

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**INTERACCIÓN DÉFICIT HÍDRICO-AMBIENTE LUMÍNICO EN LA
RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DE PLANTAS DE SOJA
(*Glycine max* (L.) Merrill)**

por

Noelia Carolina TORRES CORBO

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2024**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Dra. María Martha Sainz

Codirector/a:

Dr. Gastón Quero

Tribunal:

Dr. Gastón Quero

Dr. Esteban Casaretto

Dra. Andrea Rodriguez

Fecha:

13 de diciembre de 2024

Estudiante:

Noelia Carolina Torres Corbo

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Agronomía, docentes y compañeros que formaron parte de este proceso.

A Marta Sainz y Gastón Quero por guiarme y dedicarme su tiempo durante todo el trabajo final de grado.

A Mauro, quien fue parte de este trabajo y gran compañero.

Gracias a mis padres por darme la oportunidad de estudiar y desarrollarme como persona y a toda mi familia y amigos que me acompañaron este tiempo.

Gracias...

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN	2
AGRADECIMIENTOS	3
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	5
RESUMEN	6
SUMMARY	7
1 INTRODUCCIÓN.....	8
1.1 OBJETIVOS	9
1.1.1 Objetivo general	9
1.1.2 Objetivos específicos	9
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	10
2.1 FISIOLÓGÍA DE LA FOTOSÍNTESIS.....	10
2.1.1 Fase fotoquímica.....	10
2.1.2 Fase bioquímica.....	12
2.1.3 Mecanismos de fotoprotección.....	13
2.2 FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LA FOTOSÍNTESIS	13
2.2.1 Temperatura.....	13
2.2.2 Disponibilidad de agua en el suelo	14
2.2.3 Ambiente lumínico	14
2.2.3.1 Calidad espectral.....	15
2.3 CUANTIFICACIÓN DEL PROCESO FOTOSINTÉTICO.....	16
2.3.1 Partición de energía	18
3 MATERIALES Y MÉTODOS	20
3.1 GERMOPLASTMA Y CONDICIONES DE CRECIMIENTO	20
3.2 TEMPERATURA, HUMEDAD RELATIVA Y DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR	20
3.3 AMBIENTES LUMÍNICOS	21
3.4 CONDICIÓN HÍDRICA	23
3.5 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA.....	24
3.6 PARTICIÓN DE ENERGÍA	24
3.7 DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	25
4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	27
4.1 CONTENIDO DE AGUA DEL SUSTRATO	27
4.2 PARTICIÓN DE ENERGÍA EN EL PSII.....	28
4.2.1 Efecto de la interacción genotipo, ambiente lumínico y condición hídrica sobre la partición de energía	28
5 CONCLUSIONES	36
6. BIBLIOGRAFÍA.....	37
7. ANEXOS	42

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla No.

Página

Tabla 1. Temperatura, humedad relativa y déficit de presión de vapor	21
Tabla 2. Intervalo de longitudes de onda e intensidad lumínica de los ambientes lumínicos	23

Figura No.

Página

Figura 1. Estructura del cloroplasto	10
Figura 2. Fase fotoquímica y bioquímica de la fotosíntesis	12
Figura 3. Espectro de ondas electromagnéticas con sus respectivas longitudes de onda 15	
Figura 4. Análisis de quenching de la fluorescencia y posterior análisis de relajación.	18
Figura 5. Plantas creciendo en los distintos ambientes lumínicos.....	22
Figura 6. Distribución de la composición espectral de ambientes lumínicos	22
Figura 7. Medición de fluorescencia de la clorofila con fluorómetro de modulación por amplitud de pulsos	24
Figura 8. Porcentaje de agua del sustrato en peso para los genotipos DM6.8i y G560128	
Figura 9. Rendimiento cuántico del PSII	30
Figura 10. Rendimiento cuántico del quenching no fotoquímico no basal.....	32
Figura 11. Rendimiento cuántico de procesos constitutivos de disipación basal.....	35

RESUMEN

La soja es el principal cultivo agrícola del Uruguay. Su rendimiento presenta variabilidad frente a las condiciones hídricas de desarrollo, la disponibilidad de nutrientes en el suelo, así como también el ambiente lumínico de crecimiento. El presente trabajo tuvo como objetivo analizar la respuesta de la actividad fotosintética en hojas de soja (*Glycine max*) frente a cambios en el ambiente lumínico con diferente composición espectral (luz blanca, luz blanca enriquecida en rojo, luz azul y luz roja) y a la condición hídrica (control y déficit). Se utilizaron dos genotipos (Don Mario 6.8i y Génesis 5601) y se realizaron cuatro repeticiones por tratamiento. Los tratamientos se definieron por la interacción del factor genotipo (Don Mario 6.8i y Génesis 5601), el factor condición hídrica (control y déficit), el factor ambiente lumínico (blanco1, blanco2, azul y rojo) y un nivel de factor luz actínica ($850 \mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Se estudió la partición de energía en el PSII en base a tres parámetros principales (Φ_{PSII} , Φ_{NPQ} y Φ_{NO}) y a dos subparámetros ($\Phi_{\text{NPQ}\cdot\text{fast}}$ y $\Phi_{\text{NPQ}\cdot\text{slow}}$). A su vez se realizaron análisis de varianza para establecer si hubo efecto significativo de los factores sobre los parámetros estudiados y se realizó un análisis de contrastes para establecer diferencias entre las medias de los tratamientos. Se evidenció que el ambiente lumínico de desarrollo de una planta de soja determina la eficiencia del PSII, así como también que la calidad espectral del ambiente lumínico de desarrollo determina la estrategia de partición de energía de una hoja funcional de soja. También se evidenció que la combinación del déficit hídrico y la deficiencia espectral baja la eficiencia de la fase fotoquímica del proceso fotosintético.

Palabras Clave: soja, fotosíntesis, ambiente lumínico, calidad espectral, déficit hídrico

SUMMARY

Soybean is the main agricultural crop in Uruguay. Its yield varies depending on water conditions during growth, the availability of soil nutrients, as well as the light environment for growth. The objective of the study was to analyze the photosynthetic activity response in soybean (*Glycine max*) leaves to changes in light environments with different spectral compositions (white light, white light enriched in red, blue light, and red light) and water conditions (control and Deficit). Two genotypes (Don Mario 6.8i and Génesis 5601) were used, and four replicates were performed per treatment. The treatments were defined by the interaction of the genotype factor (Don Mario 6.8i and G5601), the water condition factor (control and Deficit), the light environment factor (White1, White2, Blue, and Red), and a level of actinic light factor (850 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Energy partitioning in PSII was studied based on three main parameters (Φ_{PSII} , Φ_{NPQ} , and Φ_{NO}) and two sub-parameters ($\Phi_{\text{NPQ.fast}}$ and $\Phi_{\text{NPQ.slow}}$). Additionally, variance analyses were conducted to determine whether there was a significant effect of the factors on the studied parameters, and a contrast analysis was performed to establish differences between the treatment means. It was evident that the light environment during the development of a soybean plant determines PSII efficiency, as well as that the spectral quality of the development light environment determines the energy partitioning strategy in a functional soybean leaf. It was also found that the combination of water deficit and spectral deficiency reduces the efficiency of the photochemical phase of the photosynthetic process.

Keywords: soybean, photosynthesis, light environment, spectral quality, water deficit

1 INTRODUCCIÓN

La soja (*Glycine max*) es una leguminosa originaria de Asia Oriental y es de gran importancia a nivel mundial. En Uruguay es el principal cultivo agrícola por su producción, así como también por su superficie sembrada. Según estadísticas publicadas recientemente por el Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP), actualmente existen 908 mil hectáreas sembradas de soja con una producción de 1.707.708 toneladas (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2021).

El cultivo de soja mayormente se realiza bajo condiciones de secano y la disponibilidad de agua es una de las principales limitantes para su rendimiento. Esta depende no solo de las condiciones climáticas sino también de la capacidad del suelo de retener y liberar el agua disponible para las plantas. Otro factor limitante es la disponibilidad de nutrientes en la solución del suelo, siendo el nitrógeno un macronutriente esencial para el crecimiento de los organismos. Las leguminosas tienen la capacidad de establecer una relación simbiótica con bacterias del género de los rizobios, las cuales son capaces de reducir (o fijar) nitrógeno atmosférico (N_2) a amonio (NH_4^+). Este proceso se denomina fijación biológica de nitrógeno y es una fuente de nitrógeno inorgánico para las plantas. En Uruguay se inocula el 100% del área sembrada, con cepas de rizobios eficientes (Aparicio-Tejo et al., 2013).

Por otro lado, el ambiente lumínico en el cual se desarrollan las plantas puede definirse en función de la cantidad de horas de luz disponible, el nivel de irradiancia y la calidad espectral de la luz incidente. En este sentido, la luz es un factor ambiental crítico para el crecimiento y desarrollo vegetal, ya que es un elemento fundamental para llevar a cabo el proceso de fotosíntesis en el cual la energía solar es convertida en biomasa. La radiación lumínica ocupa una pequeña franja del espectro, que va desde los 400 nm a los 700 nm y se sitúa entre la radiación ultravioleta (UV) e infrarroja (IR) constituyendo la radiación fotosintéticamente activa. En el presente trabajo se estudió el efecto que tiene la interacción entre la composición espectral del ambiente lumínico (longitudes de onda) y el déficit hídrico sobre la respuesta fotosintética de dos genotipos de plantas de soja (Azcón-Bieto et al., 2013).

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo general

Evaluar la respuesta fotosintética de plantas de soja crecidas en distintos ambientes lumínicos y sometidas a déficit hídrico.

1.1.2 Objetivos específicos

1. Identificar si los procesos de partición de energía del PSII en soja son genotipo dependiente.
2. Determinar el efecto de la interacción calidad espectral-déficit hídrico sobre los mecanismos de partición de energía del PSII en dos genotipos de soja.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

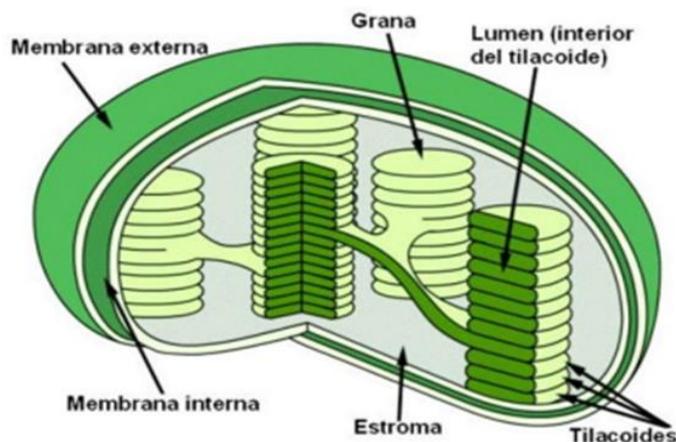
2.1 FISIOLOGÍA DE LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las plantas sintetizan carbohidratos utilizando la energía de la luz. Para que este proceso se lleve a cabo se debe de dar la absorción y conversión de la luz, transferencia de electrones y conversión de CO₂ y agua en carbohidratos, esta última a partir de una vía enzimática (Nelson & Junge, 2015; Niyogi et al., 2015).

El proceso fotosintético en las plantas tiene lugar en los cloroplastos de las células del mesófilo de las hojas (Figura 1). En su interior contienen membranas denominadas tilacoides que se disponen en pliegues formando dobles membranas en formas de láminas paralelas. Los tilacoides pueden encontrarse apilados formando lamelas grana o permanecer solitarios formando lamelas estomáticas. Estas membranas se encuentran interconectadas y definen un espacio interno denominado lumen, donde ocurre la fotólisis del agua (De las Rivas, 2013a; Niyogi et al., 2015).

Figura 1

Estructura del cloroplasto



Nota. Tomado de Alonso et al. (2019).

