cenicaña

Fisiología aplicada a la producción de la caña de azúcar en Colombia

Agroindustria de la caña de azúcar en Colombia

Quevedo Amaya, Yeison Mauricio

Fisiología aplicada a la producción de la caña de azúcar en Colombia / Yeison Mauricio Quevedo Amaya; Aura Mercedes Cepeda Quevedo; Miguel Ángel López Murcia. Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia (Ed.) -- Cali: Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia, 2023.

38 p. (Agroindustria de la caña de azúcar en Colombia)

Incluye referencias bibliográficas

ISBN 978-958-8449-28-9

1. Caña de azúcar. 2. Fisiología vegetal. 3. Fotosíntesis. 4. Déficit hídrico. 5. Anegamiento.

I. Cepeda Quevedo. Aura Mercedes II. López Murcia, Miguel Ángel. III. TÍtulo. IV. Agroindustria de la caña de azúcar en Colombia

633.61 CDD 23 ed.
Q5

Cenicaña – Biblioteca Guillermo Ramos Núñez

Cenicaña © 2023

Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia
Calle 38 norte No. 3CN-75. Cali, Valle del Cauca, Colombia
Estación experimental: San Antonio de los Caballeros, vía Cali-Florida km 26
www.cenicana.org

Producción editorial: Servicio de Cooperación Técnica y Transferencia de Tecnología
Coordinación editorial: Victoria Carrillo C.
Corrección de textos: Ernesto Fernández R.
Diseño e ilustración: Alcira Arias V.

Cita bibliográfica

Quevedo Amaya, Y. M., Cepeda Quevedo, A. M. & López Murcia, M. A. (2023). Fisiología aplicada a la producción de la caña de azúcar en Colombia. En: Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia (Ed). Agroindustria de la caña de azúcar en Colombia. Cenicaña. https://www.cenicana.org/coleccion-agroindustria-de-la-cana-de-azucar/

BIOLOGÍA

Fisiología aplicada a la producción de la caña de azúcar en Colombia

Yeison Mauricio Quevedo Amaya

Aura Mercedes Cepeda Quevedo

Miguel Ángel López Murcia

Contenido

Introducción 4

Fotosíntesis 6

Fenología del cultivo 17

Referencias 33

Introducción

La Fisiología Vegetal es la ciencia que estudia el funcionamiento de las plantas. En tal sentido explica, mediante leyes químicas y físicas, cómo las plantas usan la radiación solar para sintetizar, a partir de sustancias inorgánicas, moléculas orgánicas con las que construyen las complejas estructuras que forman su cuerpo. No obstante, el principal objeto de la Fisiología Vegetal es tratar de comprender cómo se integran los procesos químicos y físicos que ocurren en diferentes lugares y estados del desarrollo de las plantas y cómo son modulados (Azcón Bieto y Talón, 2013). Juega, así, esta ciencia un papel fundamental en el desarrollo de los sistemas productivos agrícolas con base en el correcto entendimiento de los procesos que ocurren en la planta de cultivo desde el nivel celular hasta el nivel de comunidad, en un contexto de interacción con otras plantas de la misma especie y con las variables climáticas prevalecientes del lugar donde crece y se desarrolla. Sin embargo, el entendimiento de los procesos y fenómenos fisiológicos que suceden en la planta no es suficiente *per se,* sino que debe ser la base para construir un conocimiento aplicado que se traduzca en nuevas o mejores prácticas de manejo del cultivo de la caña de azúcar y en la producción de materiales genéticos mejorados.

La fisiología de la producción se encarga del estudio de los factores y componentes que determinan el rendimiento real de un sistema productivo y a la vez ayuda a detectar brechas, que deben cerrarse, con respecto al rendimiento potencial. Frecuentemente la fisiología de la producción involucra el estudio de los llamados componentes del rendimiento, es decir, las variables fisiológicas que condicionan la producción de un cultivo por unidad de área por unidad de tiempo. En la caña de azúcar se han identificado los tres principales componentes del rendimiento: el número de tallos molederos por hectárea, el peso individual del tallo y la concentración de sacarosa por unidad de masa del tallo.

A manera de nota aclaratoria, dada la tendencia que existe en la agroindustria azucarera colombiana a considerar como rendimiento únicamente la relación entre el peso de la caña de azúcar procesada y el peso de los quintales de azúcar obtenidos, es necesario recabar que este capítulo aborda los diferentes factores que inciden en la productividad del cultivo, que para la mayoría de especies son denominados ‘componentes del rendimiento’. En este propósito, desarrolla los conceptos teóricos y las implicaciones de la formación del número de tallos, el peso del tallo y la concentración de sacarosa por unidad de peso del tallo, con base en la información obtenida de experimentos con variedades mejoradas por Cenicaña (CC), en las condiciones del valle del río Cauca.

Fotosíntesis

La fotosíntesis es un proceso fundamental en las plantas, que en el caso de la caña de azúcar determina el 100% de sus productos de importancia económica: sacarosa y bagazo. La caña de azúcar tiene un metabolismo fotosintético tipo C_4, es decir, pertenece a las especies cuyo primer producto estable de la fotosíntesis es un compuesto de cuatro carbonos (malato). Las especies C_4 se caracterizan por presentar modificaciones anatómicas y bioquímicas que remiten la fijación inicial del CO_2 a las células de la mitad de la hoja (mesófilo), donde actúa la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa. Posteriormente, el carbono proveniente del CO_2 que fue capturado en el compuesto de cuatro carbonos es movilizado hasta las células que rodean los haces vasculares, conocidas como 'células de la vaina del haz', donde es descarboxilado y libera de forma continua y eficiente CO_2 a la enzima ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (rubisco), la misma enzima de las especies C_3. Las altas concentraciones de CO_2 alrededor de la enzima rubisco, obtenidas como resultado de los cambios anatómicos y bioquímicos, reduce al mínimo la actividad oxigenasa de la rubisco, con lo cual aumenta la eficiencia en el uso del carbono. Como resultado de su tipo de metabolismo, la caña de azúcar utiliza muy eficientemente la radiación, el agua y el nitrógeno.

La caña de azúcar tiene un metabolismo fotosintético tipo C_4, que la hace eficiente en el uso del agua, carbono, radiación y nitrógeno.

La caña de azúcar, al igual que otras especies C_4, muestra una respuesta positiva a niveles elevados de radiación fotosintéticamente activa (PAR) sin que exhiba fotosaturación ante la máxima radiación fotosintéticamente activa teórica de la Tierra (2300 µmol fotones/m^2 s^1). En contraste, la baja radiación solar limita fuertemente su fotosíntesis, pues en un día nublado (200 µmol fotones/m^2 s^1) este proceso se puede disminuir entre 37.5% y 41.6%, lo cual se traduce en una merma de la producción de carbohidratos (Moore y Botha, 2013; Sage et al., 2013). En este apartado se recopila información sobre el comportamiento de la fotosíntesis, dado que es el proceso que determina el crecimiento de las plantas. En tal sentido, se analizarán las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz y a la temperatura; la respuesta de la respiración a la temperatura nocturna; la dinámica temporal de la fotosíntesis/respiración, y la respuesta de la fotosíntesis a estreses ambientales como el déficit y el exceso hídricos.

Respuesta de la fotosíntesis a la radiación fotosintéticamente activa

Cenicaña ha caracterizado durante los últimos años las nuevas variedades de caña de azúcar con respecto a sus tasas de fijación de carbono (fotosíntesis), así como otros parámetros del intercambio de gases, mediante curvas de respuesta a la luz. Estos estudios revisten una gran importancia para determinar la respuesta de las plantas a dichos factores, pues a partir de esta información es posible calcular su máxima capacidad fotosintética y respiratoria, el balance de carbono máximo, el rendimiento cuántico de la fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) requerida para alcanzar un 90% de este proceso (Rivera-Mendes y Romero, 2017), además de cuantificar los efectos de estreses abióticos (Liu et al., 2020).

