



EDUCACIÓN
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA



TECNOLÓGICO
NACIONAL DE MÉXICO®

**TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO
INSTITUTO TECNOLÓGICO DE CONKAL**

**EFFECTO DE LA RADIACIÓN FOTOSINTÉTICA SOBRE EL
INTERCAMBIO DE GASES EN PLANTAS DE ESTEVIA**

TESIS

Que presenta:

Elsy Alexandra Ku Cumi

Como requisito parcial para obtener el grado de:

Licenciada en biología

Director de tesis:

Doctor René Garruña Hernández

Conkal, Yucatán, México

Noviembre, 2022



TecNM

La presente Tesis fue realizada por Elsy Alexandra Ku Cumi de la carrera de Licenciatura en Biología, con Orientación en Parasitología Tropical y con el número de control 16800088, con el título “Efecto de la radiación fotosintética sobre el intercambio de gases en plantas de Estevia”, la cual fue dirigida, asesorada y revisada por el comité que fue asignado en su oportunidad, y cuyos integrantes firman su consentimiento para que este trabajo sea presentado como requisito parcial para la titulación, de acuerdo al Proceso de Titulación Integral y al Manual de Lineamientos Académicos Administrativos del Tecnológico Nacional de México.



DIRECTOR: _____

DR. RENÉ GARRUÑA HERNÁNDEZ



ASESOR: _____

M.C. GABRIEL DE JESÚS AZCORRA PERERA



REVISOR: _____

M.C. OMAR JULIÁN ARGÁEZ QUIJANO

Conkal, Yuc. Noviembre 2022

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mis padres María Genoveva Cumi Chim y Santiago Kú Castro por todo el amor que me brindan, por el apoyo incondicional y su paciencia.

A mis mejores amigos Jehú Noh Kú y María Carrera Marín quienes son un gran apoyo para mí sin importar las circunstancias.

A mis hermanos (as) por estar siempre presentes cuando los necesito, a mis sobrinos que son lo mejor que me pasó, cada uno con distintas cualidades, pero únicos.

Y, por último, pero no menos importante a mi perrita Luna, que sin decir una palabra veo su incondicionalidad y su agradecimiento en su mirada.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por su infinita bondad.

Al Dr. René Garruña por aceptar ser mi asesor y guía en este proceso, por todos los conocimientos y asesoramientos que me brindó académicamente y personalmente. Al Instituto Tecnológico de Conkal por todas las oportunidades aportadas para realizar los estudios de Licenciatura.

A los profesores que estuvieron presentes en toda mi carrera académica, por las enseñanzas brindadas durante ese tiempo. Especialmente al profesor Horacio Ballina y Rubén Andueza quienes fueron sin duda unos excelentes profesores.

A una de las personas más nobles que he conocido, Fabiola Ríos Bolívar por su apoyo y por brindarme sus conocimientos durante este proceso. A mi buen y queridísimo amigo Israel Martín que siempre ha estado conmigo en todo proceso académicamente y personalmente. A mi buena amiga Kristell Figueroa que a pesar de que no nos veamos siempre ha estado presente con su amistad incondicional.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Abstract	8
Resumen	9
Introducción	10
I. Antecedentes del problema	11
1.1 Efecto de la radiación fotosintética e intercambio de gases en <i>Stevia rebaudiana Bertoni</i>	11
1.2. Estevia rebaudiana (<i>Stevia rebaudiana Bertoni</i>).....	12
1.3. Importancia de la <i>estevia</i>	13
II. Objetivos	15
2.1. Objetivo general.....	15
2.2. Objetivos específicos.....	15
III. Hipótesis	15
IV. Fundamento teórico	16
V. Desarrollo del proyecto	17
5.1. Ubicación geográfica.....	17
5.2. Desarrollo del experimento	17
5.3. Tratamientos y diseño experimental.....	18
5.4. Variables a evaluar.....	18
5.5 Análisis de la fotosíntesis.....	19
5.6 Procesamiento de datos.....	19
VI. Resultados	20

VII. Conclusiones.....	26
-------------------------------	-----------

VIII. Referencias bibliográficas.....	26
--	-----------

ÍNDICE DE FIGURAS

I. Figura 1. Curva de tasa de fotosíntesis (A) en respuesta a la concentración intercelular de CO ₂ (C _i) (A/C _i) medidas a 2000 μmol m ⁻² s ⁻¹ en las plantas de estevia (<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni).....	20
II. Figura 2. Curva de tasa de fotosíntesis (AN) en respuesta a la densidad de flujo fotosintético (A/DFE) en plantas de estevia (<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni).....	21
III. Figura 3. A) Tasa de transpiración (E) y eficiencia de uso del agua (EUA) en plantas de estevia (<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni).....	25

ÍNDICE DE TABLAS

I. Tabla 1. Tasa de fotosíntesis a CO ₂ saturante (A _{CO₂sat}), tasa de respiración diurna (R _d), eficiencia de carboxilación (EC), punto de compensación de CO ₂ , limitación estomática relativa de la fotosíntesis (L _s) medidos a 2000 μmol mol ⁻² s ⁻¹ de DFE en las plantas de estevia (<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni).....	22
II. Tabla 2. Parámetros bioquímicos estimados del modelo de Sharkey (2015): velocidad máxima de carboxilación (V _{cmax}), tasa máxima de transporte de electrones (J _{max}) y tasa de utilización de triosas fosfatos (TPU) medidos a 2000 μmol mol ⁻² s ⁻¹ de DFE en las plantas de estevia (<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni).....	23
III. Tabla 3. Tasa de fotosíntesis a DFE saturante (A _{DFEsat}), respiración en oscuridad (R _D), eficiencia cuántica aparente (φ _{CO₂}), punto de compensación de luz (PCL), medidos a 400 μmol mol ⁻¹ de CO ₂ en las plantas de estevia (<i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni).....	24

