini R. CasalJ.J. 2012. Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. *Plant Physiology* 158, 1475–1484. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187237>.
- Bou-Torrent, J., Roig-Villanova, I., Martínez-García, J. F. 2008. Light signaling: back to space. *Trends in Plant Science*, 13(3), 108–114. doi:10.1016/j.tplants.2007.12.003.
- Brunetti, C., Guidi, L., Sebastiani, F., Tattini, M. 2015. Isoprenoids and phenylpropanoids are key components of the antioxidant defense system of plants facing severe excess light stress. *Environmental and Experimental Botany*, 119, 54–62. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.04.0.
- Caplan, D., Dixon, M., Zheng, Y. 2019. Increasing inflorescence dry weight and cannabinoid content in medical cannabis using controlled drought stress. *HortScience*, 54, 964–969. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13510-18>.
- Chaves, I., Pokorny, R., Byrdin, M., Hoang, N., Ritz, T., Brettel, K., *et al.*, 2011. The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants and animals. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62, 335–364. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103759>.
- Cosentino, S. L., Testa, G., Scordia, D., Copani, V. 2012. Sowing time and prediction of flowering of different hemp (*Cannabis sativa* L.) genotypes in southern Europe. *Industrial Crops and Products*, 37(1), 20–33. doi:10.1016/j.indcrop.2011.11.017.
- Danziger, N., Bernstein, N. 2021. Light matters: Effect of light spectra on cannabinoid profile and plant development of medical cannabis (*Cannabis sativa* L.). *Industrial Crops and Products*, 164, 113351. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113351.
- De Carbonnel, M., Davis, P., Roelfsema, M. R. G., Inoue, S.i., Schepens, I., Lariguet, P., Geisler, M., Shimazaki, k., Hangarter, R., Fankhauser, C. 2010. The Arabidopsis PHYTOCHROME KINASE

- SUBSTRATE2 Protein Is a Phototropin Signaling Element That Regulates Leaf Flattening and Leaf Positioning. *PLANT PHYSIOLOGY*, 152(3), 1391–1405. doi:10.1104/pp.109.150441.
- De Backer, B., Maebe, K., Verstraete, A. G., Charlier, C. 2012. Evolution of the Content of THC and Other Major Cannabinoids in Drug-Type Cannabis Cuttings and Seedlings During Growth of Plants\*. *Journal of Forensic Sciences*, 57(4), 918–922. doi:10.1111/j.1556-4029.2012.02068.x
  - Degenhardt, F., Stehle, F., Kayser, O. 2017. The Biosynthesis of Cannabinoids. *Handbook of Cannabis and Related Pathologies*, 13–23. doi:10.1016/b978-0-12-800756-3.00002-8
  - Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R. 2016. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 4–21. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.010.
  - Dou, H., Niu, G. 2020. Plant responses to light. *Plant Factory*, 153–166. doi:10.1016/b978-0-12-816691-8.00009-1.
  - Folta, K. M., Koss, L. L., McMorrow, R., Kim, H.-H., Kenitz, J. D., Wheeler, R., Sager, J. C. 2005. Design and fabrication of adjustable red-green-blue LED light arrays for plant research. *BMC Plant Biology*, 5(1), 17. doi:10.1186/1471-2229-5-17.
  - Giacoppo, S., Gugliandolo, A., Trubiani, O., Pollastro, F., Grassi, G., Bramanti, P., Mazzon, E. 2017. Cannabinoid CB2 receptors are involved in the protection of RAW264.7 macrophages against the oxidative stress: an in vitro study. *European Journal of Histochemistry*, 61(1). doi:10.4081/ejh.2017.2749.
  - Hacke, A. C., Lima, D., de Costa, F., Deshmukh, K., Li, N., Chow, A., Marques, J.A., Pereira, R.P., Kerman, K. 2019. PROBING THE ANTIOXIDANT ACTIVITY OF  $\Delta^9$ -TETRAHYDROCANNABINOL AND CANNABIDIOL IN CANNABIS SATIVA EXTRACTS. *The Analyst*. doi:10.1039/c9an00890j.