La fotosíntesis consta de dos fases que ocurren simultáneamente en diferentes regiones del cloroplasto, la primera (fase fotoquímica) de absorción y conversión de energía, ocurre en los tilacoides, mientras que la segunda (fase bioquímica) ocurre en el estroma y consiste en la formación de carbohidratos a partir de CO₂ y agua (Blankenship, 2014; De las Rivas, 2013a).

2.1.1 Fase fotoquímica

La energía proveniente de la luz se cuantifica a través de unidades discretas llamadas fotones, donde cada fotón de luz tiene una energía directamente proporcional a

su frecuencia e inversamente proporcional a su longitud de onda. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se encuentra comprendida entre los 400 nm y 700 nm de longitud de onda. Dentro de esta, el 15 % corresponde a longitud de onda verde que es reflejada por las hojas, mientras que del 85% restante, la mayor parte se disipa como calor y fluorescencia y solo un 5% es utilizada en el proceso fotosintético (De las Rivas, 2013b; Niyogi et al., 2015).

En la membrana tilacoidal se encuentran insertos los fotosistemas. Estos están formados por un centro de reacción, así como también por pigmentos antena encargados de captar fotones. Existen dos fotosistemas dispuestos en serie. El fotosistema II (PSII o P680) se encuentra más próximo al lumen del tilacoide y absorbe luz correspondiente al rojo (cercano a 680 nm.). Este tiene una gran capacidad oxidante, siendo capaz de oxidar agua a oxígeno. El segundo se denomina fotosistema I (PSI o P700) y se ubica en la zona de la bicapa lipídica más próxima al estroma, absorbiendo en el rojo lejano (cercano a 700 nm.). Este fotosistema tiene una fuerte capacidad reductora, siendo capaz de reducir el NADP⁺. Ambos fotosistemas se encuentran conectados por un complejo proteico denominado citocromo b6f (Figura 2; Johnson & Wientjes, 2020; Taiz & Zeiger, 2002).

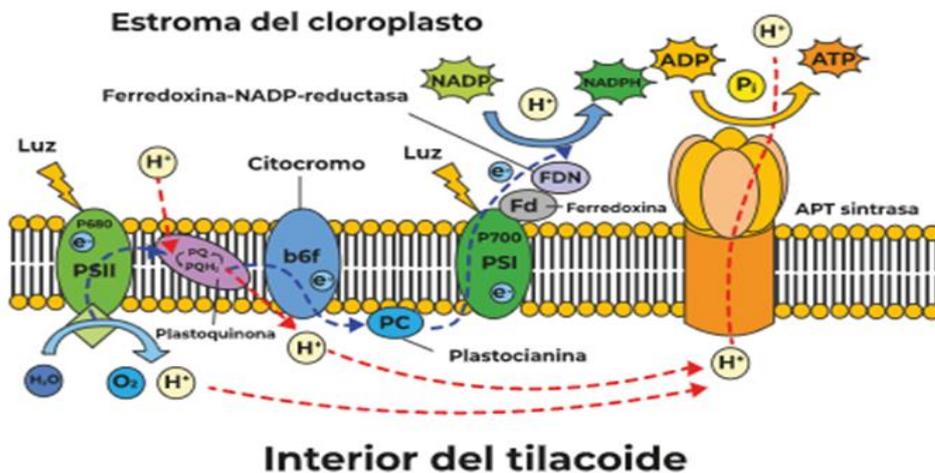
La absorción de la luz se da principalmente a través de dos pigmentos: clorofilas y carotenoides. Luego, la energía de los fotones es canalizada hacia los centros de reacción de ambos fotosistemas. El centro de reacción es una molécula de clorofila que cede electrones (De las Rivas, 2013b; Niyogi et al., 2015).

Luego de absorbida la luz, los fotosistemas pierden electrones en sus centros de reacción. El PSII realiza la oxidación de una molécula de agua y como resultado se obtiene oxígeno gaseoso, que es fuente de la mayor parte del oxígeno presente en la atmosfera, electrones y protones que son liberados al lumen del tilacoide (Niyogi et al., 2015; Taiz & Zeiger, 2002).

Los electrones se dirigen hacia un aceptor primario, la feofitina, que posteriormente oxidará a los aceptores quinona A (QA) y quinona B (QB). La QB se asocia con los hidrógenos del estroma y se dirige hacia el complejo b6f, que se encuentra conectado con el PSI. Los protones (H⁺) son liberados en el lumen para posteriormente ser dirigidos hacia la plastocianina, encargada de conducir las cargas hacia el PSI. Este se excita y se da la pérdida de electrones que se dirigen a una enzima denominada ferredoxina-NADP reductasa, convirtiendo el NADP⁺ en NADPH₂. El transporte de electrones entre el PSII y el cb6f se encuentra acoplado con la deposición de protones en el lumen del tilacoide, generado un gradiente de potencial electroquímico (fuerza protón motriz) que será utilizada por la ATP sintasa para la síntesis de ATP. Como resultado final de la fase fotoquímica se libera al estroma poder reductor (NADPH₂) y energía (ATP; Johnson & Wientjes, 2020; Niyogi et al., 2015).

Figura 2

Fase fotoquímica y bioquímica de la fotosíntesis



Nota. P680: Fotosistema II. PQ: Plastoquinona. b6f: Complejo citocromo b6f. PC: Plastocianina. P700: Fotosistema I. Fd: Ferredoxina. NADP⁺: Nicotinamida adenina dinucleotido fosfato. NADPH: Nicotinamida adenina dinucleotido fosfato reducido. Un fotón de luz es captado por los pigmentos antena y llega al centro de reacción del P680, lo que genera la excitación de un electrón que será transferido a la plastoquinona (molécula receptora de electrones). La clorofila P680 es la encargada de reponer ese electrón a través de la ruptura de una molécula de agua (fotólisis) donde se libera oxígeno y se depositan protones en el lumen del tilacoide. El electrón que fue recibido por la plastoquinona, es desplazado a través de moléculas transportadoras como el citocromo b6f y la plastocianina hacia el P700. Este es excitado y transfiere un electrón a la ferredoxina. Parte de esa energía de excitación será utilizada para bombear iones de hidrógeno desde el estroma hasta los tilacoides, generando un gradiente de protones. Los protones retoman al estroma pasando a través de la proteína ATP sintasa, generando la producción de ATP. El electrón que reduce nuevamente el centro de reacción del P700 proviene del P680. Los electrones son utilizados para generar poder reductor (NADPH) mediante la reducción del NADP⁺ catalizada por la ferredoxina NADP reductasa. Tomado de Universidad Estatal a Distancia (UNED, 2020).

2.1.2 Fase bioquímica

La fase final de la fotosíntesis conlleva la producción de moléculas estables mediante la asimilación y reducción de CO₂ utilizando el NADPH y la energía proveniente del ATP. El proceso mediante el cual las plantas asimilan CO₂ se denomina ciclo de Calvin-Benson o Ciclo C3. Este está presente en todos los eucariotas fotosintéticos, así como también en numerosos procariontes (Yamori et al., 2014) y presenta tres fases: la primera se denomina carboxilación y en esta se lleva a cabo la incorporación de tres moléculas de CO₂ y tres de agua a otras tres moléculas de cinco carbonos llamadas ribulosa 1,5-bisfosfato (primer aceptor de CO₂). La enzima que la

cataliza es la ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO) generando fosfoglicerato como producto intermedio estable, siendo este un azúcar de tres carbonos. En la segunda fase ocurre la reducción del fosfoglicerato utilizando el poder reductor (NADPH₂) y gran parte del ATP generado en la fase fotoquímica; como resultado se obtiene gliceraldehído 3-fosfato. En la última fase se lleva a cabo la regeneración de la ribulosa 1,5-bifosfato necesaria para reiniciar de nuevo el ciclo, para esto es necesario ATP y gran parte del gliceraldehído 3-fosfato, el resto es utilizado para la síntesis de compuestos carbonados (Niyogi et al., 2015; Taiz & Zeiger, 2002).

En plantas con metabolismo C₃, ocurre el proceso de fotorrespiración ya que la RubisCO presenta actividad oxigenasa, permitiendo que una molécula de oxígeno pueda ingresar al centro de reacción y así incorporarse a la ribulosa 1,5-bifosfato, generando una reducción en la eficiencia de la fijación del CO₂. Esta reducción se debe a que se genera fosfoglicolato en lugar de fosfoglicerato y se consume una fracción del ATP y NAPH₂ generado en la fase fotoquímica (Niyogi et al., 2015; Taiz & Zeiger, 2002).

2.1.3 Mecanismos de fotoprotección

La fotoinhibición es el fenómeno mediante el cual la actividad fotosintética se ve disminuida frente a ambientes con intensidades lumínicas elevadas. Frente a estas condiciones, la proteína D1 (encargada de conectar el PSII con la QA) se degrada y como consecuencia disminuye la actividad fotosintética (Pallardy, 2008).

Frente a condiciones de alta irradiancia la concentración de iones de hidrógeno presente en el tilacoide aumenta y se activan vías de fotoprotección (Ort, 2001). Esto provoca una disminución de pH en el lumen del tilacoide provocando cambios de conformación en proteínas del centro de reacción y activando una enzima clave del ciclo de las xantofilas encargada de transformar violaxantina en zeaxantina. Al aumentar los niveles de zeaxantina, se dan cambios en el fotosistema favoreciendo la disipación de energía en forma de calor (Taiz & Zeiger, 2002).

2.2 FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN LA FOTOSÍNTESIS

El proceso fotosintético se ve afectado por factores ambientales como la temperatura, la disponibilidad hídrica del suelo y la luz.

2.2.1 Temperatura

La temperatura en la planta se encuentra relacionada directamente con la temperatura ambiental. En el caso de las plantas C₃, como la soja, la fotosíntesis se da de forma óptima en un rango de temperaturas de entre 20°C y 35°C (Sage et al., 2008).

El estrés por alta temperatura afecta el crecimiento de las plantas, aunque sus efectos varían según la etapa de desarrollo. Frente a incrementos de temperatura, la fotorrespiración se ve favorecida debido al cambio en la concentración parcial de los gases, aumentando la actividad oxigenasa de la RuBisCO y por tanto reduciendo la

actividad carboxilasa que tiene como consecuencia una caída en los valores de asimilación neta (Taiz & Zeiger, 2002).

2.2.2 Disponibilidad de agua en el suelo

El agua constituye la mayor proporción del volumen celular en las plantas y es el recurso más limitante. Aproximadamente el 97% del agua absorbida se pierde en la atmósfera debido principalmente a la transpiración. El resto es utilizado para la expansión celular y para procesos metabólicos, fundamentalmente la fotosíntesis (Taiz & Zeiger, 2002).

El estrés por déficit hídrico se da cuando el ambiente es escaso en agua y la tasa de transpiración excede la tasa de absorción de agua por parte de las plantas. Éstas presentan diversos mecanismos para hacer frente a las condiciones de sequía y se agrupan en tres categorías: escape, evitación y tolerancia. El escape es la capacidad de completar el ciclo de vida antes de que se den condiciones de déficit hídrico en el suelo; esto implica que el desarrollo se dé de manera rápida y como consecuencia se obtengan menores rendimientos. La evitación, en cambio, conlleva la mantención de turgencia en las hojas a pesar de la escasez de agua en el suelo; esto puede lograrse si las raíces alcanzan mayor profundidad y/o son eficientes en la absorción de agua. A su vez, se da el cierre de estomas reduciendo el área foliar y por ende disminuyendo el rendimiento. Por último, el mecanismo de tolerancia implica que las plantas tengan la capacidad de resistir al déficit hídrico en el suelo y esto está explicado por el mantenimiento de la turgencia a través de un ajuste osmótico que conlleva la acumulación de solutos en la célula, aumentando la elasticidad y reduciendo el tamaño de las mismas (Orozco et al., 2012).

La falta de agua afecta una gran cantidad de procesos fisiológicos en la planta debido a la deshidratación celular (Taiz & Zeiger, 2002). Frente a estas condiciones, se da la pérdida de turgencia y volumen de las células, así como también aumenta la concentración de protones que no llegan al NADP⁺, teniendo como consecuencia la formación de especies reactivas del oxígeno (ROS) las cuales son capaces de oxidar proteínas, ADN, ARN y lípidos (Azcón-Bieto et al., 2013; Moreno, 2009).