En la **Figura 1** se muestra el comportamiento típico de la respuesta de la fotosíntesis neta (P_n) de cuatro variedades, evaluado en la hoja TVD+1, a los cambios en la cantidad de PAR disponible. Los resultados gráficos se complementan con los valores de los parámetros derivados de los modelos de regresión exponenciales asintóticos, que corresponden a la respiración oscura (R_d), a la fotosíntesis neta máxima conseguible en la Tierra (P_{n2300}) y al rendimiento cuántico de la fotosíntesis (ε) **(Cuadro 1)**.

La fotosíntesis máxima es el mayor valor posible de acuerdo con el modelo matemático ajustado; sin embargo, en todos los casos estudiados este valor se presenta por fuera del rango de PAR máximo conseguible en la Tierra (2300 µmoles de fotones de luz/m^2 s^1), comportamiento que demuestra la ausencia de saturación de la hoja a elevados niveles de radiación. Esto es evidente en la **Figura 1**, donde se observa que las curvas no alcanzan una pendiente cero aun con los niveles más altos de PAR. No obstante, las ganancias de P_n con más de 1500 µmoles de fotones de luz/m^2 s^1 son tangenciales, es decir, con radiaciones que en el valle del río Cauca se alcanzan entre las 10:30 h y las 14:30 h.

Debido a este comportamiento, la fotosíntesis máxima conseguible por cada variedad de caña de azúcar es el valor de P_n cuando la radiación es 2300 µmoles de fotones de luz/m^2 s^1 (**Cuadro 1**). El valor de P_{n2300} corresponde a las verdaderas tasas de fijación de CO_2 conseguibles en condiciones de campo, que se pueden dar en días con poca nubosidad entre las 11:15 h y las 12:45 h en el valle del río Cauca. En este caso, la variedad con mayor habilidad para fijar carbono por m^2 de hoja (materia prima para fabricar biomasa y sacarosa) es CC 85-92, seguida por CC 05-430, CC 01-1940 y CC 01-678. Los valores de las tasas de asimilación máxima de estas variedades, en µmoles$_{CO2}$/m^2 s^1, son, en su orden, 35.87, 31.08, 30.02 y 28.45.

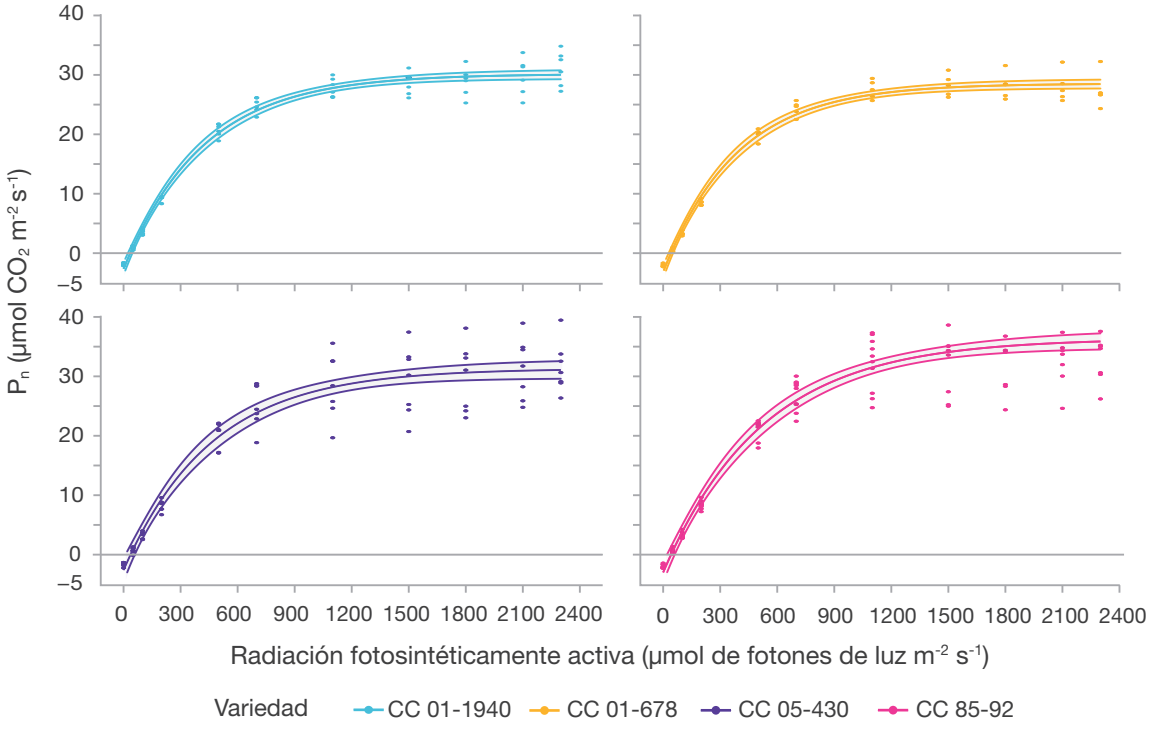

Figura 1. Respuesta de la fotosíntesis neta (P_n) a la radiación fotosintéticamente activa (PAR) para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los valores mostrados corresponden a modelos exponenciales asintóticos obtenidos con datos de cinco repeticiones.

Cuadro 1. Fotosíntesis máxima estimada (Pn_{2300}), respiración oscura (R_d), punto de compensación de luz (PCL), rendimiento cuántico de la fotosíntesis (ε), balance de carbono foliar máximo (LCB) y radiación fotosintéticamente activa (PAR) requerida para alcanzar el 90% de la fotosíntesis (PAR_{90}), de cuatro variedades comerciales de caña de azúcar en condiciones secas-semisecas del valle del río Cauca.

Variedad	P_{n2300} ($\mu moles_{CO2}$ / m^2 s^1)	R_d ($\mu moles_{CO2}$ / m^2 s^1)	PCL ($\mu moles_{fotones}$ / m^2 s^1)	ε ($\mu moles_{CO2}$ / $\mu moles_{fotones}^{1}$)	LCB	PAR_{90} ($\mu moles_{fotones}$ / m^2 s^1)
CC 85-92	35.87 ± 1.36	-2.99 ± 1.69	36.36	0.041	11.99	1212.33
CC 01-1940	30.02 ± 0.75	-2.64 ± 1.05	30.15	0.043	11.37	963.15
CC 01-678	28.45 ± 0.74	-3.17 ± 1.08	28.53	0.043	8.97	892.32
CC 05-430	31.08 ± 1.49	-2.60 ± 1.97	31.30	0.040	11.95	1061.90

Valores después del símbolo ± indican la desviación estándar.

La R_d es una medida de la cantidad de carbono que la hoja utiliza para mantener sus funciones vitales (respiración de mantenimiento) y para promover el nuevo crecimiento (respiración de crecimiento). La respiración representa para cualquier cultivo un gasto necesario de carbono. De acuerdo con el **Cuadro 1**, las tasas de R_d para las cuatro variedades oscilan entre 3.17-2.6 $\mu moles_{CO2}$ /m^2 s^1. Entre estas variedades sobresale CC 01-678 por sus elevados niveles de R_d, en contraste con la variedad CC 05-430, que registra las menores tasas de R_d. Sin embargo, se debe tener en cuenta que la R_d reportada en este caso es el valor estimado en ausencia de radiación PAR. Adicionalmente, influyen en este parámetro otros factores como la temperatura, además de los estreses bióticos y abióticos.

El rendimiento cuántico de la fotosíntesis (ε) es una medida de la eficiencia con la cual es utilizada la radiación PAR para fijar carbono, y corresponde a la pendiente durante la fase inicial de la curva de respuesta a la luz. Este parámetro indica cuántos µmoles de CO_2 se fijan por cada µmol de radiación PAR. De acuerdo con el **Cuadro 1**, la caña de azúcar tiene capacidad para fijar entre 0.040-0.043 µmoles de CO_2 por cada µmol de PAR interceptada. Las variedades con mayor ε durante la primera fase de la curva de respuesta fueron CC 01-678 y CC 01-1940, y la de menor eficiencia fue CC 05-430.