ABSTRACT

Light is considered one of the most important factors that regulate the growth and development of plants. However, very high radiation from the tropics can have a negative impact on the development of some plants, causing a decrease in photosynthesis and biomass production as a result of saturation in photosystems. *Stevia rebaudiana* Bertoni is a species of the genus *Stevia* belonging to the Asteraceae family. This species is affected by environmental factors such as high temperature and radiation, which influences its productivity, growth and development. Therefore, the purpose of this research was to evaluate the effect of three levels of incident radiation on the growth of *Stevia rebaudiana*. To achieve the objectives, a completely random design was proposed with three levels of incident radiation (90%, 70% and 50%). According to the results, it was observed that AN increased as radiation increased from 50 to 70%, but decreased to 90%, in response there were significant differences between the three treatments. In contrast, as radiation increased, gs increased without a significant difference. In the same way in the perspiration curve and the US there was an increase on both sides with the increase in DFF without significant difference. In the case of Ci it decreased by increasing FDT without differences between treatments. **Keywords: Photosynthesis, radiation, temperature, *Stevia rebaudiana*.**

RESUMEN

La luz es considerada uno de los factores más importantes que regulan el crecimiento y desarrollo de las plantas. Sin embargo, la radiación muy alta de los trópicos puede tener un impacto negativo en el desarrollo de algunas plantas, provocando una disminución de la fotosíntesis y la producción de biomasa como efecto de una saturación en los fotosistemas. La *Stevia rebaudiana Bertoni* es una especie del género *Stevia* perteneciente a la familia Asteráceas. Esta especie es afectada por factores ambientales como la alta temperatura y la radiación, lo cual influye en la productividad, el crecimiento y el desarrollo de la misma. Por lo anterior, el propósito de esta investigación fue evaluar el efecto de tres niveles de radiación incidente sobre el crecimiento de *Stevia rebaudiana*. Para lograr los objetivos se planteó un diseño completamente al azar con tres niveles de radiación incidente (90%, 70% y 50%). De acuerdo a los resultados, se observó que la A_N aumentó a medida que la radiación incrementó de 50 a 70%, pero disminuyó a 90%, como respuesta hubo diferencias significativas entre los tres tratamientos. En contraste, al incrementar la radiación aumentó la g_s sin haber una diferencia significativa. De la misma manera en la curva de transpiración y EUA hubo un aumento de ambos lados con el incremento de DFF sin diferencia significativa. En el caso de C_i disminuyó al incrementar DFF sin diferencias entre los tratamientos.

Palabras clave: CO₂, Fotosíntesis, radiación, *Stevia rebaudiana*, temperatura.

INTRODUCCIÓN

La radiación es un factor clave para el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que las plantas dependen de ella para llevar a cabo la fotosíntesis, sin embargo, el exceso de radiación puede ser perjudicial para las plantas (Salisbury, 2000). Las longitudes de onda comprendidas entre 400 y 700 nm, son capaces de inducir fotosíntesis pero es habitual que más de 95% se transforme en calor, capturándose durante la fotosíntesis menos del 5% de la luz absorbida (Jarma *et al.*, 2005).

Los cultivos tienen diferentes características de respuesta a la luz en diferentes condiciones ambientales y etapas de desarrollo. En este caso, la especie *S. rebaudiana*, crece bajo un clima soleado en su hábitat nativo, pero existen pocos estudios que comprueben el estado para determinar los niveles de intensidad de luz óptima para la acumulación de SGs (Glucósidos de esteviol) porque es muy difícil separar el efecto independiente de la radiación solar de otros factores en condiciones de campo (Jarma *et al.*, 2005). *S. rebaudiana* es muy sensible al fotoperiodo. Esto se debe a que esta planta es una especie obligatoria de día corto que conduce a la floración, con una longitud de día crítica de alrededor de 12 a 13 h. Por otro lado las condiciones de día largo (14 h – 16 h) son necesarias para prolongar el crecimiento vegetativo y el aumento del rendimiento. No obstante, la intensidad de luz puede favorecer o perjudicar de cierta manera en las plantas de *S. rebaudiana*, en diferentes trabajos se menciona que en bajas intensidades de luz hay aumento de nudos en las plantas y elongación de los entrenudos, lo cual se atribuye al efecto de sombra y a la necesidad de luz por las plántulas en la formación de fotoasimilados durante la fotosíntesis (Pérez *et al.*, 2017). Además, los factores ambientales como la baja/alta temperatura, la radiación, la acumulación de agua, la sequía, la deshidratación, la salinidad, la toxicidad de los metales pesados y la deficiencia de nutrientes, influyen en la productividad, el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Jarma *et al.*, 2020).

I. Antecedentes

1.1 La radiación fotosintéticamente activa y el intercambio de gases en las plantas

Dentro de los principales factores ambientales que afectan la vida en nuestro planeta, se encuentra la radiación (Meisel *et al.*, 2011). La radiación controla el funcionamiento de los ecosistemas terrestres a través del control de procesos fotobiológicos, tales como la fotosíntesis, fotoperiodo, fototropismos (Carrasco, 2009).

Las plantas pueden experimentar cambios rápidos en su fisiología con la variación de la radiación; el exceso de absorción de energía puede evitarse mediante diferentes mecanismos, tales como los movimientos de las hojas, las células o de los cloroplastos, o evadirse por los mecanismos de fotoprotección de la fotosíntesis. Estos mecanismos de regulación se pueden relacionar con los múltiples procesos de adaptación genética y aclimatación fenotípica de las plantas cuando crecen en ambientes con variaciones en la radiación (Fischer *et al.*, 2012). Si la energía de excitación no es regulada satisfactoriamente mediante los mecanismos de disipación o de fotoprotección, puede ocurrir un proceso comúnmente conocido como fotoinhibición, el cual consiste en un conjunto de procesos moleculares complejos causados por el exceso de radiación y que disminuyen la eficiencia o tasa máxima de fotosíntesis y conlleva daños fotooxidativos (Giraldo *et al.*, 2009).