2.2.3 Ambiente lumínico

La luz visible es un conjunto de ondas electromagnéticas que ocupa una pequeña franja del espectro, que se expande desde los 400 nm (violeta) hasta los 700 nm (rojo). Esta presenta características tanto de partícula como de onda. La partícula, también denominada fotón, tiene una energía directamente proporcional a su frecuencia e inversamente proporcional a su longitud de onda, es decir que a medida que la longitud de onda es mayor, la energía disminuye. La longitud de onda corresponde a la distancia entre dos crestas sucesivas (Azcón-Bieto et al., 2013; Taiz & Zeiger, 2002).

La radiación lumínica es el elemento de mayor importancia en el proceso fotosintético ya que es la fuente primaria de energía, así como también un factor encargado del crecimiento y desarrollo vegetal. Tanto la intensidad lumínica como la

calidad espectral afectan directamente los procesos de conversión de energía en las células vegetales (Azcón-Bieto et al., 2013; Quero et al., 2021).

Diferencias en los niveles de intensidad lumínica o densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) y la calidad espectral lumínica, afectan los procesos de conversión de energía en las células vegetales (Campbell & Norman, 1998; Nobel, 2009; Quero et al., 2019).

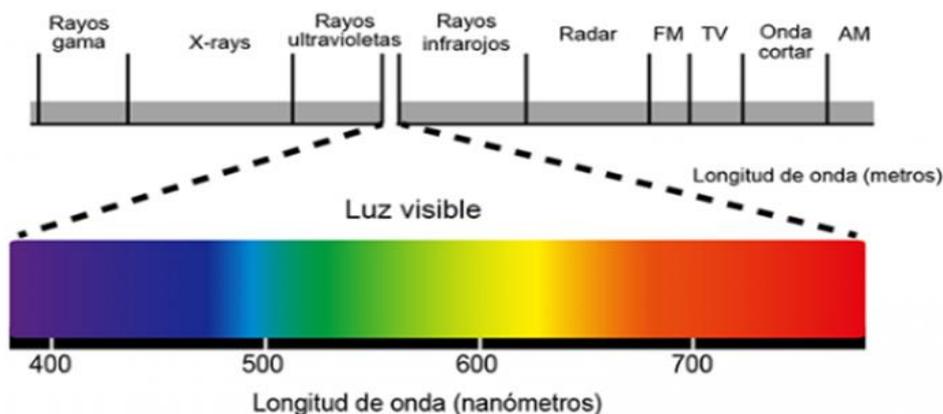
Según Quero et al. (2019) la intensidad lumínica tiene implicancias en los procesos fotosintéticos, principalmente en los vinculados al daño del PSII. En tanto la energía absorbida exceda la capacidad de disipación de los fotosistemas, probablemente ocurra fotoinhibición de ambos fotosistemas (Derks et al., 2015; Quero et al., 2021; Zivcak et al., 2014).

2.2.3.1 Calidad espectral

El espectro electromagnético está constituido por ondas de distinta frecuencia (Figura 3; Casal, 2013). Las regiones de mayor importancia para la biología son la ultravioleta (UV), la visible y la infrarroja (IR). Por debajo de los 400 nm se sitúa la región UV mientras que la región visible se extiende aproximadamente desde los 400 nm a los 740 nm y se subdivide en los colores azul, verde y rojo. Por último, la región IR se extiende aproximadamente desde los 700 nm (Nobel, 2009).

Figura 3

Espectro de ondas electromagnéticas con sus respectivas longitudes de onda



Nota. Tomado de Aquatécnica (2024).

En las plantas la luz es absorbida a través de pigmentos fotosintéticos que son moléculas cromóforas sensibles a la radiación luminosa. Existen dos pigmentos principales: clorofilas y carotenoides. Estos se encuentran dentro de las proteínas fotosintéticas formando los complejos pigmento-proteína. El pigmento más importante es la clorofila ya que interviene directamente en el proceso de absorción y conversión de la energía luminosa. Estas son capaces de absorber en la zona azul y roja del espectro,

reflejando el color verde y por tanto adquiriendo esa coloración. Los carotenoides son antenas alternativas ya que absorben luz en la zona del azul y verde, entre los 450 nm y 500 nm donde las clorofilas absorben poco. Su función principal es proteger el aparato fotosintético mediante mecanismos de disipación y extinción de energía. Estos presentan coloración amarillo y anaranjado (Casal, 2013).

Los espectros de luz influyen significativamente en el metabolismo, crecimiento y desarrollo de las plantas (Landi et al., 2020). La luz azul afecta los procesos de fotomorfogenesis ya que sus fotorreceptores tienen una estrecha relación con estos eventos. A su vez, este tipo de luz, generalmente promueve mayor apertura estomática, generando una mayor producción de materia seca en comparación con luz con otras longitudes de onda (Matsuda et al., 2004). La luz roja, en cambio, presenta alta eficiencia en el proceso fotosintético, aunque en casos donde el crecimiento de la planta se vea restringido solamente a este tipo de luz, procesos como el crecimiento y desarrollo pueden verse afectados debido a que habrá menor conductancia estomática, menor asimilación de CO₂, menor rendimiento cuántico del PSII y menor disipación térmica de la energía (Landi et al., 2020; Yorio et al., 2001). A su vez, estudios han demostrado que plantas crecidas únicamente bajo luz roja presentaron bajos contenidos de RuBisCO en comparación con plantas crecidas bajo luz azul (Izzo et al., 2020; Matsuda et al., 2004).

2.3 CUANTIFICACIÓN DEL PROCESO FOTOSINTÉTICO

La energía luminosa que es absorbida por las plantas tiene tres posibles destinos, ser transformada en energía química a través de la fotosíntesis, ser disipada como radiación de luz fluorescente o como calor (Lazár, 2015).

La fluorescencia es la capacidad que tienen las clorofilas de extinguir su estado excitado emitiendo energía en forma de luz de mayor longitud de onda que la que absorben. Esto se debe a que al absorber un fotón el estado excitado es muy inestable, por lo que la molécula excitada tiende a ceder el exceso de energía y volver así a su estado fundamental. (De las Rivas, 2013a; Taiz & Zeiger, 2002).

La fotosíntesis puede ser medida a través de la fluorescencia de la clorofila. Estas mediciones se realizan con equipos denominados fluorómetros y permiten investigar la eficiencia de la fotosíntesis, así como también de la transferencia de energía durante la captación de luz fotosintética. En condiciones de temperatura ambiente, la mayor parte de la fluorescencia proviene de moléculas de clorofila asociadas al PSII, aunque el PSI también puede emitirla (Niyogi et al., 2015).

La medición de la fluorescencia de las clorofilas se da en mayor medida a través de la técnica de modulación por amplitud de pulso (PAM). Esta técnica se realiza utilizando dos haces de luz durante las mediciones, una encargada de impulsar la fotosíntesis y otra encargada de excitar las moléculas de clorofila para que emitan fluorescencia. La primera puede ser luz actínica continua y/o pulsos saturantes de corta duración (generalmente de un segundo). La luz de medición son destellos muy cortos (de uno a cinco segundos) cuya

intensidad es débil cuando se mide fluorescencia mínima; por lo tanto, los flashes solo generan emisión de fluorescencia y no impulsan la fotosíntesis. En cambio, cuando la iluminación es actínica los destellos presentan alta intensidad y detectan así cambios rápidos de fluorescencia causados por esta iluminación, aunque la mayor energía resultante de los destellos de medición no son problema porque la luz actínica ya está aplicada para impulsar la fotosíntesis (Lazár, 2015).

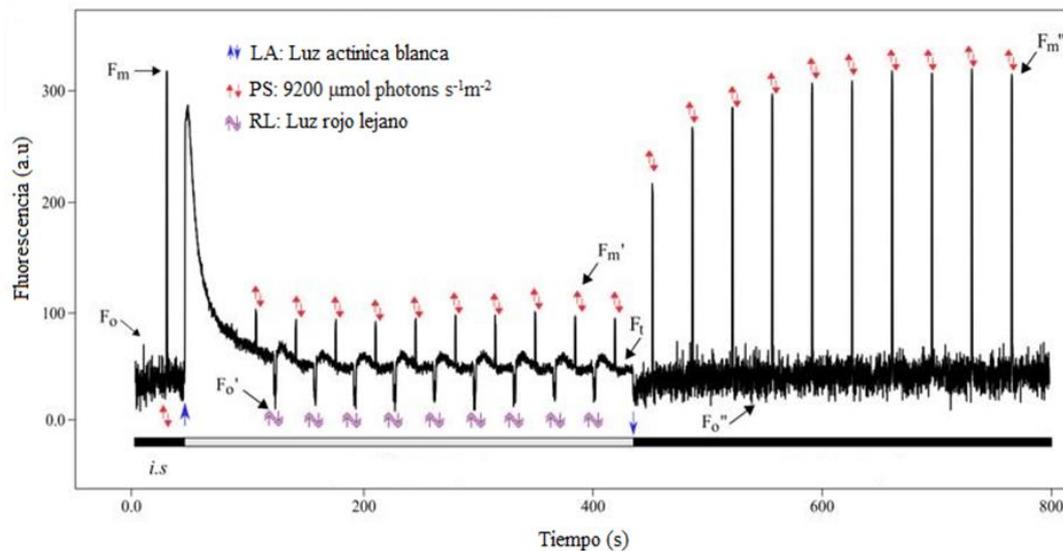
A partir de los datos recabados en las mediciones, se obtiene una traza (Figura 4) donde se identifican valores específicos que brindan información para el cálculo de los parámetros relacionados con la partición de energía. La firma se puede dividir en tres tramos. En el primer tramo las hojas se mantienen en oscuridad, la QA asociada al PSII se oxida y los centros de reacción de los PSII se encuentran abiertos permitiendo que se dé el transporte de electrones. Como alternativa a la oscuridad se puede utilizar luz rojo lejano que elimina electrones de la cadena transportadora estimulando el PSI y favoreciendo el flujo. Luego se expone a la hoja a un haz de luz débil de medición modulada dando como resultado el nivel mínimo de fluorescencia (F_0). Luego, se emite un pulso saturante de luz actínica que se encarga de reducir la QA obteniéndose el máximo nivel de fluorescencia (F_m ; Baker, 2008).

En el segundo tramo, también denominado análisis de quenching, se aplican nuevos ciclos de pulsos saturantes manteniendo la luz actínica encendida. En cada pulso se registran los valores de fluorescencia máxima en luz (F'_m) y de fluorescencia en un momento dado (F'_t ; Baker, 2008).

El tercer tramo se denomina análisis de relajación y es donde la luz actínica permanece apagada. Acá se mide la respuesta frente a nuevos ciclos de pulsos saturados, registrándose valores máximos (F''_m) y mínimos (F''_o ; Lazár, 2015).

Figura 4

Análisis de quenching de la fluorescencia y posterior análisis de relajación



Nota. Las flechas hacia arriba y hacia abajo indican el encendido y apagado de luz actínica (LA), pulsos de luz saturante (PS) y rojo lejano (RL). La barra inferior de color gris se corresponde con el análisis de quenching mientras que la segunda barra negra con el análisis de relajación.

2.3.1 Partición de energía

La energía lumínica absorbida por las clorofilas asociadas al PSII puede ser utilizada para impulsar la fase fotoquímica o de forma alternativa emitirse como fluorescencia o disiparse como calor. La disipación como calor puede dividirse en disipación regulada inducida por luz y disipación basal no regulada. Los tres posibles destinos de la energía compiten por ella y el proceso mediante el cual se determina que proporción de energía es destinada a cada uno se denomina partición de energía. Su estudio se basa en el análisis de quenching a partir del rendimiento cuántico de procesos fotoquímicos y no fotoquímicos (Baker, 2008; Lazár, 2015).