Con base en la **Figura 1**, matemática o gráficamente es posible determinar tres niveles de radiación importantes: el punto de compensación de luz (PCL), el punto de saturación de luz (PSL) y el punto para alcanzar el 90% de la P_n (PAR_{90}) (**Cuadro 1**). Por definición, el PCL es la cantidad de PAR en la cual la fotosíntesis iguala la R_d, es decir, cuando la P_n es igual a cero. Niveles de PAR por arriba del PCL supondrán ganancias netas de carbono (biomasa y sacarosa) por parte de la planta. Con base en este parámetro se determina el momento del día en el que inicia y en el que termina la actividad fotosintética. En las variedades obtenidas por Cenicaña, el PCL oscila entre 28.53–36.36 (µmolfotones/m^2 s^1) (**Cuadro 1**). Esto indica que la fotosíntesis inicia entre las 6:20–6:30 h y finaliza entre las 17:45–18:00 h, lo que representa una jornada fotosintética de 11.2–11.5 h al día en promedio para el valle del río Cauca. Las diferencias del PCL entre variedades son muy pequeñas, lo cual genera cambios en la jornada de trabajo entre 5-10 min por día.

Por su parte, el PSL se define como el nivel de PAR por encima del cual la P_n no experimenta aumentos significativos. El comportamiento mostrado por todas las variedades en este aspecto (**Figura 1**) es el típico reportado para una especie C_4 (Moore y Botha, 2013), que no muestra un PSL definido para los rangos de PAR presentes en el trópico bajo y en el planeta Tierra en general. Así, incrementos en la cantidad de PAR sobre la hoja del cultivo de la caña de azúcar promueven aumentos en la asimilación de CO_2. El valor de PAR_{90} está entre 1212.33–892.32 µmoles de fotones de luz/ m^2 s^1; es decir, el 90% de la fotosíntesis máxima se alcanza con valores de PAR obtenidos entre las 9:00–9:30 h para el valle del río Cauca. Adicionalmente, hay que resaltar que las variedades CC 01-1940 y CC 01-678 tienen un PAR_{90} bajo, lo que podría relacionarse con su adaptación a días con reducidos niveles de PAR y a su vez constituirse en una posible ventaja para la producción de carbohidratos en temporadas de invierno o nubosidad continua.

El balance de carbono foliar (LCB) muestra la relación que existe entre la cantidad de CO_2 fijado (fotosíntesis) y el CO_2 emitido vía respiración (P_n/R_d). Esta variable determina la cantidad de carbono disponible para procesos de crecimiento o acumulación (Quevedo-Amaya et al., 2020). En el **Cuadro 1** se muestra que las variedades CC 85-92, CC 01-1940 y CC 05-430 tienen un LCB entre 11.99-11.37, mientras CC 01-678 presenta un valor de 8.97. Así, en general, por cada unidad de carbono emitido vía respiración son fijadas vía fotosíntesis entre 8.97 y 11.99 unidades de CO_2. Desde el punto de vista teórico, variedades con un alto LCB tienen un mayor potencial productivo en términos de materia seca. Sin embargo, es importante tener en cuenta que estas mediciones de fotosíntesis corresponden a hojas individuales y tal comportamiento no necesariamente se mantiene cuando se analiza la fotosíntesis del dosel completo, debido a que variables morfológicas como el índice de área foliar y el ángulo de inserción de las hojas pueden modificar significativamente el resultado de asimilación de carbono en la planta completa o en el cultivo.

Los procesos de fotosíntesis y respiración, además de ser controlados por la cantidad de PAR incidente sobre el cultivo, también se caracterizan por estar influenciados por factores abióticos como la temperatura diurna y nocturna, además de estrés hídrico por déficit o exceso (anegamiento). Cenicaña ha venido investigando las relaciones entre la fotosíntesis y estos factores, con el objetivo de cuantificar los efectos en la planta de condiciones ambientales extremas y entender así el comportamiento de la productividad en diferentes ambientes.

Respuesta de la fotosíntesis a la temperatura diurna del aire

Los cambios abruptos de temperatura pueden ser factores limitantes en el crecimiento y desarrollo de especies C_4 (Prasad et al., 2008; Djanaguiraman et al., 2018). En una investigación se comparó la respuesta de la P_n, de la conductancia estomática (g_s) y de la transpiración (E) a temperaturas del aire entre 20–40 °C para dos variedades contrastantes (**Figura 2**). En general, la P_n y la g_s presentaron incrementos a medida que se aumentó la temperatura hasta 35 °C (**Figuras 2A y 2B**). Con temperaturas diurnas mayores que 35 °C se observaron reducciones en estos parámetros; caso contrario a la transpiración, que mostró una relación directa con la temperatura (**Figura 2B**). Lo anterior indica que la temperatura óptima para la fotosíntesis en la caña de azúcar está entre 30–35 °C, dado que a temperaturas más bajas se reduce la eficiencia en la fijación de carbono y con temperaturas más altas se produce fotoinhibición (Sage et al., 2013; Liu et al., 2020). Por otro lado, los aumentos de la temperatura generan mayores tasas de E debido a que se incrementa la g_s como mecanismo de refrigeración en escenarios de sobrecalentamiento. Esto implica que en un escenario de alta temperatura se aumentan los requerimientos hídricos de la planta. Adicionalmente, se observa que la variedad con mayor P_n también es la de más alta E, lo que implica que variedades de alto potencial de fijación de carbono y de formación de biomasa también requieren mayor cantidad de agua.

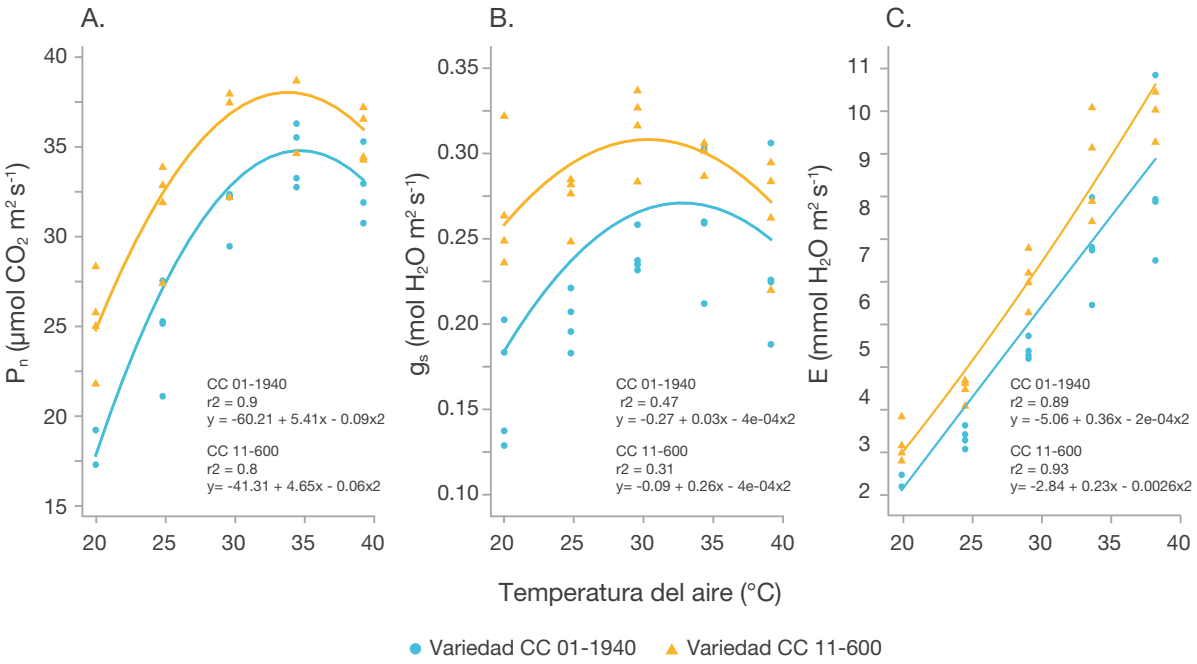

Figura 2. Respuesta de parámetros de intercambio de gases a la temperatura diurna del aire para dos variedades de caña de azúcar cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zona agroecológica 23H1: fotosíntesis neta (P_n) (A), conductancia estomática (g_s) (B), transpiración (E) (C).