Los sucesos fotosintéticos se desenvuelven en el momento en que las clorofilas captan la energía de la luz incidente en el aparato fotosintético, esta energía es utilizada para lograr una alteración que puede desencadenar a una oxidación de los pigmentos fotosensibles (Jarma, 2005). Algunos expertos afirman que las relaciones fotosintéticas relativas para varias especies de dicotiledóneas herbáceas y pastos pueden definirse en función de la radiación que incide sobre cierta unidad de área foliar (Salisbury, 2000). Las cantidades de luz y de CO₂ determinan la respuesta fotosintética de las hojas, y en algunas situaciones esta respuesta es limitada por un inadecuado

suministro de estos factores (Hernández *et al.*, 2016). Así mismo, la absorción de exceso de luz puede ocasionar grandes problemas; sin embargo, mecanismos especiales protegen el sistema fotosintético de los excesos (Giraldo *et al.*, 2005). Por lo tanto, existen niveles de control sobre la fotosíntesis que permiten que las plantas crezcan en diferentes hábitats y en ambientes cambiantes (Jarma, 2006). Actualmente se desconoce el comportamiento de muchas plantas en diferentes niveles de radiación, es decir, si más luz puede incrementar la producción fotosintética y como consecuencia la producción vegetal (Fernández *et al.*, 2005). La estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) es uno de estos casos donde la planta tiene muchos atributos benéficos pero existen pocos trabajos sobre sus respuestas fisiológicas ante estímulos ambientales (Jarma *et al.*, 2006). Por otra parte Cardenáz (2001). Menciona sobre la regulación del intercambio de gases es un mecanismo que la planta emplea para reducir la potencialidad de daño, elevando la tasa de transpiración para enfriar la hoja mediante la difusión de vapor de agua. De tal manera, a lo largo de su evolución las plantas han desarrollado algunas características morfológicas estratégicas que les permiten llevar a cabo el intercambio de gases con una pérdida mínima de agua. Algunas de estas características son: la presencia de cutícula impermeable, la presencia de tricomas y la rapidez de respuesta de las estomas a condiciones ambientales adversas como la reducción de agua en el suelo y cambios en la temperatura ambiente.

II. 1.2 *Stevia rebaudiana* (*Stevia rebaudiana* Bertoni)

Es una especie del género *Stevia* perteneciente a la familia Asteráceas; ésta especie es nativa de la región tropical de Sudamérica y radica en Paraguay. Es conocida comúnmente como “hoja dulce” o “hierba dulce” (Villagran *et al.*, 2009). Es un arbusto perenne que puede medir de 65 a 80 cm, pero con buenos manejos de cultivos pueden llegar hasta 1 m de altura, sus hojas lanceoladas tienen una medida de 5 cm de longitud y 2 cm de ancho y se disponen alternadas (Durán *et al.*, 2012). Se dice que las hojas son pubescentes, ya que presentan una disposición opuesta en sus estados juveniles y alternos cuando las plantas llegan a su madurez fisiológica, previa a la floración. La flor es hermafrodita, pequeña y blanquecina,

su corola es tubular, pentalobulada, en capítulos pequeños terminales o axilares, agrupados en panículas corimbosas (Landázuri, 2009). Algunos científicos indican que la estevia es una planta de día corto, al notar un incremento de la floración en días con fotoperiodo menor de 12 h (Villagran *et al.*, 2009);

La planta de estevia es auto incompatible o mejor dicho protandria, esto se refiere a que produce granos de polen visibles antes de que sean receptivos los estigmas, lo que impide que se realice la fecundación (Cruz *et al.*, 2016). Por lo que la polinización es entomófila; se dice que es de tipo esporofítico y clasificada como apomíctica obligatoria. El fruto es un aquenio que puede ser claro (estéril) u oscuro (fértil) y es diseminado por el viento. Se clasifica como una planta de día corto, situando el fotoperiodo crítico de 12 a 13 horas según el eco tipo (Martínez, 2015).

En la actualidad se conocen diferentes características edulcorantes de la estevia; una de las más importantes, es la variedad Morita II que es conocida por la industria alimentaria por contener una concentración dulce sin resabio amargo (González *et al.*, 2017).

Sin embargo, Uribe (2019). Afirma que las plantas tienen la capacidad de generar compuestos secundarios con diferentes características funcionales y químicas, se les denomina metabolitos secundarios. Estos tienen la función de intervenir en la interacción de la planta ante el ambiente, así como protección ante los depredadores, cumpliendo funciones no vitales para la planta.

III. 1.3 Importancia de la *estevia*

La estevia es una planta considerada medicinal, pues varios estudios demuestran que puede tener efectos beneficiosos en las aplicaciones para la salud sobre la diabetes tipo II (Gamboa *et al.*, 2012). Asimismo, existen reportes sobre su actividad antiácida, cardiotónica, actividad anticaries y como coadyuvante en el tratamiento contra el rotavirus (Reyes *et al.*, 2014). Se cultiva por contener edulcorantes y su ínfimo contenido calórico, ya que posee

glucósidos con propiedades edulcorantes sin calorías (González, 2011). Tiene la capacidad de contener una edulcoración que es 30 veces mayor que el azúcar y el extracto alcanza de 200 a 300 veces más. En las hojas se concentra el mayor contenido de esteviósido y rebaudiósido A, que son sus principales principios activos (Benítez, 2020). Algunos científicos lo reconocen como una “molécula noble”, debido a que es 100% natural, no tiene calorías, las hojas se pueden utilizar en su estado natural y solo se requieren cantidades mínimas. Entre las ventajas de la especie se puede mencionar que no eleva los niveles de glucosa en la sangre, no aporta calorías al ser metabolizado, es antiácido, cardiotónico y se distingue de los edulcorantes artificiales por no tener sabor metálico y no ser cancerígeno (Jarma *et al.*, 2010).

II. Objetivos

2.1. Objetivo general

Evaluar el intercambio de gases en plantas de *Stevia rebaudiana* en respuesta a diferentes intensidades de radiación fotosintéticamente activa.

2.2. Objetivos específicos

Evaluar la asimilación de carbono en plantas de *Stevia rebaudiana* en respuesta a diferentes intensidades de radiación fotosintética.

Evaluar la transpiración y la eficiencia de uso del agua en plantas de *Stevia rebaudiana* en respuesta a diferentes intensidades de radiación fotosintética.