El rendimiento cuántico de un proceso dado (Φ_i) se calcula como:

$$\Phi = \frac{k}{\sum k}$$

donde k es la tasa constante de un proceso dado y $\sum k$ es la sumatoria de todas las constantes de los procesos de desactivación de la energía lumínica. Un rendimiento cuántico toma valores entre cero y uno y la sumatoria de todos los rendimientos cuánticos es igual a uno. Esto es considerado una ventaja al evaluar los rendimientos cuánticos de la partición de energía ya que se obtiene la fracción del total de la energía absorbida que

es destinada a un proceso particular, pudiendo comparar valores de forma directa (Lazár, 2015).

A partir del análisis de quenching obtenemos Φ_{PSII} , Φ_{NPQ} y Φ_{NO} . El primero corresponde al rendimiento cuántico del PSII e indica la cantidad de energía destinada a la transferencia de electrones. El Φ_{NPQ} es el rendimiento cuántico del quenching no fotoquímico no basal y el Φ_{NO} representa el rendimiento cuántico de procesos de disipación basal y no fotoquímicos. En el análisis de relajación se subdivide el Φ_{NPQ} en $\Phi_{NPQ.fast}$ y $\Phi_{NPQ.slow}$ que corresponden al rendimiento cuántico del quenching no fotoquímico no basal de rápida y lenta relajación, respectivamente (Quero et al., 2019).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 GERMOPLASTMA Y CONDICIONES DE CRECIMIENTO

Se realizaron cuatro ensayos donde se sembraron dos genotipos de soja (*Glycine max*) con comportamiento diferencial frente al déficit hídrico; “Don Mario 6.8i, Barraca Erro S.A” (DM6.8i) y “Génesis 5601 (G5601), Grupo Soja e INIA”. Las semillas certificadas fueron proporcionadas por el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA).

La siembra fue realizada en macetas de 0.5L previamente desinfectadas con agua e hipoclorito. El sustrato utilizado fue una mezcla estéril de arena y vermiculita (1:1).

Se colocaron tres semillas por maceta las cuales fueron humedecidas con agua cada dos días hasta su germinación. Luego de germinadas, se seleccionó la planta más vigorosa de cada maceta y se eliminaron las restantes. Cada maceta fue recubierta por una bolsa negra y se le colocó una tapa perforada con el fin de evitar la evaporación de agua desde el sustrato, permitiendo que la planta continúe su desarrollo a través del orificio. A partir de ese momento las plantas fueron regadas cada dos o tres días con medio ByD (Broughton & Dilworth, 1971; Anexo A) suplementado con KNO₃ (concentración final 5 mM) hasta alcanzar la Capacidad de Campo (CC), la cual se define como el contenido de agua que se retiene en un suelo después de ser saturado con agua (Azcón-Bieto et al., 2013).

Para determinar el peso del sustrato a CC se utilizaron seis macetas, cada una de ellas recubiertas por una bolsa negra y se les colocó sustrato completamente saturado en agua. Pasadas 72 h, se tomó el peso de cada una de ellas.

Todas las plantas se desarrollaron hasta el estado V3 en una cámara de crecimiento bajo condiciones controladas (temperatura, fotoperíodo y humedad), donde la luminaria se basó en lámparas de halogenuro metálico. El estado V3 se define cuando la hoja trifoliada del nudo tres está completamente expandida y en el nudo superior los bordes de los folíolos no se solapan entre sí (Fehr et al., 1971). Luego, algunas plantas continuaron su crecimiento hasta V4 en la misma cámara mientras que otras fueron trasladadas a distintos ambientes lumínicos. De igual forma, se considera estado V4 cuando la hoja trifoliada del nudo 4 está completamente expandida y los folíolos del nudo superior no se solapan entre sí (Fehr et al., 1971).

3.2 TEMPERATURA, HUMEDAD RELATIVA Y DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR

La temperatura a la cual se crecieron las plantas fue similar en el desarrollo de la planta hasta V3, así como también en el desarrollo de V4 en todos los ambientes lumínicos con valores medios de entre 25.6°C y 27.0°C (Tabla 1). En tanto la humedad relativa, presentó valores similares en los ambientes blanco², rojo y azul con valores

medios entre 48.2% y 51.6% durante el desarrollo de V4 mientras que para el ambiente blanco1 el valor medio fue de 39.5%. La humedad relativa durante el desarrollo de la planta hasta V3 fue menor, presentando un valor medio de 38.7%. El ambiente que presentó mayor déficit de presión de vapor fue el blanco1 con un valor medio de 2.18 kPa mientras que el que presentó menor valor fue el ambiente rojo con un valor medio de 1.60 kPa durante V4. El DPV hasta V3 fue de 2.19 kPa.

Tabla 1

Temperatura, humedad relativa y déficit de presión de vapor

Variable	V3	V4			
		Blanco1	Blanco2	Azul	Rojo
Temperatura (C°)	26.5 ± 2.87	27.0 ± 1.4	25.6 ± 1.4	26.3 ± 1.3	25.6 ± 1.4
HR (%)	38.7 ± 12.3	39.5 ± 7.7	50.6 ± 8.4	48.2 ± 6.1	51.6 ± 8.0
DPV (kPa)	2.19 ± 0.62	2.18 ± 0.34	1.63 ± 0.33	1.78 ± 0.25	1.60 ± 0.33

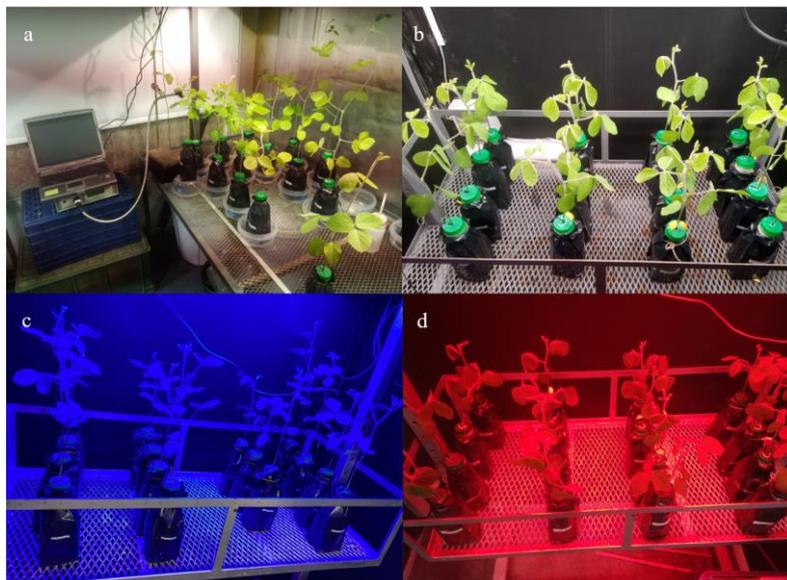
Nota. Media y desvío estándar de las variables temperatura, humedad relativa (HR) y déficit de presión de vapor (DPV) en función de cada ambiente lumínico y período de crecimiento.

3.3 AMBIENTES LUMÍNICOS

Se definieron cuatro ambientes lumínicos (Figura 5): blanco1 (B1), donde la luz provenía de lámparas de halogenuro metálico, blanco2 (B2), azul (A) y rojo (R) donde la luminaria utilizada fue luces LED. Para el ambiente B2 se utilizó un sistema basado en LEDS blancas y rojas mientras que para los ambientes A y R se utilizó un sistema con luces de siete colores, el cual permite descomponer el espectro lumínico en siete bandas dentro de la región PAR. La medición de la potencia lumínica y calidad espectral de todos los ambientes se realizó a través de un espectroradiómetro colocado a 30 cm del centro de la fuente de luz.

Figura 5

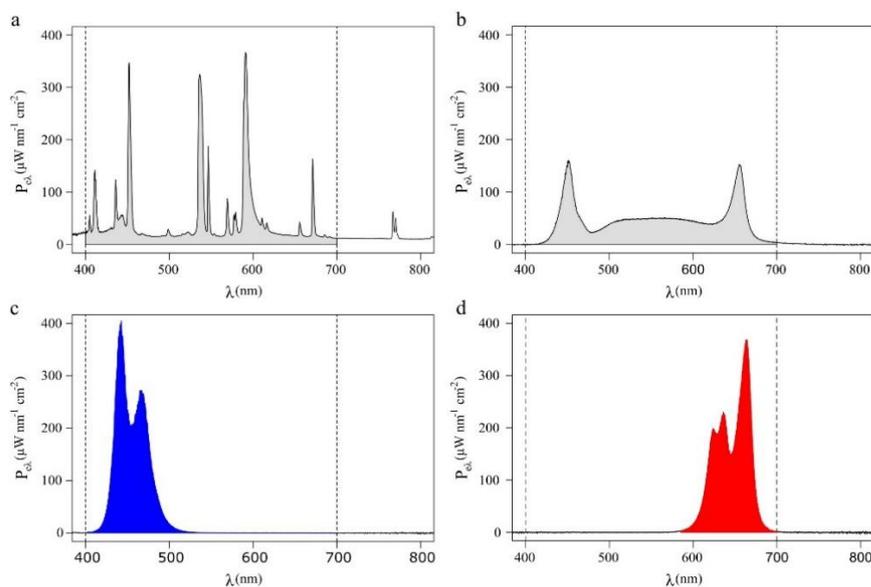
Plantas creciendo en los distintos ambientes lumínicos



Nota. a. Ambiente B1. b. Ambiente B2. c. Ambiente A. d. Ambiente R.

Figura 6

Distribución de la composición espectral de ambientes lumínicos



Nota. a. Ambiente B1. b. Ambiente B2. c. Ambiente A. d. Ambiente R. Tomado de Martínez (2021).

En la Tabla 2 se observan los valores de intensidad lumínica de los cuatro ambientes lumínicos representados en la Figura 6. Para cada ambiente se detalla el intervalo de onda

que emitieron las luces, la potencia y el PPF. Si bien los valores de potencia son similares en todos los ambientes, tomando valores desde 137.22 a 140.89 W m^{-2} , el PPF fue distinto. Esto se debe a que para el cálculo de PPF se considera que este es directamente proporcional a la longitud de onda de la luz, por lo tanto, en el ambiente R donde las longitudes de ondas son más amplias el valor de PPF fue mayor y en el ambiente A donde las longitudes de onda son menores presentó el valor más bajo. En los ambientes B1 y B2 el valor de PPF fue similar.

Tabla 2

Intervalo de longitudes de onda e intensidad lumínica de los ambientes lumínicos

Ambiente	Intervalo de λ^* (mm)	Potencia (W m^{-2})	PPFD ($\mu\text{moles fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
Blanco1	400 - 700	137.24	620.2
Blanco2	400 - 700	137.22	635.8
Azul	400 - 560	140.89	537.7
Rojo	585 - 700	138.07	745.3

Nota. Intensidad lumínica expresada como potencia y densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD).

3.4 CONDICIÓN HÍDRICA

Se definieron dos condiciones hídricas.

Condición control: las plantas fueron regadas con medio ByD hasta CC cada dos días desde la siembra hasta alcanzado el estado V4, momento donde se realizó la medición de la fluorescencia de la clorofila.

Condición déficit: las plantas fueron regadas con medio ByD hasta CC cada dos días desde la siembra hasta alcanzado el estado V4. A partir de este momento a las plantas del genotipo DM6.8i se le suprimió el riego durante tres días y a las plantas del genotipo G5601 se le suprimió el riego durante 6 días.

En ambos casos, se registró el peso de las macetas antes y después de ser regadas.

Luego de obtenidos los pesos de las macetas, se determinó el agua disponible en relación al peso del sustrato expresado en porcentaje (HP%).

Peso maceta (g) = peso seco sustrato (105°) + peso del envase + peso del agua.