Las líneas sólidas representan los datos estimados mediante modelos de regresión cuadráticos obtenidos de datos de cuatro repeticiones.

Respuesta de la respiración oscura a la temperatura nocturna del aire

La temperatura nocturna afecta procesos bioquímicos y fisiológicos que repercuten en la fotosíntesis y la respiración (Alvarado-Sanabria et al., 2017). Las altas temperaturas nocturnas tienen un impacto sobre el balance de carbono y por ende en la productividad y rendimiento (Uehara et al., 2009; Quevedo-Amaya et al., 2020). Cenicaña llevó a cabo un experimento para cuantificar la variabilidad de la R_d en temperaturas del aire durante la noche entre 15–27 °C en dos variedades (**Figura 3**). En general, se observó una relación exponencial entre la R_d y la temperatura nocturna en ambas variedades. La R_d mostró un leve aumento cuando la temperatura cambió de 15 °C a 21 °C y fue similar para ambas variedades. Esto implica que la R_d entre la 1:00 h y las 6:00 h es baja y no se presenta una variación importante entre CC 01-1940 y CC 05-430. Temperaturas mayores que 21 °C ocasionan un aumento significativo de la respiración en la variedad CC 05-430, mientras que CC 01-1940 muestra un menor aumento en la tasa de R_d. Desde el punto de vista práctico, estos resultados implican que variedades como CC 05-430 tienen elevadas tasas de R_d entre las 18:00 h y la 1:00 h, cuando las temperaturas superan los 21 °C. Estas condiciones de alta temperatura durante la noche afectan el LCB, lo cual se refleja en la cantidad de azúcares solubles y almidón disponibles para el almacenamiento (Alvarado-Sanabria et al., 2017; Quevedo-Amaya et al., 2020; Sunoj et al., 2020). En contraste, bajas temperaturas nocturnas se han asociado con incrementos en el contenido de sacarosa, pero no con cambios en el LCB sino con aumentos en la partición de asimilados hacia almacenamiento de sacarosa (Uehara et al., 2009).

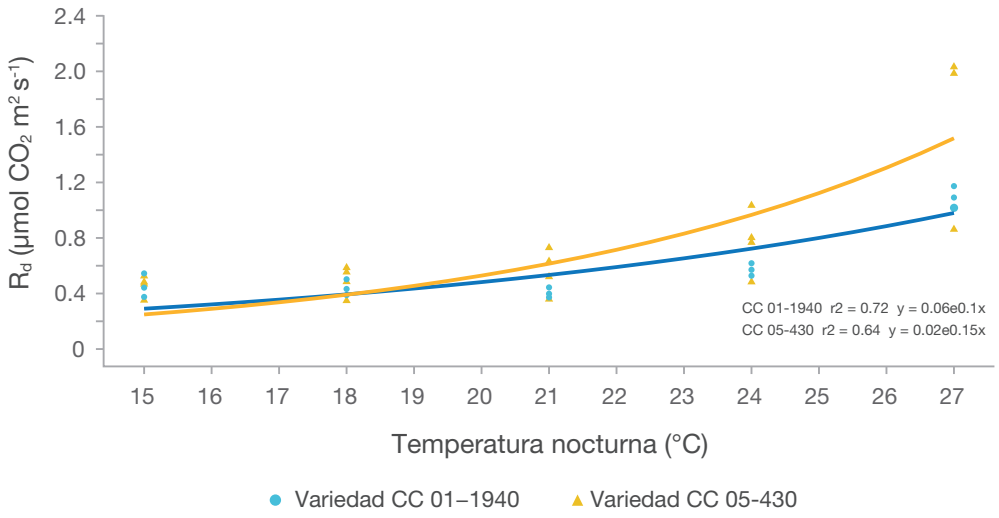

Figura 3. Respuesta de la respiración oscura (R_d) a la temperatura nocturna del aire para dos variedades de caña de azúcar cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zona agroecológica 23H1.

Las líneas sólidas representan los valores registrados mediante modelos de regresión exponenciales obtenidos de tres repeticiones.

Respuesta de la fotosíntesis al déficit hídrico

El déficit hídrico es el estrés más limitante para la producción agrícola en el mundo (Boyer, 1995). A pesar de que las plantas C_4, como la caña de azúcar, son más tolerantes al déficit hídrico que aquellas con metabolismo C_3, se han observado en ella disminuciones en la productividad en términos de toneladas de caña por hectárea (TCH) entre 6.3–40% (Castro, 2008; Silva et al., 2008; Cavalcanti, 2010). En investigaciones realizadas por Cenicaña se han registrado pérdidas de TCH hasta del 80% cuando la planta crece en un déficit hídrico severo, es decir, un potencial mátrico del suelo (ψ_m) de -250 kPa. Este estrés en la caña de azúcar reduce la fotosíntesis vía cierre estomático y daños en el proceso fotoquímico (Zhang et al., 2020). El efecto del déficit hídrico varía de acuerdo con el estado fenológico en el que se presente, y las fases de macollamiento y gran crecimiento son las más susceptibles a este estrés (Inman-Bamber y Smith, 2005). La duración e intensidad del estrés determinan, por tanto, los efectos fisiológicos y agronómicos en el cultivo de la caña de azúcar.

En esta investigación, llevada a cabo en condiciones de casa de mallas, plantas de seis meses de edad (etapa de gran crecimiento) fueron sometidas a un déficit hídrico progresivo hasta alcanzar un ψ_m = -250 kPa, que se presentó a las tres semanas después de iniciado el estrés; cuando se alcanzó este valor las plantas fueron rehidratadas. El objetivo de este estudio fue estimar el efecto de diferentes niveles de déficit hídrico en las seis hojas más jóvenes de la planta de caña de azúcar y su respuesta a la rehidratación. En general, se observó una reducción de la tasa de P_n a medida que se incrementó la duración del estrés, y alcanzó disminuciones entre 12–15 µmol CO_2 /m^2 s^1 (**Figura 4A**). Las reducciones en la P_n estuvieron relacionadas con detrimentos en la g_s atribuidos a señalización hormonal generada por el ácido abscísico como estrategia para controlar la pérdida de agua por transpiración (**Figura 4B**). Este comportamiento fue similar en las hojas TVD+1–TVD+5, aunque las reducciones de la P_n fueron más fuertes en la hoja TVD+1 aun con estrés leve (una semana).