III. Hipótesis

Las plantas de estevia expuestas a mayor intensidad de luz presentarán aclimatación fotosintética, por lo cual los tratamientos con menor radiación incrementarán la asimilación neta de CO₂ (A_N) y por lo tanto la eficiencia del uso de agua (EUA).

IV. Fundamento teórico.

Algunos autores como Pérez (2017) mencionan que las variables de crecimiento de la *Stevia rebaudiana*; altura, número de nudos, peso total de la planta, concentración de glucosa, tasa expansión foliar y tasa de asimilación neta fueron afectadas por la luz. Por lo tanto, se deduce que las diferencias en el crecimiento se deben a la activación diferencial de fotoreceptores y a cambios en el metabolismo celular de estevia. Trabajos realizados sobre la tasa de asimilación neta en *Stevia rebaudiana* confirman que depende de la capacidad fotosintética, así como de la relación entre la cantidad de hojas que absorben eficientemente la energía lumínica disponible, y la cantidad de hojas que las plantas puedan sostener (Pérez *et al* 2017). Los estudios realizados sobre el efecto de la radiación en *Stevia rebaudiana* han sido una total polémica, ya que algunos autores han demostrado que la floración es fotodependiente, aumentando cuando se reduce la duración del día; sin embargo, las respuestas de la floración y del contenido de esteviósidos a lo largo del día, parecen variar, ya que algunos genotipos se comportan como plantas obligadas de día corto y otros parecen ser insensibles al fotoperiodo (Martínez, 2015). De la misma manera mencionan que es lógico deducir que la luz afecte también positivamente la síntesis de los glucósidos de esteviol (Orozco, 2012). No obstante, la estevia es considerada planta de día corto, puesto que florece cuando la duración del día es menor de un período crítico que, habitualmente, se establece de 11 horas (Orozco *et al.*, 2012). Por otro lado, el crecimiento vegetativo de estevia se reduce cuando las temperaturas están por debajo de 20 °C y cuando la duración del día es menor a 12 horas (Mondaca *et al.*, 2012). Estos mismos autores mencionan que al aumentar la duración del día a 16 horas y la intensidad de la luz, se incrementan el crecimiento vegetativo y los niveles de esteviósidos. Así mismo, Franklin (2009) menciona que las respuestas a los estímulos de luz y de temperatura proporcionan a las plantas la capacidad de reconocer cambios

ambientales y traducirlos en diversas respuestas, como crecimiento, síntesis de moléculas, entre otras.

En trabajos realizados con plantas de estevia en suelos inundados, la conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis mostraron un efecto negativo en los tiempos de inundación, mostrando una relación inversa negativa (Castillejo *et al.*, 2020). En otro experimento, plantas de estevia sometida a diferentes niveles de radiación y cantidad de nitrógeno disponible, afectaron de forma negativa la capacidad fotosintética de las hojas. El exceso de nitrógeno en dos ambientes de luz solar (1500 y $300 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), afectó de forma negativa el comportamiento de la conductancia estomática, tasas de transpiración y tasa de asimilación de CO_2 (Cordero, 2014).

V. Desarrollo del proyecto.

5.1. Sitio de estudio

El presente trabajo se realizó en el periodo de agosto-diciembre del año 2020, en el área experimental localizada en el Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán. Ubicado al noreste de Mérida a $21^\circ 04' \text{ N}$ y $89^\circ 31' \text{ O}$, a una altitud de 8 m sobre el nivel del mar, con clima predominante tipo Awo (x') (i'). Con una temperatura media anual de 26.6°C y precipitación pluvial media anual de 469 milímetros.

5.2. Establecimiento del experimento

El experimento constó con tres estructuras de malla sombra de $2 \times 3.5 \times 2.2$ m, las estructuras fueron construidas con perfiles de PTR y con su respectiva malla sombra.

5.3. Tratamientos

Los tratamientos constaron de lo siguiente:

- Estructura 1: incidencia de luz del 90%.
- Estructura 2: incidencia de luz del 70%.
- Estructura 3: incidencia de luz del 50%.

5.4. Especies evaluadas y siembra

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar, con 16 repeticiones por tratamiento.

Se evaluaron diversos parámetros de intercambio de gases

5.5 Análisis del intercambio de gases

Las mediciones se realizaron en hojas adultas, totalmente expandidas. Para todas las variables se utilizaron cuatro plantas seleccionadas aleatoriamente por cada tratamiento. Las mediciones de los distintos parámetros fueron realizadas a los tres meses después de iniciado el experimento. Las medidas instantáneas de A, E, g_s y C_i se realizaron utilizando el analizador infrarrojo de gases (IRGA; LICOR, LI-6400, Nebraska, USA). Las medidas se realizaron a una DFF de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 . La EUA instantánea se determinó como la relación A/E.

5.6 Curvas A/Ci

Se realizaron curvas A/Ci en hojas de diferentes plantas ($n=4$) para cada tratamiento, utilizando el analizador de gases en infrarrojo (IRGA), incrementando progresivamente las C_a desde cero hasta $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Se utilizó la ecuación de una hipérbola rectangular para el ajuste de las curvas de respuesta de la fotosíntesis al CO_2 (Curvas A/Ci). En las curvas A/Ci la porción lineal determina la eficiencia de carboxilación (EC); el punto de corte con el eje de las ordenadas, la tasa de respiración mitocondrial diurna (R_d); la fotosíntesis máxima a una concentración intercelular de CO_2 saturante ($\text{ACO}_{2\text{sat}}$) y el punto de corte con el eje de las abscisas representa

el punto de compensación de CO₂ (□), es decir la C_i a la cual la A y la respiración se igualan y por tanto el flujo neto de intercambio gaseoso total es cero.

5.7 Curvas A/DFF

Se realizaron curvas A/DFF en hojas de diferentes plantas (n=4) para cada tratamiento con el analizador infrarrojo de gases, variando la DFF de cero a 2000 μmol m⁻² s⁻¹ en 10 pasos sucesivos. Las medidas se realizaron a 400 de CO₂. Las curvas se ajustaron con una ecuación empírica: $A = b + d * \exp^{k * DFF}$.