Peso del agua (g) = peso maceta - peso seco sustrato (105°) - peso del envase

$$\text{HP\%} = \frac{(\text{Peso sustrato seco (105}^\circ) - \text{Peso del agua}) \times 100}{\text{Peso sustrato seco (105}^\circ)}$$

3.5 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA

En las plantas “control” las mediciones de fluorescencia se realizaron en el momento en que cada planta se encontraba en estado V4. En las plantas déficit las mediciones se realizaron al tercer día de haber suprimido el riego en las plantas del genotipo DM6.8i y a los seis días en las plantas de genotipo G5601. Para ello se utilizó un fluorómetro de amplitud modulada. En cada una se seleccionó el folíolo central del último folíolo del estado V4 (Figura 7) y se analizó una secuencia, con una intensidad de luz actínica de $850 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Figura 7

Medición de fluorescencia de la clorofila con fluorómetro de modulación por amplitud de pulsos



3.6 PARTICIÓN DE ENERGÍA

La partición de energía representa la forma en que la planta administra la energía lumínica absorbida y sus parámetros se calculan en términos de rendimiento cuántico (Φ_i) ya que expresan el efecto individual ponderado por todos los efectos parciales. Como consecuencia, la suma de los rendimientos cuánticos es igual a uno ($\sum \Phi_i = 1$; Lazár, 2015).

Para determinar la partición de energía en el PSII se utilizaron parámetros de la fluorescencia de la clorofila a partir de un análisis de quenching (plantas bajo luz) y posterior análisis de relajación (plantas en oscuridad luego de un período de iluminación del PSII; Kasajima et al., 2009; Lazár, 2015).

A partir del análisis de quenching se puede calcular Φ_{PSII} , Φ_{NPQ} y Φ_{NO} y a partir del análisis de relajación se subdivide el Φ_{NPQ} en dos fracciones $\Phi_{NPQ.fast}$ y $\Phi_{NPQ.slow}$. Los parámetros de rendimiento cuántico se definieron de la siguiente manera:

$$\Phi_{PSII} = (Fm' - Ft) / Fm'$$

$$\Phi_{NPQ} = (Ft / Fm') - (Ft / Fm)$$

$$\Phi_{NO} = (Ft / Fm)$$

$$\Phi_{NPQ.fast} = (Ft / Fm') - (Ft / Fm'')$$

$$\Phi_{NPQ.slow} = (Ft / Fm'') - (Ft / Fm)$$

El Φ_{PSII} es el rendimiento cuántico efectivo del PSII e indica la cantidad de energía destinada a la transferencia de electrones. El Φ_{NPQ} es el rendimiento cuántico de los mecanismos de disipación controlada inducidos por la luz y el Φ_{NO} es el rendimiento cuántico de la disipación basal térmica no fotoquímica. En tanto el $\Phi_{NPQ.fast}$ está vinculado a la disipación de energía regulada por el PSII mientras que el $\Phi_{NPQ.slow}$ está relacionado al efecto del exceso de luz principalmente a efectos de fotoinhibición (Genty, 1989; Hendrickson et al., 2005; Kasajima et al., 2009; Quero et al., 2019).

3.7 DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

En cada ambiente lumínico se estableció un diseño experimental completamente al azar (DCA) con cuatro repeticiones por tratamiento. Los tratamientos quedan definidos por la interacción del factor genotipo (DM6.8i y G5601), el factor condición hídrica (control y déficit) y el factor ambiente lumínico (B1, B2, R y A) y un nivel del factor luz actínica ($850 \mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Para el análisis estadístico se usó un modelo lineal general con arreglo factorial. Luego de la verificación de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar si hubo efecto significativo de alguna de las fuentes de variación. Las diferencias entre las medias de los tratamientos identificados como significativos fueron analizadas mediante análisis de contrastes ($P < 0.05$).

El modelo lineal general fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + AL_i + CH_j + G_k + (AL * CH)_{ij} + (AL * G)_{ik} + (CH * G)_{jk} + (AL * CH * G)_{ijk} + Error_{ijk}$$

Donde:

AL_i es el efecto del i -ésimo ambiente lumínico (blanco1, blanco2, rojos y azules).

CH_j es el efecto del j -ésimo nivel de condición hídrica (control y déficit).

G_k es el efecto del k -ésimo nivel de genotipo (DM6.8i y G5601).

$(AL*CH)_{ij}$ es la interacción entre el i -ésimo nivel de AL y el j -ésimo nivel de CH.

$(AL*G)_{ik}$ es la interacción entre el i -ésimo nivel de AL y el k -ésimo nivel de G.

$(CH*G)_{jk}$ es la interacción entre el j -ésimo nivel de CH y el k -ésimo nivel de G).

$(AL*CH*G)_{ijk}$ es la interacción entre el i -ésimo nivel de AL, el j -ésimo nivel de CH y el k -ésimo nivel de G.

$Error_{ijk}$ es el error asociado a cada unidad experimental.

Los análisis estadísticos se hicieron en R utilizando el paquete stats R Core Team 2017. El análisis de contrastes se realizó usando el paquete de R emmeans (Russell, 2018).

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 CONTENIDO DE AGUA DEL SUSTRATO

El HP% se define como el porcentaje de agua del sustrato en peso a tiempo final. En la Figura 8 se muestra el HP% para plantas del genotipo DM6.8i y G5601 en función de los ambientes lumínicos y condición hídrica. Como se puede observar en ambos genotipos, las plantas sometidas a la condición control permanecieron en el HP% correspondiente a la CC entre 34.2% y 34.5%. En cambio, cuando el riego fue suprimido, en plantas del genotipo DM6.8i la diferencia varió entre el 16.2% y el 29.7%. Es importante destacar que en cada ambiente lumínico las plantas DM6.8i dejaron de regarse la misma cantidad de días, por lo que se puede inferir que la transpiración fue diferencial en los distintos ambientes lumínicos. En el ambiente B1 se obtuvo el menor valor de HP% (16.2%), aspecto que puede deberse a mayores valores de transpiración en ese ambiente debido a mayor temperatura ambiental y menor humedad relativa. En el ambiente A, se obtuvo mayor HP% que en el ambiente B1 y menor valor que los ambientes B2 y R.

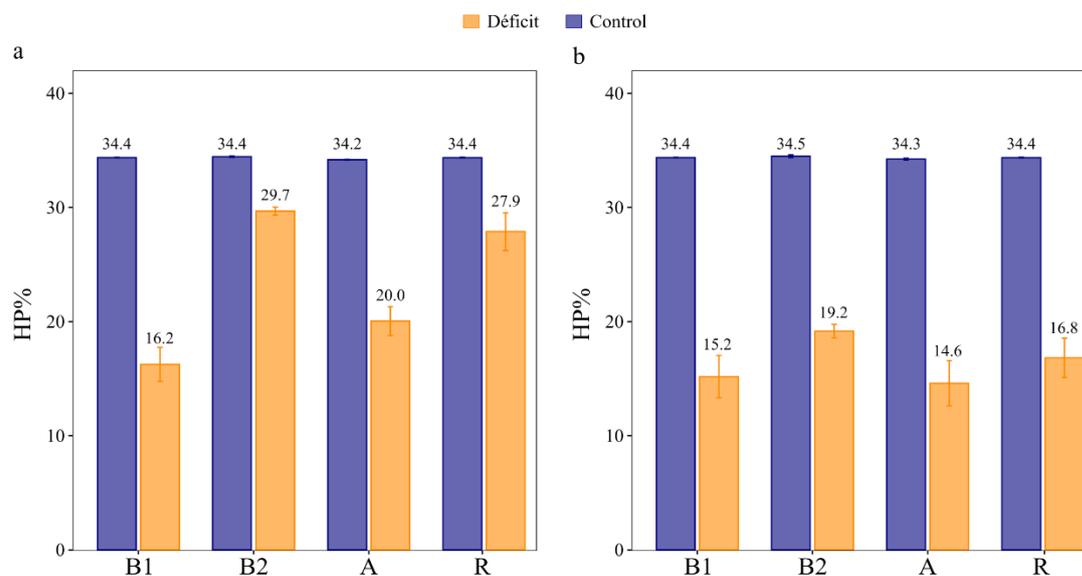
En las plantas del genotipo G5601 sometidas a la condición déficit, el HP% a tiempo final varió muy poco, tomando valores entre 14.6% y 19.2%.

Al comparar ambos genotipos para la condición déficit, se puede observar que en el ambiente B1, los valores de HP% fueron similares, lo que evidencia un comportamiento diferencial de los genotipos ya que a las macetas del genotipo DM6.8i se les suprimió el riego durante tres días y a las del genotipo G5601 durante seis días. En el resto de los ambientes los valores de HP% en las plantas del genotipo DM6.8i fueron mayores, por lo tanto, presentaron mayor cantidad de agua disponible.

En la condición déficit, se puede observar que el HP% fue menor al momento de realizar las mediciones en comparación con las plantas sometidas a la condición control. Esto fue más acentuado en los ambientes B1 y A que en los ambientes B2 y R. Cabe destacar que los ambientes B2 y R obtuvieron valores de DPV cercanos entre sí y menores que los ambientes B1 y A (Tabla 1), por lo tanto, la demanda atmosférica en los ambientes B2 y R fue menor que en la de los ambientes B1 y A, pudiendo justificar menores valores de HP%. A su vez, el genotipo G5601 evidenció un impacto mayor al suprimir el riego, obteniendo menores valores de HP% en todos los ambientes estudiados con respecto al genotipo DM6.8i.

Figura 8

Porcentaje de agua del sustrato en peso para los genotipos DM6.8i y G5601



Nota. Porcentaje de agua del sustrato en peso (HP%) del genotipo DM6.8i (a) y del genotipo G5601 (b) en función de los ambientes lumínicos. B1: blanco1. B2: blanco2. A: azul. R: rojo. Barras de color violeta representan la condición hídrica control y barras de color anaranjado la condición hídrica déficit.

4.2 PARTICIÓN DE ENERGÍA EN EL PSII

A partir del análisis de varianzas (ANOVA) se pudo determinar que no hubo efecto significativo de la triple interacción en ninguno de los parámetros (anexos B, C, D, E y F) En tanto la interacción genotipo x ambiente lumínico fue significativa para el $\Phi_{NPQ\text{-slow}}$ mientras que la interacción genotipo x condición hídrica fue significativa para los parámetros Φ_{PSII} , Φ_{NPQ} y $\Phi_{NPQ\text{-fast}}$. Por último, la interacción ambiente lumínico x condición hídrica fue significativa para el parámetro $\Phi_{NPQ\text{-fast}}$.

El efecto principal ambiente lumínico fue significativo para los parámetros Φ_{PSII} , Φ_{NO} y Φ_{NPQ} , $\Phi_{NPQ\text{-fast}}$ y $\Phi_{NPQ\text{-slow}}$ mientras que el efecto condición hídrica fue significativo para el parámetro $\Phi_{NPQ\text{-slow}}$.

4.2.1 Efecto de la interacción genotipo, ambiente lumínico y condición hídrica sobre la partición de energía

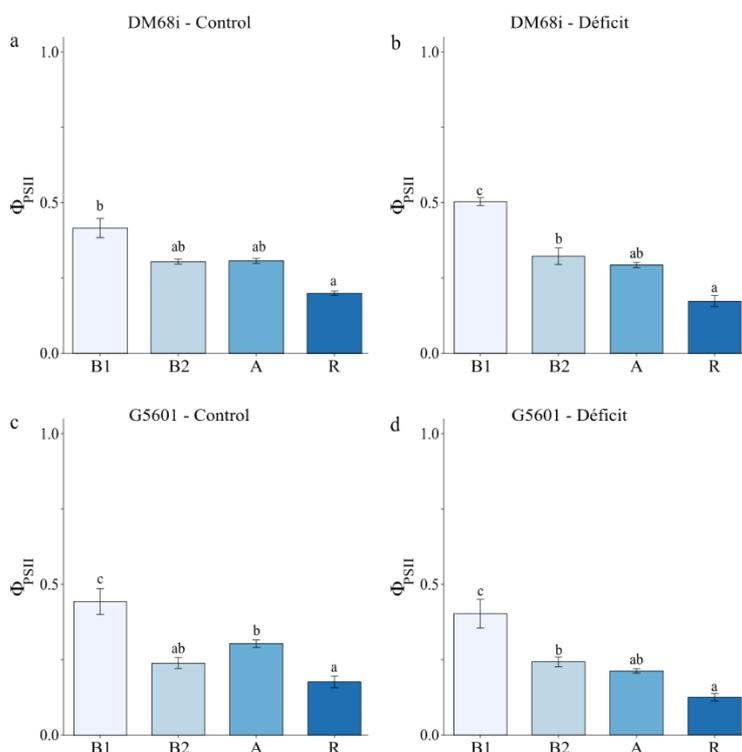
El primer parámetro estudiado a partir del análisis de quenching es el rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII}). La Figura 9 representa los datos obtenidos en plantas del genotipo DM6.8i, donde se puede observar que se obtuvieron valores entre el 0.20 y 0.42 en la condición hídrica control y entre 0.17 y 0.53 en la condición hídrica déficit (Figura 9 a y b y Anexo G). Esto quiere decir que entre el 20 y 42% de la energía fue destinada a

la fase fotoquímica en las plantas sometidas a la condición control y entre el 17% y el 53% en las sometidas a la condición déficit.