  - Hallik, L., Niinemets, Ü., & Kull, O. 2011. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. *Plant Biology*, no–no. doi:10.1111/j.1438-8677.2011.00472.x
  - Hamdani, S., Khan, N., Perveen, S., Qu, M., Jiang, J., Govindjee, Zhu, X.-G. 2018. Changes in the photosynthesis properties and photoprotection capacity in rice (*Oryza sativa*) grown under red, blue, or white light. *Photosynthesis Research*. doi:10.1007/s11120-018-0589-6.
  - Hernández, R., Kubota, C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 66–74. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.04.0.
  - Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W., Harbinson, J. 2010. Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *Journal of Experimental Botany*, 61(11), 3107–3117. doi:10.1093/jxb/erq132.
  - Horrer, D., Flütsch, S., Pazmino, D., Matthews, J. S. A., Thalmann, M., Nigro, A., Leonhardt, N., Lawson, T., Santelia, D. (2016). Blue Light Induces a Distinct Starch Degradation Pathway in Guard Cells for Stomatal Opening. *Current Biology*, 26(3), 362–370. doi:10.1016/j.cub.2015.12.036.

- Huché-Théliér, L., Crespel, L., Gourrierc, J. L., Morel, P., Sakr, S., Leduc, N. 2016. Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 22–38. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.06.009.
- Islam, M. J., Ryu, B. R., Azad, M. O. K., Rahman, M. H., Cheong, E. J., Lim, J.-D., Lim, Y.-S. 2021. Cannabinoids Accumulation in Hemp (*Cannabis sativa* L.) Plants under LED Light Spectra and Their Discrete Role as a Stress Marker. *Biology*, 10(8), 710. doi:10.3390/biology10080710.
- Izzo, L. G., Mele, B. H., Vitale, L., Vitale, E., Arena, C. 2020. The role of monochromatic red and blue light in tomato early photomorphogenesis and photosynthetic traits. *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104195.
- Kang, C.-Y., Lian, H.-L., Wang, F.-F., Huang, J.-R., Yang, H.-Q. 2009. Cryptochromes, Phytochromes, and COP1 Regulate Light-Controlled Stomatal Development in Arabidopsis. *THE PLANT CELL ONLINE*, 21(9), 2624–2641. doi:10.1105/tpc.109.069765.
- Khajuria, M., Rahul, V. P., Vyas, D. 2020. Photochemical efficiency is negatively correlated with the  $\Delta^9$ -tetrahydrocannabinol content in *Cannabis sativa* L. *Plant Physiology and Biochemistry*. 151, 589-600. doi:10.1016/j.plaphy.2020.04.003.
- Kong, Y., Zheng, Y. 2020. Phototropin is partly involved in blue-light-mediated stem elongation, flower initiation, and leaf expansion: A comparison of phenotypic responses between wild Arabidopsis and its phototropin mutants. *Environmental and Experimental Botany*, 103967. doi:10.1016/j.envexpbot.2019.1039.
- Lalge, A., Cerny, P.E.T.R., Trojan, V.A.C.L.A.V., Vyhnanek, T.O.M.A.S. 2017. The effects of red, blue and white light on the growth and development of *Cannabis sativa* L. *Mendel Net*, 8(9), 646-651.
- Landi, M., Zivcak, M., Sytar, O., Brestic, M., Allakhverdiev, S. I. 2020. Plasticity of photosynthetic processes and the accumulation of secondary metabolites in plants in response to monochromatic light environments: A review. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 148131. doi:10.1016/j.bbabi.2019.148131.
- Li, J., Yi, C., Zhang, C., Pan, F., Xie, C., Zhou, W., Zhou, C. 2021. Effects of light quality on leaf growth and photosynthetic fluorescence of *Brasenia schreberi* seedlings. *Heliyon*, 7(1), e06082. doi:10.1016/j.heliyon.2021.e06082.
- Magagnini, G., Grassi, G., & Kotiranta, S. 2018. The Effect of Light Spectrum on the Morphology and Cannabinoid Content of *Cannabis sativa* L. *Medical Cannabis and Cannabinoids*, 1(1), 19–27. doi:10.1159/000489030.
- Matsuda, R., Ohashi-Kaneko, K., Fujiwara, K., Goto, E., Kurata, K. 2004. Photosynthetic Characteristics of Rice Leaves Grown under Red Light with or without Supplemental Blue Light. *Plant and Cell Physiology*, 45(12), 1870–1874. doi:10.1093/pcp/pch203.