Donde, b representa la máxima tasa de fotosíntesis a DFF saturante (ADFF_{sat}); (b+d), es el punto de corte con el eje de las ordenadas es la respiración mitocondrial en oscuridad (RD) y el producto (K*DFF) representa la eficiencia cuántica aparente (ΦCO₂), es decir, la porción lineal de las curvas; el punto de corte con el eje de las abscisas representa el punto de compensación de luz (PCL), es decir la DFF a la cual la A y la respiración se igualan y por tanto el flujo neto de intercambio gaseoso total es cero.

5.8 Procesamiento de datos

Teniendo los datos registrados necesarios, se procedió a hacer una base de datos, a los cuales se les realizó un análisis estadístico, se ajustó a la normalidad, se les realizó un análisis de varianza (ANOVA) y al haber diferencias significativas se realizó la prueba de comparación de medias Tuckey.

VI. Resultados

Curvas A/C_i

En las curvas respuesta A/C_i las plantas que se encontraban en malla gris alcanzaron las tasas de fotosíntesis más altas y contrario a lo que se esperaba las plantas crecidas en malla cristal fueron las que tuvieron las tasas más bajas, el punto de compensación fue similar en los tres tratamientos y el punto de compensación más alto fue en las de malla gris (Figura 1). Además, sólo las plantas en malla sombra alcanzaron la aclimatación fotosintética.

Las plantas tienen la capacidad de captar el CO₂ atmosférico y mediante procesos fotosintéticos metabolizarlo para la obtención de azúcares y otros compuestos que requieren para el normal desarrollo de su ciclo vital, es decir, a través de la fotosíntesis, absorben el carbono de la atmósfera (en forma de CO₂) y lo convierten en biomasa (Espitia *et al.*, 2020). Sin embargo, estos resultados demuestran que no necesariamente a mayor luz habrá una tasa fotosintética más alta.

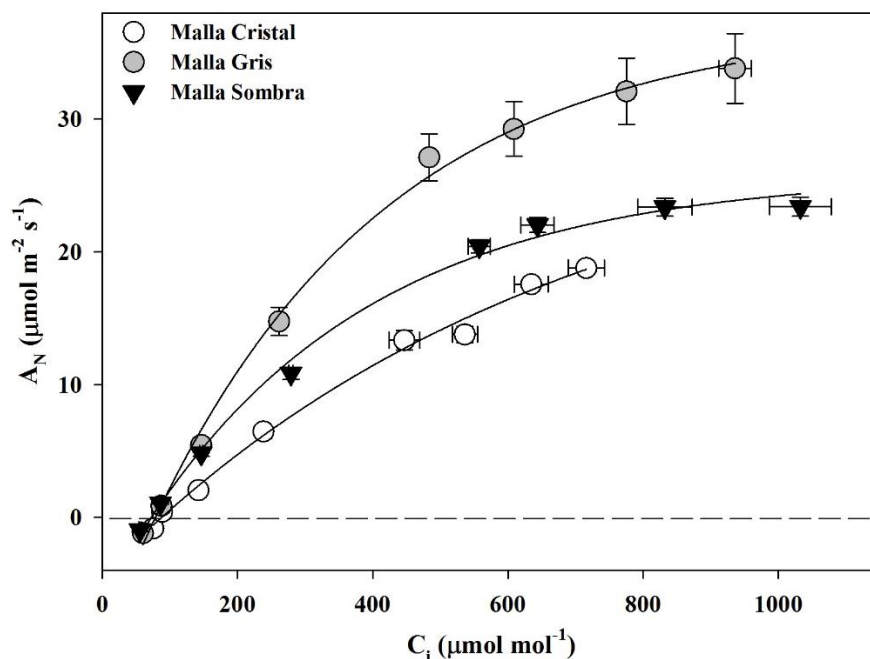


Figura 1. Curva de tasa de fotosíntesis (A) en respuesta a la concentración intercelular de CO₂ (C_i) (A/C_i) medidas a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) cultivadas en los diferentes ambientes de radiación fotosintéticamente activa (malla cristal, malla gris y malla sombra). Los valores son medias \pm EE, n = 4.

En las curvas respuesta A/DFF se observaron tendencias muy similares a lo observado en las A/C_i , es decir, la fotosíntesis de las plantas en malla gris fue superior a la de los otros tratamientos (Figura 2). Entonces, al incrementar la intensidad de la DFF aumentó la asimilación neta de CO_2 . Sin embargo, en las plantas crecidas en condiciones de alta intensidad lumínica fue donde se presentaron los menores incrementos, es probable que esto se suceda como respuesta a que la alta intensidad lumínica del sitio podría ocasionar fotodaño y de esa manera fotoinhibir los fotosistemas, afectando el crecimiento y reduciendo la eficiencia de uso de agua y nutrientes (Fay *et al.*, 1993; Jaramillo y Bustamante, 2005). Jarma (2006) menciona que las cantidades de luz y de CO_2 determinan la respuesta fotosintética de las hojas, y en algunas situaciones esta respuesta es limitada por un inadecuado suministro de cualquiera de estos factores, así mismo recalca que los sucesos fotosintéticos se desencadenan en el momento en que las clorofilas captan la energía de la luz incidente en el aparato fotosintético; esta energía es utilizada para lograr una excitación que puede provocar la oxidación de los pigmentos fotosensibles.

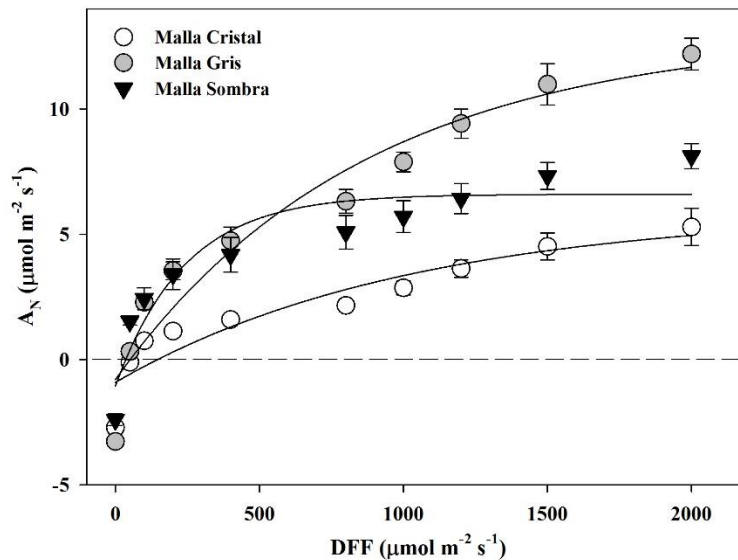


Figura 2. Curva de tasa de fotosíntesis (A_N) en respuesta a la densidad de flujo fotosintético (A/DFF) en plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) cultivadas en los diferentes

ambientes de radiación fotosintéticamente activa (malla cristal, malla gris y malla sombra). Los valores son medias \pm EE, n = 4.