Dentro de la condición control (Figura 9 a), se observaron diferencias significativas entre el ambiente B1 donde el Φ_{PSII} tomó un valor de 0.42 y el ambiente R que obtuvo un valor de 0.20, es decir que en el ambiente R las plantas destinaron solo el 20% de la energía a esta fase del proceso fotosintético. En los ambientes B2 y A no se observaron diferencias significativas en dicho parámetro, ni entre ellos ni con los ambientes B1 y R. Las diferencias en el Φ_{PSII} observadas en los ambientes B1 y R para DM6.8i en la condición control podría deberse a la deficiencia espectral del ambiente R. Estudios realizados por Quero et al. (2019) en plantas de arroz establecen que la tasa fotosintética está estrechamente ligada a la calidad de la luz y al genotipo en estudio. Cabe destacar que un ambiente de luz blanca, como lo es el ambiente B1, está compuesto por la conjunción de todas las radiaciones lumínicas de distinto color.

Al analizar los datos obtenidos en plantas del genotipo DM6.8i para el parámetro Φ_{PSII} en la condición hídrica déficit (Figura 9), se observaron diferencias significativas entre el ambiente B1 y R tomando valores de 0.53 y 0.17, respectivamente. Al comparar los valores de Φ_{PSII} en los ambientes B2 y A, se puede observar que tomaron valores en torno a 0.30, no encontrando diferencias significativas entre ellos para este parámetro, pero si con el ambiente B1 donde el valor obtenido fue 0.53, mayor al de los ambientes antes mencionados. El ambiente B2 se diferenció significativamente del ambiente R, obteniendo valores de 0.32 y 0.17 respectivamente, mientras que en los ambientes A y R no se obtuvieron diferencias significativas para este parámetro. Las plantas del genotipo DM6.8i sometidas a déficit hídrico en el ambiente B1 obtuvieron valores mayores de Φ_{PSII} que en los demás ambientes. La condición hídrica hace que la respuesta frente a fuentes de luz diferentes sea distinta; es decir, el genotipo DM6.8i se comporta distinto en condiciones de déficit frente a luminaria basadas en lámparas de halogenuro metálico (ambiente B1) y a ambientes basados en luces leds (ambiente B2, R y A). A su vez, el ambiente R siempre obtuvo menor valor que el B1 dado la diferencias en la calidad espectral.

Figura 9
Rendimiento cuántico del PSII



Nota. Partición de energía en el PSII obtenida a partir del análisis de *quenching* para los dos genotipos (DM6.8i y G5601) en función de los cuatro ambientes lumínicos (B1, B2, A y R) y de las dos condiciones hídricas (control y déficit). a. Genotipo DM68i en la condición hídrica control. b. Genotipo DM6.8i en la condición hídrica déficit. c. Genotipo G5601 en la condición hídrica control. d. Genotipo G5601 en la condición hídrica déficit.

Al observar los datos obtenidos en plantas del genotipo G5601, el parámetro Φ_{PSII} obtuvo valores entre el 0.18 y el 0.44 en la condición hídrica control y entre el 0.12 y 0.40 en la condición hídrica déficit (Figura 9 c y d y Anexo H). Los mayores valores de Φ_{PSII} se encontraron en hojas desarrolladas en el ambiente B1, independientemente de la condición hídrica en la que se encontraban, alcanzando un valor de 0.44 en la condición control y 0.40 en la condición déficit. Esto pudo deberse a que el ambiente B1 presentó un valor de DPV de 2.18 kPa (Tabla 1) siendo superior a los demás ambientes. A mayor valor de DPV existe mayor demanda atmosférica de agua, lo que se traduce en una mayor transpiración y apertura estomática (Gilbert et al., 2011) y como consecuencia mayor ingreso de CO_2 y posible aumento de la actividad fotosintética. Esto ocurre en presencia de luz y bajo condiciones hídricas óptimas. Aunque en el experimento, como se puede observar, bajo condiciones de déficit hídrico este genotipo se comportó igual que en la

condición control, es decir, que la restricción hídrica no hizo que la energía destinada a la fase fotoquímica en el ambiente B1 haya sido menor que en los demás ambientes.

Por un lado, en plantas del genotipo G5601 crecidas bajo la condición hídrica control (Figura 9 c) en el ambiente B2, el Φ_{PSII} obtuvo un valor de 0.24, comportándose igual que el ambiente A y R que obtuvieron valores de 0.31 y 0.18 respectivamente. Bajo esta condición, el ambiente R no se diferenció del ambiente B2, pero si se diferenció de los demás ambientes. Por el otro, las plantas del genotipo G5601 sometidas a la condición hídrica déficit (Figura 9 d), y crecidas en el ambiente A obtuvieron un valor de Φ_{PSII} de 0.21, no diferenciándose de las plantas crecidas en los ambientes B2 y R que obtuvieron valores de 0.24 y 0.12 respectivamente. Entre el ambiente B2 y R si se observaron diferencias significativas, obteniendo menores valores de Φ_{PSII} las plantas crecidas en el ambiente R.

De los datos recabados, se pudo observar que los valores obtenidos para el parámetro Φ_{PSII} tendieron a comportarse similar en los distintos ambientes lumínicos. En el ambiente B1 se obtuvieron mayores valores, es decir que las plantas sometidas a estas condiciones de luz destinaron más energía a la fase fotoquímica que las sometidas a la luz roja (ambiente R). Esto pudo deberse una suma de factores tales como la fuente de luz, donde el ambiente B1 se basó en lámparas de halogenuro metálico y el ambiente R en luces led, así como también en diferencias en la calidad espectral dentro de esos ambientes. Por otro lado, en plantas de los genotipos DM6.8i y G5601 sometidas a la condición déficit y crecidas en los ambientes B2 y R, se observó una posible combinación de estreses, déficit hídrico y deficiencia espectral, donde el Φ_{PSII} presentó mayores valores en plantas crecidas en el ambiente B2 y menores valores en plantas crecidas en el ambiente R (Figura 9 b y d). Esto no ocurrió en plantas de ambos genotipos sometidas a la condición control, donde los ambientes B2 y R no se diferenciaron significativamente en este parámetro (Figura 9 a y c).

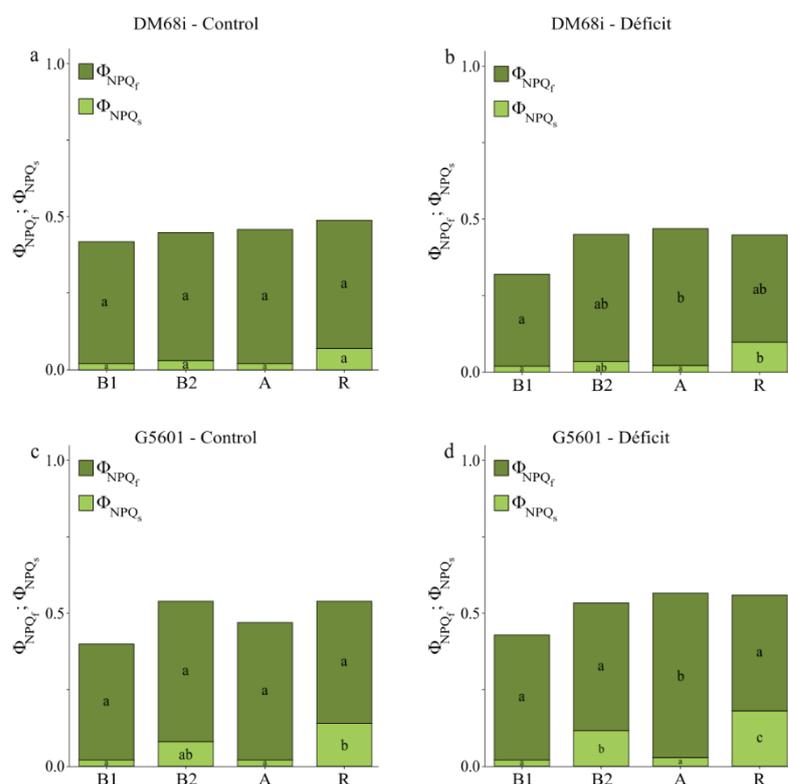
El segundo parámetro estudiado en la partición de energía es el Φ_{NPQ} . La Figura 10 representa los datos obtenidos para este parámetro, y se puede observar que las plantas del genotipo DM6.8i obtuvieron valores entre el 0.42 y 0.49 en la condición hídrica control y entre el 0.32 y 0.47 en la condición hídrica déficit (Figura 10 a y b y Anexo G). Es decir que entre el 42 y 49% de la energía en la condición control y entre el 32 y 47% de la energía en la condición déficit se destinó a procesos no fotoquímicos no basales. El Φ_{NPQ} se subdivide en $\Phi_{NPQfast}$ (Φ_{NPQf}), relacionado con la disipación de energía regulada por el Φ_{PSII} , y el $\Phi_{NPQslow}$ (Φ_{NPQs}), que es atribuido a la disipación térmica producto del daño por exceso de luz.

Al analizar la descomposición del Φ_{NPQ} en Φ_{NPQf} y Φ_{NPQs} , se puede observar que en las plantas del genotipo DM6.8i en la condición control (Figura 10 a) no hubo diferencias significativas en ninguno de los cuatro ambientes lumínicos, tomando valores cercanos a 0.42 para el Φ_{NPQf} y 0.04 para el Φ_{NPQs} . Altos valores de Φ_{NPQf} determinan que la planta puede mantener su actividad fotoquímica disminuyendo la actividad asociada a fotoinhibición (Φ_{NPQs}).

En cambio, en plantas del genotipo DM6.8i sometidas a déficit hídrico (Figura 10 b), el parámetro Φ_{NPQf} en el ambiente B1 se diferenció significativamente del ambiente A tomando valores de 0.30 y 0.45, respectivamente. Sin embargo, en los ambientes B2 y R no se encontraron diferencias significativas entre ellos ni con los ambientes B1 y A. El parámetro Φ_{NPQs} en cambio, presentó diferencias significativas entre el ambiente B1 y A con respecto al ambiente R, pero los ambientes B1 y A no se diferenciaron entre sí tomando un valor de 0.02 en ambos casos. Estos resultados estarían indicando que frente a condiciones de restricción hídrica y luz roja (ambiente R), las plantas destinaron mayor energía hacia procesos disipativos asociados a daño en el PSII. En el ambiente B2 el Φ_{NPQs} no se diferenció significativamente de ninguno de los demás ambientes lumínicos.