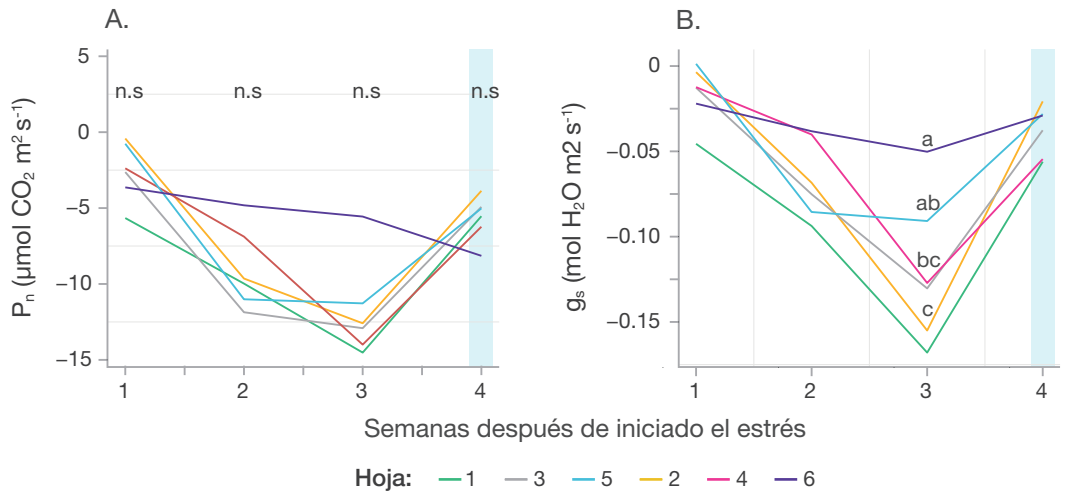

Figura 4. Efecto de tres semanas de déficit hídrico sobre fotosíntesis neta (P_n) (A), conductancia estomática (g_s) (B), en cada una de las primeras seis hojas de la planta de caña de azúcar en la fase fenológica de gran crecimiento, evaluadas en condiciones semicontroladas.

Los datos obtenidos en la semana cuatro después de iniciado el estrés hacen referencia al periodo de rehidratación. Tratamientos con letra diferente indican diferencias estadísticas significativas (α=0.05) de acuerdo con la prueba de comparación de medias LSD-Fisher. N.S: No se presentaron diferencias estadísticas significativas. El efecto fue calculado mediante la diferencia entre el µmol en plantas bien regadas y en déficit hídrico.

Una semana después de iniciada la rehidratación se observó que las hojas de la TVD+1–TVD+5 habían alcanzado entre 72.2–53% de la tasa de P_n de plantas sometidas a buen riego. Fue interesante comprobar que la P_n no se recuperó en un 100%, dado que la g_s no se había restaurado totalmente. Esto se debió posiblemente a que el ácido abscísico no se degradó totalmente en este periodo, lo que hace suponer que es una estrategia de las plantas para sobrevivir en ciclos sucesivos de déficit hídrico – rehidratación – déficit hídrico, porque con ello se aumenta la economía del agua y la planta está preparada para futuros eventos de estrés por déficit hídrico.

El efecto del déficit hídrico varía de acuerdo con el estado fenológico en el que se presente, y las fases de macollamiento y gran crecimiento son las más susceptibles a este estrés.

Respuesta de la fotosíntesis al anegamiento

El anegamiento o exceso hídrico es un tipo de estrés que reduce el crecimiento, la supervivencia y la productividad de la caña de azúcar entre 18–64%; sin embargo, estos efectos dependen de la variedad, de las condiciones climáticas, del estado fenológico y de la duración del estrés (Gilbert et al., 2007; Glaz y Lingle, 2012). En diversas investigaciones se ha encontrado que el estado fenológico más susceptible al exceso hídrico es el macollamiento (establecimiento) (Glaz y Lingle, 2012; Anitha et al., 2016); no obstante, cuando el estrés se presenta durante la fase de rápido crecimiento se ha observado una reducción en el peso y número de tallos molederos (Palachai et al., 2019). En la zona productora de caña de azúcar en Colombia es frecuente este tipo de estrés durante las épocas de altas precipitaciones (abril–mayo y octubre–noviembre), especialmente en el mega-ambiente húmedo. Usualmente estas condiciones ambientales coinciden notoriamente con el estado fenológico de macolla-

miento, debido a la tendencia que existe en estas localidades a "semizafrar" o alinear la cosecha con los periodos secos.

Durante el anegamiento los niveles de oxígeno en el suelo se reducen a rangos críticos, lo cual se traduce en una disminución de la producción de energía por la respiración aeróbica. En estas circunstancias la planta recibe parte de esta energía por la vía de la fermentación alcohólica o respiración anaeróbica, y dado que esta ruta tiene una eficiencia menor se afectan tanto la producción de ATP como la relación ATP/ADP y ATP/AMP, con un efecto directo sobre la fotosíntesis (Caruso et al., 2012; Zhou et al., 2020). Por otra parte, la fotosíntesis se altera también por disminuciones en la biosíntesis de la rubisco y la rubisco activasa, enzimas esenciales en la fijación de CO_2, lo que se refleja además en la merma del contenido de clorofilas y altera el proceso de conversión de monosacáridos a polisacáridos (Pan et al., 2021). La duración del estrés por exceso hídrico es un factor importante para determinar el efecto negativo de las condiciones de anegamiento (Glaz y Lingle, 2012).

En condiciones locales y para la variedad CC 01-1940 se monitoreó el efecto del anegamiento durante 16 días, seguidos de 7 días de recuperación, sobre parámetros de intercambio de gases como la P_n, la g_s y el E en plantas en la fase de macollamiento. En contraste con las investigaciones en caña de azúcar realizadas en otros países, aquí se evaluó el efecto de un estrés corto, debido a que en Colombia no es frecuente que las inundaciones o excesos hídricos sean prolongados. En general, se observó que el exceso hídrico redujo la P_n y el E por disminuciones en la g_s, aun después del evento de drenaje (**Figura 5**). Estos resultados sugieren que los efectos más drásticos en el cultivo se presentan pocos días después del anegamiento, especialmente a los cinco días, cuando se produce una disminución en la P_n del 28.8%

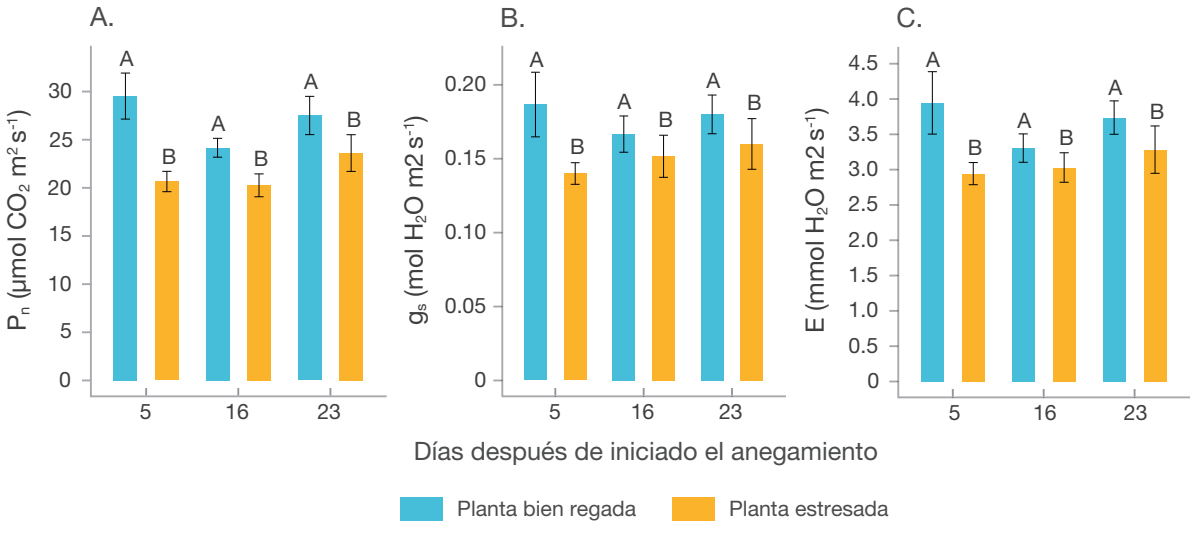

Figura 5. Efecto del estrés por anegamiento sobre fotosíntesis neta (P_n) (A), conductancia estomática (g_s) (B), transpiración (E) (C), de la variedad CC 01-1940 en el estado fenológico de macollamiento.

Las barras azules indican el tratamiento testigo (suelo al 70% de capacidad de campo) y las barras amarillas, el tratamiento anegado (suelo saturado). Los datos presentados son el promedio de cuatro repeticiones. Las barras de error hacen referencia al error estándar. Tratamientos con letra diferente indican diferencias estadísticas significativas (α=0.05) de acuerdo con la prueba de comparación de medias LSD-Fisher. Datos del día 23 indican la respuesta medida 7 días después del drenaje.