Las plantas cultivadas en malla gris superaron estadísticamente a las plantas de los otros dos tratamientos en la tasa de fotosíntesis a CO₂ saturante (A_{CO_2sat}), la tasa de respiración diurna (R_d), y la eficiencia de carboxilación (EC). Sin embargo, el punto de compensación de CO₂, y la limitación estomática relativa de la fotosíntesis (L_s) fue superior en las plantas cultivadas en la malla cristal (Tabla 1). Esto sugiere que el tratamiento con mayor radiación (malla cristal) fue el menos favorable en estos aspectos, pues tuvieron tasas más bajas de asimilación, menor carboxilación y además incrementaron la limitación estomática.

Tabla 1. Tasa de fotosíntesis a CO₂ saturante (A_{CO_2sat}), tasa de respiración diurna (R_d), eficiencia de carboxilación (EC), punto de compensación de CO₂, limitación estomática relativa de la fotosíntesis (L_s) medidos a 2000 $\mu\text{mol mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFF en las plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) cultivadas en los diferentes tratamientos: malla cristal, malla gris y malla sombra. Los valores son la media \pm ES (n=4). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0.05$).

Malla	A_{CO_2sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EC ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Γ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	L_s %
Cristal	29.5 \pm 2.8 ab	-4.3 \pm 0.4 c	0.052 \pm 0.004 c	84.8 \pm 1.6 a	33.2 \pm 0.99 a
Gris	35.5 \pm 1.3 a	-9.5 \pm 0.4 a	0.991 \pm 0.005 a	77.6 \pm 0.4 b	27 \pm 0.3 b
Sombra	25.9 \pm 0.9 b	-6.3 \pm 0.3 b	0.14 \pm 0.004 b	71.1 \pm 0.8 c	25.9 \pm 0.6 b

En los parámetros bioquímicos de la fotosíntesis se observaron diferencias estadísticas entre los tres tratamientos, obteniendo los valores más altos las plantas cultivadas en malla gris, después las de malla sombra y por debajo las de malla cristal. En este sentido la mayor velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}), tasa máxima de transporte de electrones (J_{max}) y tasa de utilización de triosas fosfatos (TPU) se observaron en el tratamiento malla gris (Tabla 2). Estos resultados confirman lo señalado anteriormente, que los fotosistemas de las plantas en malla cristal sufren

fotodaño; por lo tanto, los fotosistemas no alcanzan a repararse y su eficiencia cuántica disminuye.

Tabla 2. Parámetros bioquímicos estimados del modelo de Sharkey (2015): velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}), tasa máxima de transporte de electrones (J_{max}) y tasa de utilización de triosas fosfatos (TPU) medidos a $2000 \mu\text{mol mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFF en las plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) cultivadas en los diferentes tratamientos: malla cristal, malla gris y malla sombra. Los valores son la media \pm ES (n=4). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0.05$).

Malla	V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	TPU ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Cristal	60.1 ± 1.2 c	84.5 ± 0.96 c	6.7 ± 0.1 c
Gris	120.4 ± 4.2 a	157.4 ± 5.8 a	11.1 ± 0.4 a
Sombra	77.1 ± 1.3 b	119.1 ± 1.6 b	8.5 ± 0.2 b

Como se pudo observar, la mayor tasa de fotosíntesis a DFF saturante (A_{DFFsat}) se encontró en el tratamiento malla gris; sin embargo, en la respiración en oscuridad (R_{D}) no se observaron diferencias estadísticas; pero, en la eficiencia cuántica aparente (ϕ_{CO_2}) los valores más altos se observaron en el tratamiento malla sombra (Tabla 3), es probable que por ser las plantas menos expuestas a una alta DFF fueron las que canalizaron de mejor manera la energía hacia procesos fotoquímicos. Mientras que las plantas en malla cristal que fueron las más expuestas a DFF tuvieron el punto de compensación de luz (PCL) más alto (Tabla 3). Esto indica que ante la incidencia de radiaciones bajas las plantas responden muy rápido, pero conforme incrementa la energía lumínica se saturan los fotosistemas.

Tabla 3. Tasa de fotosíntesis a DFF saturante (A_{DFFsat}), respiración en oscuridad (R_D), eficiencia cuántica aparente (Φ_{CO_2}), punto de compensación de luz (PCL), medidos a $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 en las plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) cultivadas en los diferentes tratamientos: malla cristal, malla gris y malla sombra. Los valores son la media \pm ES (n=3). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0.05$).