Figura 10

Rendimiento cuántico del quenching no fotoquímico no basal



Nota. Disipación no fotoquímica, de rápida y lenta relajación ($\Phi_{NPQ.fast}$ y $\Phi_{NPQ.slow}$) obtenida a partir del análisis de *quenching* para los dos genotipos (DM6.8i y G5601) en función de los cuatro ambientes lumínicos (B1, B2, A y R) y de las dos condiciones hídricas (déficit y control). a. Genotipo DM6.8i en la condición hídrica control. b. Genotipo DM68i en la condición hídrica déficit. C. Genotipo G5601 en la condición hídrica control. d. Genotipo G5601 en la condición hídrica déficit.

En las plantas del genotipo G5601, el parámetro Φ_{NPQ} obtuvo valores entre el 0.40 y el 0.54 en la condición control y entre el 0.43 y 0.57 en la condición déficit (Figura 10 c y d y Anexo H).

Al descomponer el Φ_{NPQ} en plantas del genotipo G5601 sometidas a la condición hídrica control (Figura 10 c), se observó que el Φ_{NPQf} no mostro diferencias significativas entre los distintos ambientes lumínicos, tomando valores entre el 0.38 y 0.46. En cambio, el valor del parámetro Φ_{NPQs} no varió en los ambientes B1 y A (0.02), si bien éste si varió en el ambiente R donde el Φ_{NPQs} tomó un valor de 0.14. El ambiente B2 no se diferenció significativamente de los demás ambientes lumínicos para este parámetro.

En plantas del genotipo G5601 crecidas bajo la condición hídrica déficit (Figura 10 d), se observó que el parámetro Φ_{NPQf} presentó diferencias significativas en al ambiente A con respecto a los restantes ambientes, siendo el valor de 0.50 para A y valores en el entorno de 0.40 para B1, B2 y R

Por otro lado, para el parámetro Φ_{NPQs} , se observó que en los ambientes B1 y A los valores fueron iguales, en torno al 0.02, mientras que en el ambiente B2 se obtuvo un valor de 0.11, el cual se diferenció de los valores obtenidos en los demás ambientes. A su vez, el Φ_{NPQs} en el ambiente R presentó un valor de 0.18, siendo significativamente mayor que en los demás ambientes, aspecto que podría deberse a diferencias en la calidad espectral entre los ambientes lumínicos.

Al comprar entre ambos genotipos lo que ocurre con el parámetro Φ_{NPQs} , se observó que plantas de DM6.8i crecidas en el ambiente R bajo la condición hídrica control (Figura 10 a) obtuvieron menores valores que plantas del genotipo G5601 crecidas en las mismas condiciones (Figura 10 c); es decir, el genotipo DM6.8i mostró menores niveles de daño a nivel del PSII que el genotipo G5601 frente a situaciones de deficiencia espectral. Lo mismo ocurrió en plantas del genotipo DM6.8i crecidas en el ambiente R bajo la condición hídrica déficit (Figura 10 b), las cuales obtuvieron menores valores de Φ_{NPQs} que las plantas del genotipo G5601 en iguales condiciones (10 d), reflejando una mejor performance al estrés combinado déficit hídrico x deficiencia espectral.

Quero et al. (2019) proponen que el Φ_{NPQs} estaría vinculado al daño del PSII causado por fotoinhibición, lo que podría estar ocurriendo en plantas del genotipo G5601 en el ambiente R, donde los valores de Φ_{NPQs} son mayores. Cuanto menor sea el valor de Φ_{NPQf} y de Φ_{PSII} , mayor valor de Φ_{NPQs} se obtiene.

En todos los ambientes los valores de Φ_{NPQf} obtenidos fueron mayores a los de Φ_{NPQs} , es decir que la planta debió recurrir a procesos de disipación térmica regulada, principalmente de rápida relajación como cambios conformacionales en el complejo antena y/o el ciclo de las xantofilas (Blankenship, 2014).

El último parámetro estudiado es el rendimiento cuántico de procesos constitutivos de disipación basal (Φ_{NO}). En la Figura 11 se puede observar que el genotipo DM6.8i obtuvo valores entre el 0.16 y 0.32 para este parámetro en la condición hídrica control y entre el 0.17 y 0.39 en la condición hídrica déficit (Figura 11 a y b y Anexo G). Esto quiere decir que entre el 16 y el 32% de la energía en la condición control y entre el

17 y 39% en la condición hídrica déficit se usó en disipación térmica basal, es decir, que no tuvo ningún proceso de disipación asociado.

En plantas del genotipo DM6.8i en la condición hídrica control (Figura 11 a) se observaron diferencias significativas entre el ambiente B1 y R, siendo los valores del Φ_{NO} de 0.17 y 0.32, respectivamente. En cambio, los ambientes B2 y A no se diferenciaron significativamente entre sí, ni de los ambientes B1 y R, obteniendo valores en torno al 0.24 en todos los casos.

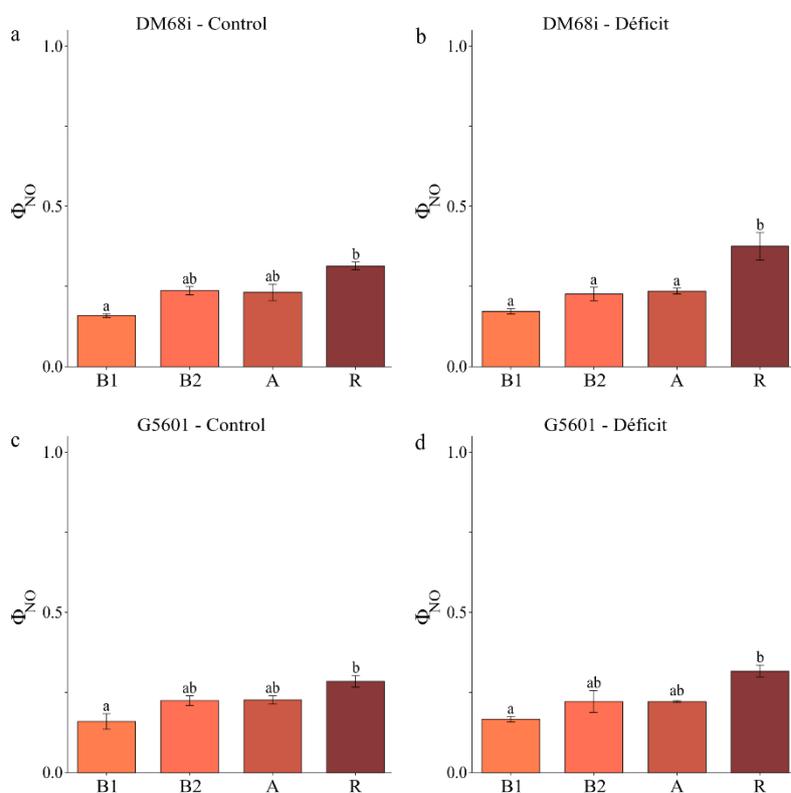
Para estas mismas plantas, en la condición hídrica déficit (Figura 11 b), el ambiente R se diferenció significativamente de los demás ambientes, ya que se obtuvo un valor de Φ_{NO} de 0.39, mientras que en los demás ambientes se obtuvieron valores de entre el 0.17 y 0.24, no observándose diferencias significativas entre ellos.

Las plantas del genotipo G5601 presentaron valores entre 0.16 y 0.29 para el parámetro Φ_{NO} para la condición hídrica control y entre 0.17 y 0.31 para la condición déficit (Figura 11 c y d y Anexo H). En la condición control (Figura 11 c) el ambiente B1 obtuvo un valor de 0.16 el cual fue significativamente menor al del ambiente R donde el valor fue de 0.29. Los ambientes B2 y A se comportaron igual y no se diferenciaron significativamente de los demás ambientes, presentando valores cercanos al 0.22. Plantas en la condición hídrica déficit (Figura 11 d) se comportaron de igual manera, es decir, el ambiente B1 obtuvo un valor de 0.17 y fue significativamente menor al ambiente R donde el valor fue de 0.31, mientras que los ambientes B2 y A presentaron un valor de 0.22 y no se diferenciaron significativamente de los demás ambientes lumínicos.

Incrementos en el parámetro Φ_{NO} representan pérdidas de energía hacia la fase fotoquímica (Φ_{PSII}). Este efecto fue mayor para las plantas del genotipo DM68i, crecidas bajo la condición hídrica déficit en el ambiente R, donde el Φ_{NO} fue significativamente mayor que en los demás ambientes.

Figura 11

Rendimiento cuántico de procesos constitutivos de disipación basal



Nota. Disipación basal obtenida a partir del análisis de *quenching* para los dos genotipos (DM6.8i y G5601) en función de los cuatro ambientes lumínicos (B1, B2, A y R) y de las dos condiciones hídricas (control y déficit). a. Genotipo DM6.8i en la condición hídrica control. b. Genotipo DM6.8i en la condición hídrica déficit. c. Genotipo G5601 en la condición hídrica control. d. Genotipo G5601 en la condición hídrica déficit.

5 CONCLUSIONES

1. El ambiente lumínico de desarrollo de una planta de *Glycine max* determina la eficiencia del PSII.
2. La calidad espectral del ambiente lumínico de desarrollo determina la estrategia de partición de energía de una hoja funcional de *Glycine max*.
3. La combinación del déficit hídrico y la deficiencia espectral baja la eficiencia de la fase fotoquímica del proceso fotosintético.
4. Las plantas de soja destinan mayor energía al proceso fotoquímico cuando crecen en un ambiente lumínico basado en lámparas de halogenuro metálico (B1) que en un ambiente lumínico con deficiencia espectral como lo es el ambiente R.
5. No se estableció de manera clara una respuesta diferencial entre los genotipos DM6.8i y G5601 en los distintos ambientes lumínicos y condiciones hídricas.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, S., Babino, Á., & Pellegrino, V. (2019). *Fotosíntesis: Estructura del cloroplasto*. Repositorio CFE.
<https://repositorio.cfe.edu.uy/bitstream/handle/123456789/751/Fotosintesis.pdf?sequence=2&isAllowed=y>
- Aparicio-Tejo, P. M., Arrese-Igor, C., & Becana, M. (2013). Fijación biológica de nitrógeno. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Coords.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2^{da} ed., pp. 305-322). McGraw Hill.
<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal2008Azcon..pdf>
- Aquateknica. (2024, 13 de abril). *Medición de color de una fuente de luz y luz*.
<https://www.aquateknica.com/medicion-de-color-de-una-fuente-de-luz-y-luz/>
- Azcón-Bieto, J., Fleck, I., Aranda, X., & Gómez-Casanovas, N. (2013). Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Coords.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2^{da} ed., pp. 247-264). McGraw Hill.
<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal2008Azcon..pdf>
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Blankenship, R. E. (2014). *Molecular mechanisms in photosynthesis* (2nd ed.). Blackwell. <https://books.google.com.ec/books?id=pKtNam2xDiIC&printsec=frontcover#v=onepage&q&f=false>
- Broughton, W. J., & Dilworth, M. J. (1971). Control of leghaemoglobin synthesis in snake beans. *Biochemical Journal*, 125(4), 1075-1080.
- Campbell, G.S., & Norman, J. (1998). *An introduction to Environmental Biophysics* (2nd ed.). Springer. [https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=v6UpE6lThCwC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Campbell,+G.+S.,+%26+Norman,+J.+\(1998\).+An+Introduction+to+Environmental+Biophysics+\(2nd+1998+ed.\).+Springer.&ots=JYceTlBhxU&sig=9-3A9o6OydEFkOePLSejO1ZodjM#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=v6UpE6lThCwC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Campbell,+G.+S.,+%26+Norman,+J.+(1998).+An+Introduction+to+Environmental+Biophysics+(2nd+1998+ed.).+Springer.&ots=JYceTlBhxU&sig=9-3A9o6OydEFkOePLSejO1ZodjM#v=onepage&q&f=false)