(8 µmol CO_2 /m^2 s^1) (**Figura 5A**). Posteriormente, la recuperación en la g_s a los 16 días después de iniciado el estrés generó un incremento en la P_n, de tal forma que la diferencia entre las plantas estresadas y sin estrés solo fue de 3.4 µmol CO_2 /m^2 s^1. Lo anterior se debió posiblemente al desarrollo de mecanismos de respuesta relacionados con el aumento en la toma y transporte de oxígeno o respuesta antioxidante (Gilbert et al., 2007; Singh et al., 2019). Por otro lado, después de ocho días del drenaje se evidenció que la planta no logró una recuperación completa de la g_s y por ende de la P_n. Estos resultados implican que periodos cortos de estrés por anegamiento o exceso hídrico impactan de forma negativa la capacidad de la caña de azúcar para producir biomasa, y que aun después del drenaje se requieren más de ocho días para recuperar dicha capacidad. Por esta razón, es conveniente que durante los periodos críticos de la definición de los componentes de la productividad el drenaje sea una prioridad, con el fin de evitar las pérdidas que conlleva.

Ciclo diario del intercambio de gases

Las variaciones cíclicas entre el día y la noche modulan el suministro de luz o radiación solar que conduce a los ciclos circadianos de las plantas que regulan la fotosíntesis, el metabolismo y el crecimiento (Steed et al., 2021). A través de los estomas la caña de azúcar realiza durante el día de forma predominante el proceso de fotosíntesis o intercambio de gases (H_2O y CO_2). El CO_2 es fijado de forma temporal por la fosfoenolpiruvato carboxilasa y posteriormente de forma definitiva por la rubisco en el ciclo de Calvin-Benson, cuyo producto final son los precursores de los monosacáridos. El H_2O liberada a través de los estomas es considerado un precio que las plantas deben pagar para tomar CO_2 del ambiente. Adicionalmente, se debe resaltar que más del 95% del H_2O extraída del suelo es transpirada por medio de los estomas. En conclusión, durante el día y especialmente entre las 9:00–15:00 h la planta de caña de azúcar produce carbohidratos y durante la noche ocurre lo inverso, es decir, el catabolismo o gasto de carbohidratos mediante los procesos de respiración de crecimiento y respiración de mantenimiento (**Figura 6**). Durante la noche la transpiración alcanza valores muy bajos, por lo que se considera despreciable.

En términos ecofisiológicos, las variables climáticas que afectan la caña de azúcar son: 1) Temperatura del aire; 2) Radiación PAR; 3) Humedad del suelo; 4) Humedad relativa del aire; y 5) Velocidad del viento. Anteriormente se explicó lo de los efectos de la temperatura diurna y nocturna, la cantidad de radiación solar y la humedad en el suelo. No obstante, debe aclararse que la humedad relativa, sumada a la temperatura del aire durante el día, tiene un impacto importante sobre el intercambio de gases entre la planta y la atmósfera y por ende sobre la fotosíntesis. Estas variables conforman el déficit de presión de vapor de la atmósfera (DPV), que determina en gran proporción la tasa de transpiración en las plantas (Medina et al., 2019).

Temperaturas cálidas y bajas humedades relativas generan altos DPV y por lo tanto un incremento de la transpiración, lo que puede ocasionar un cierre estomático. Cuando estas condiciones predominan por varios días es posible que la planta presente déficit hídrico.

En contraste, cuando las temperaturas son bajas con altas humedades relativas se observa el efecto opuesto. En este caso la transpiración disminuye por un cierre parcial de los estomas debido al bajo DPV. En la caña de azúcar se ha encontrado que el alto DPV incrementa la transpiración y por ende el consumo de agua; no obstante, este aumento de la g_s no se refleja en impactos positivos sobre el crecimiento (Sharma y Vadez, 2017). Adicionalmente, en la etapa de maduración un alto DPV favorece elevados contenidos de sacarosa, debido a que el déficit hídrico genera una regulación del crecimiento con pocas afectaciones en la fotosíntesis (Muñoz y Villegas, 2020).

Con respecto a la velocidad del viento, es bien conocido que este fenómeno actúa como un factor deshidratante, debido a que remueve

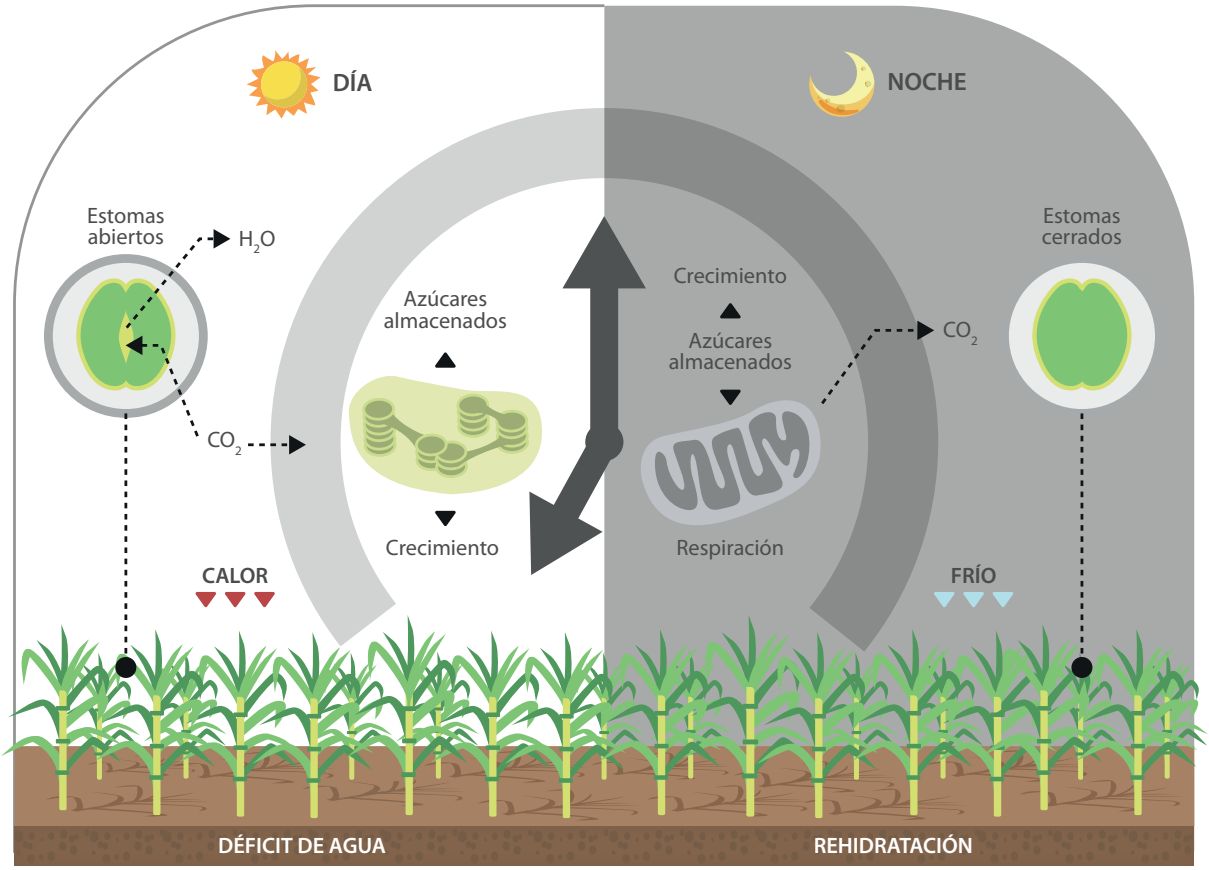

Figura 6. Ciclo circadiano de la planta de caña de azúcar. Adaptado de Steed et al. (2021).

la humedad en el área circundante de las hojas (capa límite); sin embargo, también actúa enriqueciendo el aire con CO_2 dentro del cultivo. Por lo tanto, bajas velocidades del viento producen cierres parciales de los estomas debido a la alta humedad en la capa límite o por bajas concentraciones de CO_2; y las altas velocidades incrementan la demanda evaporativa de la atmósfera y por tanto pueden aumentar la E y por ende los consumos de agua (Schymanski y Or, 2015).