Malla	A_{DFFsat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_D ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Φ_{CO_2} ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	PCL ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Cristal	5.4 ± 1.21 b	-1.6 ± 0.44 a	0.0096 ± 0.0038 b	144.8 ± 19.56 a
Gris	11.8 ± 0.85 a	-0.85 ± 0.031 a	0.016 ± 0.00086 b	58.8 ± 3.97 b
Sombra	7.3 ± 0.2 b	-1.2 ± 0.088 a	0.043 ± 0.004 a	32.4 ± 1.77 b

Estadísticamente la tasa de transpiración (E) fue más alta en las plantas del tratamiento de malla gris (Figura 3A). Con base en los parámetros anteriores, este color de malla propicia mejoras en la capacidad fotosintética de las plantas de estevia, pero el costo es un gasto hídrico considerable. En este sentido algunos autores (Tognetti *et al.*, 1998; Cauich *et al.*, 2018) consideran que la pérdida de agua por transpiración está estrechamente asociada con la apertura de los estomas, pues al estar más abiertos más fácilmente ingresa el CO_2 pero también más rápidamente se escapa el agua por medio de la transpiración. Por otro lado, la eficiencia del uso del agua (EUA) fue estadísticamente superior en las plantas del tratamiento en malla sombra (Figura 3B), esto indica que las plantas al recibir menos DFF, requieren tasas de transpiración menores y aunque sus tasa de asimilación no fueron las más altas, sí fueron suficientes para compensar la pérdida de las moléculas de agua transpiradas, pues la EUA se determina como la relación A_N/E . Cuando las plantas jóvenes están en pleno proceso de establecimiento, las altas radiaciones generan una alta transpiración en las hojas que no han alcanzado una expansión y una madurez adecuadas. Esto probablemente desvuelve un aumento en las tasas de respiración de las plantas sometidas

a las altas radiaciones, mientras que en las más sombreadas esta condición es amortiguada por la sombra.

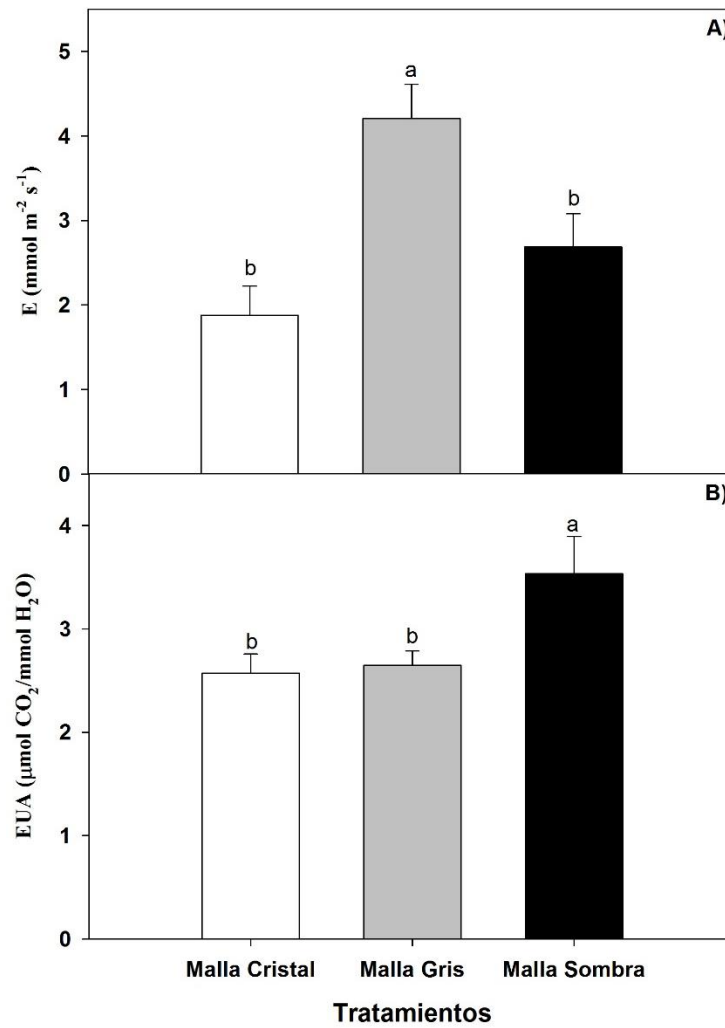


Figura 3. A) Tasa de transpiración (E) y eficiencia de uso del agua (EUA) en plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) cultivadas en los diferentes tratamientos: malla cristal, malla gris y malla sombra. Los valores son la media \pm ES (n=4). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (ANOVA, Tukey, $p < 0.05$).

VII. Conclusiones

Las plantas de estevia expuestas a mayor intensidad de luz (malla cristal y malla gris) presentaron mayores A_N , así como una mayor transpiración en comparación a las plantas cultivadas en malla sombra. A su vez, las plantas de estevia cultivadas en malla sombra presentaron mayor desarrollo de hojas y crecimiento en comparación a las plantas cultivadas en malla gris y cristal.

IX. Referencias bibliográficas

- Andrés González-Moralejo, S. (2011). Aproximación a la comprensión de un endulzante natural alternativo, la *Stevia rebaudiana* Bertoni: producción, consumo y demanda potencial. *Agroalimentaria*, 17(32), 57-69.
- Brito Uribe, G. (2019). Efecto de la luminosidad sobre el desarrollo de *Stevia rebaudiana* y producción de glucósidos de esteviol en cultivo hidropónico.
- Benitez, C. A. D. (2020). Cuantificación de esteviósido y rebaudiósido A en *stevia rebaudiana* cultivada en sustratos orgánicos.
- Carrasco-Ríos, Libertad. (2009). Efecto de la radiación ultravioleta-B en plantas. *Idesia (Arica)*, 27(3), 59-76.
- Cauich Cauich, R., Pérez Gutiérrez, A., Lozano Contreras, M. G., Garruña, R., Ruíz Sánchez, E. (2018). Productividad de *Stevia rebaudiana Bertoni* con diferentes láminas de riego e inoculantes microbianos. *Nova scientia*, 10(20), 30-46.
- Cruz, M. M. (2016). Revisión bibliográfica. *Stevia rebaudiana* (Bert.) Bertoni. UNA REVISIÓN. *Cultivos Tropicales*, 36(5 Esp), 5-15.
- Castillejo Morales, Á. M. (2020). Influencia del estrés salino en el crecimiento, intercambio