- Casal, J. J. (2013). Fotomorfogénesis: la luz como factor regulador del crecimiento. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Coords.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2^{da} ed., pp. 467-482). McGraw Hill.
<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal2008Azcon..pdf>
- De las Rivas, J. (2013a). La luz y el aparato fotosintético. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Coords.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2^{da} ed., pp. 165-190). McGraw Hill. <https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal2008Azcon..pdf>
- De las Rivas, J. (2013b). Utilización de la energía luminosa en la fotosíntesis. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Coords.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2^{da} ed., pp. 191-210). McGraw Hill.
<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal2008Azcon..pdf>
- Derks, A., Schaven, K., & Bruce, D. (2015). Diverse mechanisms for photoprotection in photosynthesis: Dynamic regulation of photosystem II excitation in response to rapid environmental change. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1847(4-5), 468-485. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2015.02.008>
- Fehr, W. R., Caviness, C. F., Burmood, D. T., & Pennington, J. S. (1971). Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. *Crop Science*, 11(6), 929-931. <https://doi.org/10.2135/cropsci1971.0011183X001100060051x>
- Genty, B., Briantais, J. M., & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 990(1), 87-92. [https://doi.org/10.1016/s0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/s0304-4165(89)80016-9)
- Gilbert, M. E., Holbrook, N. M., Zwieniecki, M. A., Sadok, W., & Sinclair, T. R. (2011). Field confirmation of genetic variation in soybean transpiration response to vapor pressure deficit and photosynthetic compensation. *Field Crops Research*, 124(1), 85-92. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.06.011>

- Hendrickson, L., Förster, B., Pogson, B. J., & Chow, W. S. (2005). A simple chlorophyll fluorescence parameter that correlates with the rate coefficient of photoinactivation of Photosystem II. *Photosynthesis Research*, 84, 43-49. <https://doi.org/10.1007/s11120-004-6430-4>
- 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, Artículo e104195. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104195>
- Johnson, M. P., & Wientjes, E. (2020). The relevance of dynamic thylakoid organization to photosynthetic regulation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1861(4), Artículo e148039. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2019.06.011>
- Kasajima, I., Takahara, K., Kawai-Yamada, M., & Uchimiya, H. (2009). Estimation of the relative sizes of rate constants for chlorophyll de-excitation processes through comparison of inverse fluorescence intensities. *Plant and Cell Physiology*, 50(9), 1600-1616. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp102>
- 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 - Bioenergetics*, 1861(2), Artículo e148131. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2019.148131>
- Lazár, D. (2015). Parameters of photosynthetic energy partitioning. *Journal of Plant Physiology*, 175, 131-147. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.10.021>
- Martínez, C. M. (2021). *Respuesta fotosintética de Glycine max (L.) Merr. en diferentes ambientes lumínicos: un acercamiento desde la partición de la energía en el fotosistema II* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- 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 Cell Physiology*, 45(12), 1870-1874. <https://academic.oup.com/pcp/article/45/12/1870/1827071>

- Moreno, L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico: Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179-191.
- Nelson, N., & Junge, W. (2015). Structure and energy transfer in photosystems of oxygenic photosynthesis. *Annual Review of Biochemistry*, 84, 659-683.
<https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-092914-041942>
- Niyogi, K. K., Wolosiuk, R. A., & Malkin, N. (2015). Photosynthesis. En B. B. Buchanan, R. L. Jones, & W. Gruissem (Eds.), *Biochemistry and molecular biology of plants* (3rd ed., pp. 508-566). John Wiley.
- Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical and environmental plant physiology* (2nd ed.). Academic Press. [https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=yW_pptyi_MHoC&oi=fnd&pg=PR11&dq=.Nobel,+P.+S.+\(2009\).+Physicochemical+and+Environmental+Plant+Physiology+\(4.a+ed.\).+Academic+Pr.&ots=UCe41zh6uq&sig=A8w1TW4WTC-sKwAZ4T96u3AgdgM#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=yW_pptyi_MHoC&oi=fnd&pg=PR11&dq=.Nobel,+P.+S.+(2009).+Physicochemical+and+Environmental+Plant+Physiology+(4.a+ed.).+Academic+Pr.&ots=UCe41zh6uq&sig=A8w1TW4WTC-sKwAZ4T96u3AgdgM#v=onepage&q&f=false)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2021). *Encuesta agrícola "invierno 2021"*. MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2021-10/PUBLICACION_INV_2021.pdf
- Orozco, A. J., Cardona, C., & Araméndiz, H. (2012). Efecto del cambio climático sobre la fisiología de las plantas cultivadas: Una revisión. *Revista U.D.C.A. Actualidad y Divulgación Científica*, 15(1), 63-76.
<http://www.scielo.org.co/pdf/rudca/v15n1/v15n1a08.pdf>
- Ort, D. R. (2001). When there is too much light. *Plant Physiology*, 125(1), 29-32.
<https://doi.org/10.1104/pp.125.1.29>
- Pallardy, S. (2008). *Physiology of woody plants* (3rd ed.). Academic Press.
<https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2019/02/Pallardy-2008.pdf>
- Quero, G., Bonnacarrère, V., Fernández, S., Silva, P., Simondi, S., & Borsani, O. (2019). Light-use efficiency and energy partitioning in rice is cultivar dependent. *Photosynthesis Research*, 140, 51-63. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0605-x>

- Quero, G., Bonnacarrère, V., Simondi, S., Santos, J., Fernández, S., Gutierrez, L., Garaycochea, S., & Borsani, O. (2021). Genetic architecture of photosynthesis energy partitioning as revealed by a genome-wide association approach. *Photosynthesis Research*, 150, 97-115. <https://doi.org/10.1007/s11120-020-00721-2>
- Sage, R. F., Way, D. A., & Kubien, D. S. (2008). Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. *Journal of Experimental Botany*, 59(7), 1581-1595. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern053>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). *Plant physiology* (3rd ed.). Sinauer Associates. <https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/PlantPhysiologyTaiz2002.pdf>
- Universidad Estatal a Distancia. (2020). *Fase luminosa*. https://multimedia.uned.ac.cr/pem/planeta_planta/page/home.html?s=fisiologia_1&p=1&t=0
- Yamori, W., Hikosaka, K., & Way, D. A. (2014). Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 119, 101-117. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6>
- Yorio, N. C., Goins, G. D., Kagie, H. R., Wheeler, R. M., & Sager, J. C. (2001). Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light-emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. *HortScience*, 36(2), 380-383. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12542027/>
- Zivcak, M., Brestic, M., Kalaji, H. M., & Govindjee. (2014). Photosynthetic responses of sun and shade-grown barley leaves to high light: Is the lower PSII connectivity in shade leaves associated with protection against excess of light? *Photosynthesis Research*, 119, 339-354. <https://doi.org/10.1007/s11120-014-9969-8>

7. ANEXOS**Anexo A***Composición del medio B y D*

Solución A	Gramos	Solución B	Gramos	Solución C	Gramos	Solución D	Gramos
Macronutrientes						Micronutrientes	
						MgSO ₄ .7 H ₂ O	6.17 g
						K ₂ SO ₄	4.35 g
						MnSO ₄ . H ₂ O	0.017 g
CaCl ₂	11.1	KH ₂ PO ₄	6.8 g	Fe-citrato	0.24 g	H ₂ BO ₄	0.0124 g
						ZnSO ₄ .7 H ₂ O	0.0144 g
						CuSO ₄ .5 H ₂ O	0.050 g
						CoCl ₄	0.003 g
						Na ₂ MoO ₄ .2 H ₂ O	0.0024 g

Nota. Para 1Lt de medio B y D se utilizó 500 µL de cada solución, suplementándose con 0.1 mL de KNO₃ 5 mM.

Anexo B*ANOVA para el parámetro Φ_{PSII}*

Parámetro	Efecto	gl.fdv	gl.error	Fval	Pval	p<.05
Φ_{PSII}	Genotipo	1	45	18	0	*
	Ambiente Lumínico	3	45	94	0	*
	Condición Hídrica	1	45	1.4	0.24	
	Genotipo x Ambiente Lumínico	3	45	0.51	0.68	
	Genotipo x Condición Hídrica	1	45	8.1	0.01	*
	Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	2.7	0.06	
	Genotipo x Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	1.7	0.17	

Anexo C

ANOVA para el parámetro Φ_{NPQ}

Parámetro	Efecto	gl.fdv	gl.error	Fval	Pval	p<.05
Φ_{NPQ}	Genotipo	1	45	33	0	*
	Ambiente Lumínico	3	45	23	0	*
	Condición Hídrica	1	45	0.18	0.68	
	Genotipo x Ambiente Lumínico	3	45	0.64	0.6	
	Genotipo x Condición Hídrica	1	45	9.5	0	*
	Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	2.6	0.06	
	Genotipo x Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	1.6	0.2	

Anexo D*ANOVA para el parámetro $\Phi_{NPQ,fast}$*

Parámetro	Efecto	gl.fdv	gl.error	Fval	Pval	p<.05
$\Phi_{NPQ,fast}$	Genotipo	1	45	6.7	0.01	*
	Ambiente Lumínico	3	45	14	0	*
	Condición Hídrica	1	45	0.69	0.41	
	Genotipo x Ambiente Lumínico	3	45	0.99	0.4	
	Genotipo x Condición Hídrica	1	45	6	0.02	*
	Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	3.4	0.03	*
	Genotipo x Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	2.4	0.08	

Anexo EANOVA para el parámetro $\Phi_{NPQ,slow}$

Parámetro	Efecto	gl.fdv	gl.error	Fval	Pval	p<.05
$\Phi_{NPQ,slow}$	Genotipo	1	45	32	0	*
	Ambiente Lumínico	3	45	58	0	*
	Condición Hídrica	1	45	5.2	0.03	*
	Genotipo x Ambiente Lumínico	3	45	10	0	*
	Genotipo x Condición Hídrica	1	45	1.4	0.24	
	Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	1.6	0.2	
	Genotipo x Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	0.34	0.8	

Anexo F*ANOVA para el parámetro Φ_{NO}*

Parámetro	Efecto	gl.fdv	gl.error	Fval	Pval	p<.05
Φ_{NO}	Genotipo	1	45	2.5	0.12	
	Ambiente Lumínico	3	45	44	0	*
	Condición Hídrica	1	45	0.9	0.35	
	Genotipo x Ambiente Lumínico	3	45	1.2	0.33	
	Genotipo x Condición Hídrica	1	45	0.03	0.86	
	Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	1.4	0.25	
	Genotipo x Ambiente Lumínico x Condición Hídrica	3	45	0.3	0.82	

Anexo G

Rendimientos cuánticos del genotipo DM68i en el ambiente Blanco1, Blanco2, Azul y Rojo

	Blanco1		Blanco2		Azul		Rojo	
	Control	Déficit	Control	Déficit	Control	Déficit	Control	Déficit
Φ_{PSII}	0.42b	0.53c	0.31ab	0.32b	0.31ab	0.29ab	0.20a	0.17a
Φ_{NPQ}	0.42a	0.32a	0.45a	0.45b	0.46a	0.47b	0.49a	0.45b
Φ_{NPQf}	0.4a	0.30a	0.42a	0.42ab	0.44a	0.45b	0.42a	0.35ab
Φ_{NPQs}	0.02a	0.02a	0.03a	0.03ab	0.02a	0.02a	0.07a	0.10b
Φ_{NO}	0.16a	0.17a	0.24ab	0.23a	0.23ab	0.24a	0.32b	0.39b

Anexo H

Rendimientos cuánticos del genotipo G5601 en el ambiente Blanco1, Blanco2, Azul y Rojo.

	Blanco1		Blanco2		Azul		Rojo	
	Control	Déficit	Control	Déficit	Control	Déficit	Control	Déficit
Φ_{PSII}	0.44c	0.40c	0.24ab	0.24b	0.31b	0.21ab	0.18a	0.12a
Φ_{NPQ}	0.40a	0.43a	0.54b	0.53ab	0.47a	0.57b	0.54b	0.57b
Φ_{NPQf}	0.38a	0.41a	0.46a	0.42a	0.45a	0.54b	0.40a	0.38a
Φ_{NPQs}	0.02a	0.02a	0.08ab	0.11b	0.02a	0.03a	0.14b	0.18c
Φ_{NO}	0.16a	0.17a	0.22ab	0.22ab	0.23ab	0.22ab	0.29b	0.31ab