Gómez y Narváez (2017) han caracterizado la fotosíntesis y otros parámetros del intercambio de gases en las condiciones del valle del río Cauca. En la **Figura 7** se muestra el comportamiento de las variables PAR, P_n, temperatura del aire, E y humedad relativa del aire en el curso de 12 horas (7:00–19:00 h) durante cinco días en las condiciones del centro experimental de Cenicaña para la variedad CC 01-1940.

En general, la dinámica de fijación de carbono vía fotosíntesis sigue el mismo ritmo de la PAR disponible, con inflexiones en la tasa de fijación cuando la PAR disminuye por efecto de la nubosidad (recuadros sombreados día 2 y día 5). La correspondencia entre el comportamiento de estas dos variables subraya la importancia de la PAR en la producción de biomasa y sacarosa en el cultivo de la caña de azúcar. La E, por su parte, sigue la dinámica de la temperatura del aire, con una tendencia a presentar mayores valores después del mediodía, lo que se asocia con la disminución de la humedad relativa, máxima en horas de la mañana.

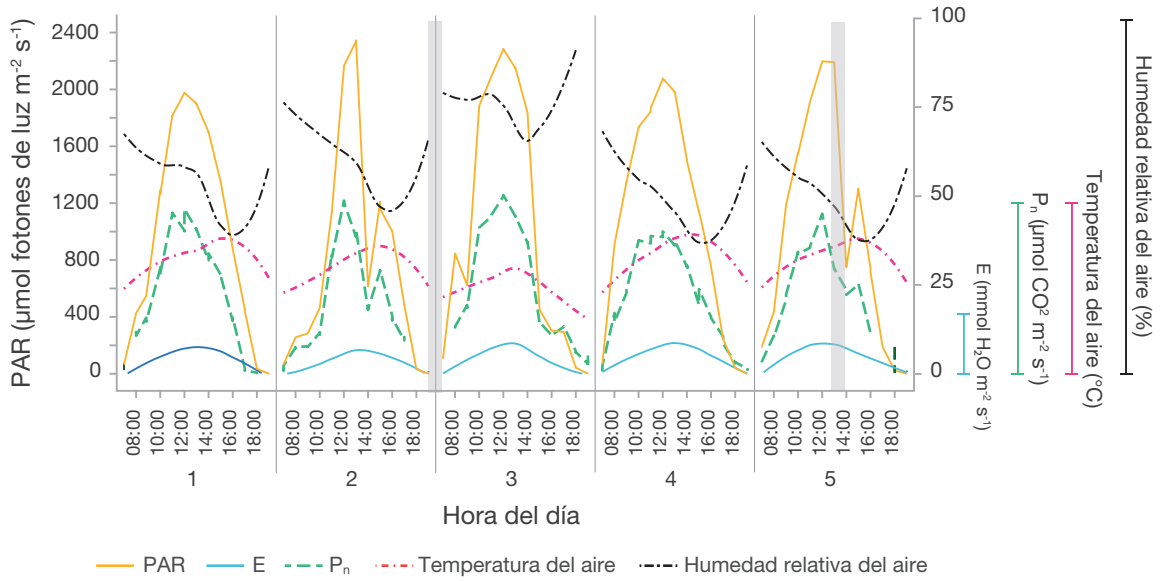

Figura 7. Dinámica diaria (7:00–19:00 h) de la fotosíntesis neta (P_n) y de la transpiración (E) de plantas de caña de azúcar de la variedad CC 01-1940 crecida en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden al promedio de tres repeticiones. PAR: Radiación fotosintéticamente activa. Los recuadros sombreados indican una caída en la P_n por efecto de la reducción de la PAR, atribuida a nubosidad.

Figura adaptada de Gómez y Narváez (2017).

Fenología del cultivo

La planta de caña de azúcar atraviesa los siguientes diez estados del desarrollo consignados en la escala BBCH: germinación (0), desarrollo foliar del tallo principal (1), macollamiento (2), elongación del tallo (3), desarrollo del órgano vegetativo cosechable (4), emergencia de la inflorescencia (5), floración (6), desarrollo del fruto (7), maduración de la semilla (8) y senescencia (9) (Bonnett, 2013). Desde el punto de vista agronómico, la caña de azúcar presenta seis estados del desarrollo de acuerdo con la escala BBCH: 1) brotación; 2) desarrollo foliar del tallo principal; 3) macollamiento; 4) elongación del tallo; 5) desarrollo del órgano vegetativo cosechable; y 6) senescencia. Sin embargo, para efectos prácticos la fenología del cultivo se ha dividido en tres grandes fases: macollamiento, gran crecimiento y maduración (**Figura 8**). En los siguientes apartados se describirán los principales eventos que ocurren en cada estado del desarrollo.

Número de tallos molederos

La caña de azúcar es una gramínea macollante cuya habilidad de macollamiento y soqueo se considera heredada principalmente de *Saccharum spontaneum* L. y se encuentra estrechamente ligada con la rentabilidad del cultivo (Matsuoka y Stolf, 2012). Se define el macollamiento como la emergencia de tallos de la yema axilar de un tallo preexistente (Bonnett, 2013), y consta de dos pasos: 1) Iniciación o formación de la yema

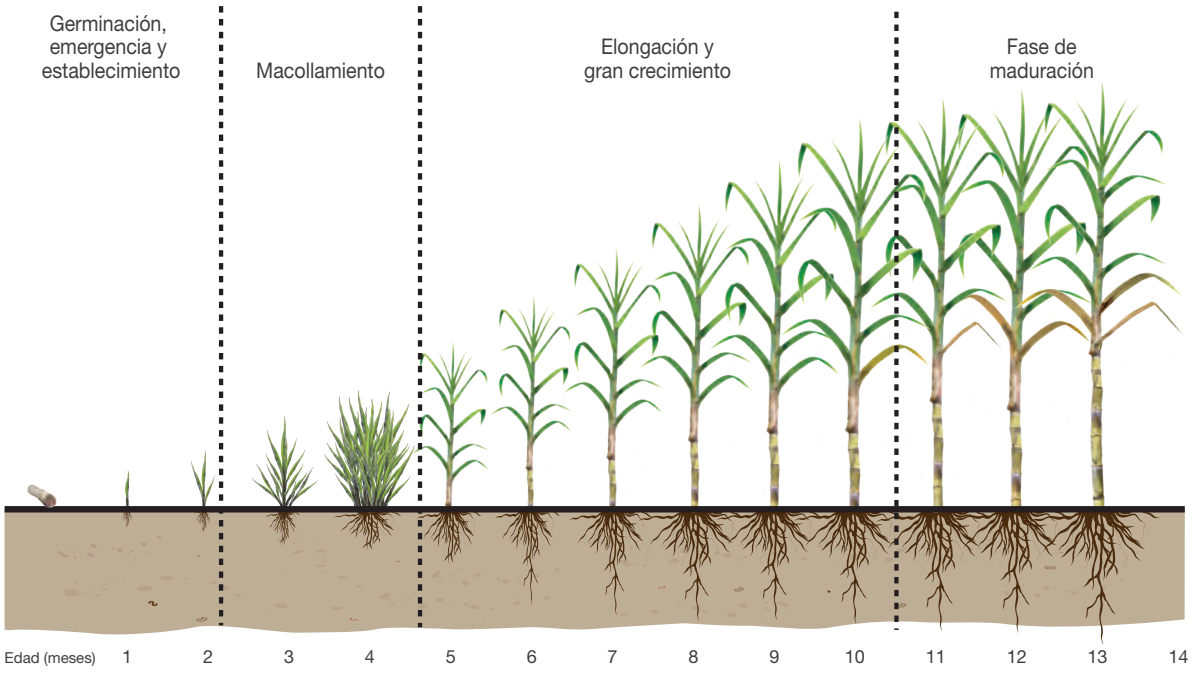

Figura 8. Estados fenológicos de la caña de azúcar durante un ciclo de producción en plantilla.

axilar; y 2) Crecimiento o extensión de la yema axilar (Li et al., 2003). La emisión de macollas es clave para establecer una alta población y con ello asegurar la producción de biomasa (Cattani y Struik, 2001).