- gaseoso y pigmentos fotosintéticos de stevia (*Stevia rebaudiana* Bert.) bajo condiciones de invernadero en el caribe colombiano. Durán, S., Rodríguez, M. D. P., Córdón, K., Record, J. (2012). Estevia (*stevia rebaudiana*), edulcorante natural y no calórico. *Revista chilena de nutrición*, 39(4), 203-206.
- Martínez Cruz, M. (2015). *Stevia rebaudiana* (Bert.) Bertoni. Una revisión. *Cultivos tropicales*, 36, 5-15.
- Montemayor Trejo, J. A., Zermeño González, A., Olague Ramirez, J., Aldaco Nuncio, R., Fortis Hernández, M., Salazar Sosa, E., Vázquez-Vázquez, C. (2006). Efecto de la densidad y estructura del dosel de maíz en la penetración de la radiación solar. *Phyton (Buenos Aires)*, 75: 47-53.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H. & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*. 127. 343–352.
- Espitia, C. A. (2020). Fluorescencia de la clorofila y producción de biomasa de *stevia rebaudiana bertonii* bajo atmosferas enriquecidas con CO₂, en montería-córdoba.
- Franklin, K. A. (2009). Light and temperature signal crosstalk in plant development. *Curr. Opinion Plant Biol.* 12:63-68.
- Fischer, G., Pérez, C. P. (2012, November). Efecto de la radiación solar en la calidad de los productos hortícolas. In *Memorias del Congreso Internacional de Hortalizas en el Trópico (en CD)* (pp. 28-30).
- Fernández, M., & Martín, R. T. (2005). Influencia de la intensidad luminosa sobre la tasa fotosintética de plantas de una savia de pinos españoles. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (20), 73-78.
- García, A. Á., Carril, E. P. U. (2011). Metabolismo secundario de plantas. *Reduca (biología)*, 2(3).

- González, J. J. H., Navarrerete, A. T., López, A. C., Mercado, C. R., Uribe, J. A. R., Ancona, D. B. (2017). Extracción de glucósidos edulcorantes de *Stevia rebaudiana bertonii* por métodos de fluidos supercríticos. *Journal of Negative and No Positive Results: JONNPR*, 2(5), 202-209.
- Giraldo, C. J., Cano, M. A. O., Ribas, R. F. (2009). Respuesta fotosintética de diferentes ecotipos de frijol a la radiación y la salinidad. *Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 10(2), 129-140.
- Giraldo, C., Marín, L. D., Habeych, D. I. (2005). Obtención de Edulcorantes de *Stevia rebaudiana Bertoni*. *Revista CENIC. Ciencias Biológicas*, 36.
- Gamboa, F., Chaves, M. (2012). Antimicrobial potential of extracts from *Stevia rebaudiana* leaves against bacteria of importance in dental caries. *Acta Odontológica Latinoamericana*, 25(2), 171-175.
- Hernández, J. L., Combatt, E. M., Jarma, A., Polo, J., & Rodríguez, L. Ciencias agropecuarias- Artículo Científico rendimiento y calidad de hojas de *Stevia rebaudiana Bert.* Bajo la oferta edafológica y dos niveles de radiación en cinco regiones de Colombia yield and quality of leaves of *Stevia rebaudiana Bert.* Under pedological offer and two levels of radiation in five colombian regions.
- Jesús Jarma, A., Combatt, E. M., Cleves, J. A. (2010). Aspectos nutricionales y metabolismo de *Stevia rebaudiana* (Bertoni). Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 38(2), 199-208.
- Jarma, A., Rengifo, T., Araméndiz-Tatis, H. (2006). Fisiología de estevia (*Stevia rebaudiana*) en función de la radiación en el Caribe colombiano. II. Análisis de crecimiento. *Agronomía Colombiana*, 24(1), 38-47.
- Jarma, A., Rengifo, T., Araméndiz-Tatis, H. (2005). Aspectos fisiológicos de estevia (*Stevia rebaudiana Bertoni*) en el Caribe colombiano: I. Efecto de la radiación incidente sobre el área foliar y la distribución de biomasa. *Agronomía Colombiana*, 23(2), 207-216.

- Jarma-Orozco, A., Combatt-Caballero, E., Jaraba-Navas, J. (2020). Growth and development of *Stevia rebaudiana* Bert. In high and low levels of radiation. *Current Plant Biology*, 100144.
- Jaramillo, G. Y., Bustamante, E. M. (2005). Los Balances energéticos en la producción agropecuaria. *Energética*, (33), 73-90.
- Lemus-Mondaca, R.; Vega-Galvez, A.; Zura-Bravo, L.; Ah-Hen, K. 2012. *Stevia rebaudiana* Bertoni, source of a high-potency natural sweetener: a comprehensive review on the biochemical, nutritional and functional aspects. *Food Chem.* 132:1121-1132.
- Meisel, L., Urbina, D., Pinto, M. (2011). Fotorreceptores y respuestas de plantas a señales lumínicas. *Fisiología vegetal. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile*, 18, 1-10.
- Orozco, A. J., Ayala, C. C., Herrera, C. F. (2012). Efecto de la temperatura y radiación en la producción de glucósidos de esteviol en *Stevia rebaudiana* en el Caribe húmedo colombiano. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, 15(2), 339-347.
- Salvador-Reyes, R., Sotelo-Herrera, M., & Paucar-Menacho, L. (2014). Estudio de la *Stevia rebaudiana* Bertoni) como edulcorante natural y su uso en beneficio de la salud. *Scientia Agropecuaria*, 5(3), 157-163.
- Salisbury, F. B., C. W. Ross. 2000. Capítulo 12: Fotosíntesis: aspectos ambientales y agrícolas. pp. 410-411. En: De la Fuente, C. (ed). *Fisiología de las plantas 2. Bioquímica vegetal*. Paraninfo Thomson Learning, Madrid. 523 p
- Pablo, A. L. A. (2009). *Stevia rebaudiana* Bertoni, una planta medicinal. *Boletín Técnico de la Escuela Politécnica del Ejército (ESPE)*. Sangolquí-Ecuador septiembre.
- Perez, T. E. R., Poot, W. A. P., Martínez, R. D., Rodríguez, L. H., Espinosa, J. H. T. S., & de Jesús Segura, M. T. Efecto de la intensidad de la luz en el crecimiento de estevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) en condiciones in vitro. *Transversalidad científica y tecnológica*, 78.
- Villagran Jaramillo, A., Huayamave Bravo, C., Lara Garcia, J., Maluk Salem, O. (2009). *Stevia*:

producción y procesamiento de un endulzante alternativo.