- Miao, Y., Wang, X., Gao, L., Chen, Q., Qu, M. 2016. Blue light is more essential than red light for maintaining the activities of photosystem II and I and photosynthetic electron transport capacity in cucumber leaves. *Journal of Integrative Agriculture*, 15(1), 87–100. doi:10.1016/s2095-3119(15)61202-3.

- Ministerio de Salud y Protección social. 2021. DECRETO NÚMERO 811 DE 2021 Por el cual se sustituye el Título 11 de la Parte 8 del Libro 2 del Decreto 780 de 2016, Único Reglamentario del Sector Salud y Protección Social, en relación con el acceso seguro e informado al uso del cannabis y de la planta de cannabis. <https://www.minjusticia.gov.co/programas-co/cannabis-con-fines-medicinales-y-cientificos/Documents/2021/DECRETO%20811%20DEL%2023%20DE%20JULIO%20DE%202021.pdf>.
- Muneer, S., Kim, E., Park, J., Lee, J. 2014. Influence of Green, Red and Blue Light Emitting Diodes on Multiprotein Complex Proteins and Photosynthetic Activity under Different Light Intensities in Lettuce Leaves (*Lactuca sativa* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 15(3), 4657–4670. doi:10.3390/ijms15034657.
- Namdar, D., Charuvi, D., Ajjampura, V., Mazuz, M., Ion, A., Kamara, I., Koltai, H. 2019. LED lighting affects the composition and biological activity of *Cannabis sativa* secondary metabolites. *Industrial Crops and Products*, 132, 177–185. doi:10.1016/j.indcrop.2019.02.016.
- Robson, T. M., Klem, K., Urban, O., Jansen, M. A. K. 2015. Re-interpreting plant morphological responses to UV-B radiation. *Plant, Cell & Environment*, 38(5), 856–866. doi:10.1111/pce.12374.
- Smith, H. L., McAusland, L., Murchie, E. H. 2017. Don't ignore the green light: exploring diverse roles in plant processes. *Journal of Experimental Botany*, 68(9), 2099–2110. doi:10.1093/jxb/erx098.
- Song, Y. H., Shim, J. S., Kinmonth-Schultz, H. A., Imaizumi, T. 2015. Photoperiodic Flowering: Time Measurement Mechanisms in Leaves. *Annual Review of Plant Biology*, 66(1), 441–464. doi:10.1146/annurev-arplant-043014-115555.
- Su, N., Wu, Q., Shen, Z., Xia, K., Cui, J. 2014. Effects of light quality on the chloroplastic ultrastructure and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings. *Plant Growth Regulation*, 73(3), 227–235. doi:10.1007/s10725-013-9883-7.
- Trouwborst, G., Hogewoning, S. W., van Kooten, O., Harbinson, J., Van Ieperen, W. 2016. Plasticity of photosynthesis after the “red light syndrome” in cucumber. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 75–82. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.0.
- Wang, Z., Tian, J., Yu, B., Yang, L., Sun, Y. 2015. LED light spectrum affects the photosynthetic performance of *Houttuynia cordata* seedlings. *Am. J. Opt. Photonics*, 3(3), 38-42. doi: 10.11648/j.ajop.20150303.12.
- Wei, X., Zhao, X., Long, S., Xiao, Q., Guo, Y., Qiu, C., Qiu, C., Wang, Y. 2021. Wavelengths of LED light affect the growth and cannabidiol content in *Cannabis sativa* L. *Industrial Crops and Products*, 165, 113433. doi:10.1016/j.indcrop.2021.113433.
- Yano, A., Fujiwara, K. 2012. Plant lighting system with five wavelength-band light-emitting diodes providing photon flux density and mixing ratio control. *Plant Methods*, 8(1), 46. doi:10.1186/1746-4811-8-46.
- Yu, W., Liu, Y., Song, L., Jacobs, D. F., Du, X., Ying, Y., Shao, Qingsong, Wu, J. 2016. Effect of Differential Light Quality on Morphology, Photosynthesis, and Antioxidant Enzyme Activity in *Camptotheca acuminata* Seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(1), 148–160. doi:10.1007/s00344-016-9625-y.

- Zhao, H. J., Zou, Q. 2002. Protective effects of exogenous antioxidants and phenolic compounds on photosynthesis of wheat leaves under high irradiance and oxidative stress. *Photosynthetica*, 40(4), 523-527.