El principal estímulo en la promoción del macollamiento es la luz en la base de la cepa, aunque lo influencian también otros factores como la variedad, el nitrógeno, la disponibilidad de agua, la temperatura, el espacio entre surcos (Santos y Diola, 2015) y la densidad de siembra. En la caña de azúcar el macollamiento difiere entre variedades, aun cuando crezcan en condiciones idénticas (Karno, 2007). Las diferencias observadas en este proceso han sido atribuidas a niveles endógenos de fitohormonas y a cascadas de señalización molecular (Yang y Jiao, 2016). Auxinas, citoquininas y estrigolactonas son fitohormonas bien conocidas por su papel en la regulación del macollamiento en las gramíneas (Zhuang et al., 2019).

La fase de macollamiento inicia entre 1.3–1.6 meses después de la siembra en plantillas, y en las socas su inicio es temprano pues por lo general no demora más de 10 días después del corte. Por otro lado, el máximo macollamiento se alcanza en un periodo entre 3-4 meses después de la siembra en plantillas y entre 0.5–0.6 meses antes para el caso de las socas. Posteriormente tiene lugar una autorregulación de la población como efecto de la alta competencia intraespecífica, lo que resulta en la pérdida progresiva de algunas macollas (Bonnett, 2013; Santos y Diola, 2015). Lo anterior definirá, en un alto porcentaje, lo que será la población final del cultivo. Una población relativamente estable se alcanza alrededor de 5-7 meses después de la emergencia o corte (MDE). Se ha observado que un número de tallos molederos menor que 8-10 por metro lineal se refleja en una reducción significativa de la productividad (Bell y Garside, 2005). No obstante, es necesario tener en cuenta que la distribución espacial de los tallos molederos debe ser uniforme, evitando al máximo espacios vacíos porque ello disminuye la población de tallos molederos por hectárea.

El tiempo necesario para alcanzar la estabilidad de la población está en función de la variedad y las prácticas de manejo que incidan en la velocidad de cierre del dosel o de la calle. Así, variedades de mayor crecimiento lateral y menos erectas, en condiciones de adecuado riego y correcto manejo del nitrógeno, estabilizarán más rápido la población que variedades erectas con manejos agronómicos subóptimos.

La pérdida progresiva de macollos desde la máxima época de macollamiento hasta alcanzar la fase estable es el resultado de la competencia que ocurre dentro del cultivo. La disponibilidad de agua, luz, nutrientes y espacio es determinante en la magnitud de la pérdida. Para mejorar la tasa de sobrevivencia de las macollas se han propuesto diversas actividades orientadas a reducir el estrés por déficit o exceso hídrico, además de la fertilización cerca del momento de máximo macollamiento (Bell y Garside, 2005). La pérdida de macollas-tallos representa una oportunidad para evaluar prácticas de manejo que permitan disminuir el adelgazamiento de la población, entre las cuales se incluyen el fraccionamiento tardío de nitrógeno (~3 - 4 MDE), el uso de fitohormonas y el aumento de la distancia entre surcos.

La pérdida progresiva de macollos desde la máxima época de macollamiento hasta alcanzar la fase estable es el resultado de la competencia que ocurre dentro del cultivo. La disponibilidad de agua, luz, nutrientes y espacio es determinante en la magnitud de la pérdida.

Cenicaña, en asocio con los ingenios azucareros, ha llevado a cabo investigaciones para evaluar tanto la dinámica poblacional de algunas variedades comerciales, como la relación de la población con prácticas de manejo como la densidad de siembra o distancia entre banderas (bandereo), como se conoce comúnmente en la agroindustria azucarera colombiana. La distancia entre banderas es la distancia en metros en la que se distribuye un paquete de semilla asexual compuesto por 30 trozos de tallos con aproximadamente tres yemas por trozo.

En el primer caso, se evaluaron densidades de siembra en yemas/m de 7.5, 9, 11.25 y 15, que corresponde a distancias entre banderas de 12, 10, 8 y 6 m, respectivamente. Esta investigación fue llevada a cabo en condiciones del mega-ambiente húmedo (11H3 y 6H3) en la variedad CC 01-1940. La dinámica de aparición y muerte de macollos, basada en cohortes poblacionales (grupos de tallos con una edad similar), fue evaluada independientemente de la naturaleza del tallo: primario, secundario, o terciario. Aunque el tipo o naturaleza del tallo es importante y tradicionalmente algunos análisis de población se basan en esta clasificación, es complejo distinguir de manera precisa y rápida en el campo, sobre todo en las socas, el tipo de tallo. Además, en el contexto teórico, los macollos que aparecen en cierta edad del ciclo del cultivo están sometidos a la misma oferta ambiental y tienen la misma probabilidad de ser exitosos independientemente de su origen.

La densidad de siembra afecta el número total de tallos que aparecen, sin importar la cohorte evaluada (**Figura 9**). Aunque altas densidades de siembra favorecen la proliferación inicial de macollas, no siempre garantizan un mayor número de tallos a cosechar, debido a su menor tasa de sobrevivencia (**Figura 10**). En contraste, bajas densidades de siembra producen un macollamiento inicial inferior (**Figura 9**), pero con una mayor tasa de sobrevivencia (**Figura 10**). La baja tasa de sobrevivencia de los tallos en las densidades de siembra de 11.25 y 15 yemas/m es el resultado de la fuerte competencia por agua, radiación solar, nutrientes y espacios en los primeros estados de desarrollo.

La identificación de las cohortes poblaciones que tienen una mayor participación en la productividad, expresada en TCH, es clave para priorizar prácticas de manejo agronómico como el riego, el drenaje, la fertilización y el control de malezas. Para la variedad CC 01-1940, las cohortes con mayor participación sobre el TCH (un 40% en promedio) corresponden a los tallos que aparecen entre los 0.5-1.0 MDE (**Figura 11**). Los tallos que aparecen entre los 2.2-2.8 MDE son los segundos mayores contribuyentes en el TCH: un 34%. El alto aporte de esta última cohorte se explica por la estimulación del macollamiento ejercida por prácticas de manejo como la fertilización y el riego, principalmente (Bell y Garside, 2005). Así, la época de la segunda cohorte con mayor aporte sobre el TCH dependerá de las prácticas de manejo agronómico (roturación, fertilización y riego), y podría desplazarse hacia adelante o hacia atrás en el ciclo de acuerdo con el momento en que se realicen.

Densidades de siembra de 15 yemas/m o distancias entre banderas de 6 m tienden a aumentar el aporte de la primera cohorte sobre el TCH, en tanto que disminuye la contribución de la segunda cohorte a los 2.2-2.8 MDE (**Figura 11**). En contraste, distancias entre banderas de 12 m o densidades de siembra de 7.5 yemas/m aumentan la contribución de cohortes tardías sobre el TCH. Este comportamiento se atribuye a la menor velocidad en el cierre del dosel y el consiguiente estímulo de la radiación al macollamiento tardío.

En general, las investigaciones llevadas a cabo por Cenicaña han establecido que las buenas prácticas de siembra y cosecha determinan la primera cohorte poblacional (32.14% del TCH), y que el manejo del agua y la nutrición impactan el TCH en un 27.52% (**Figura 11**), de acuerdo con lo observado por Bell y Garside (2005).

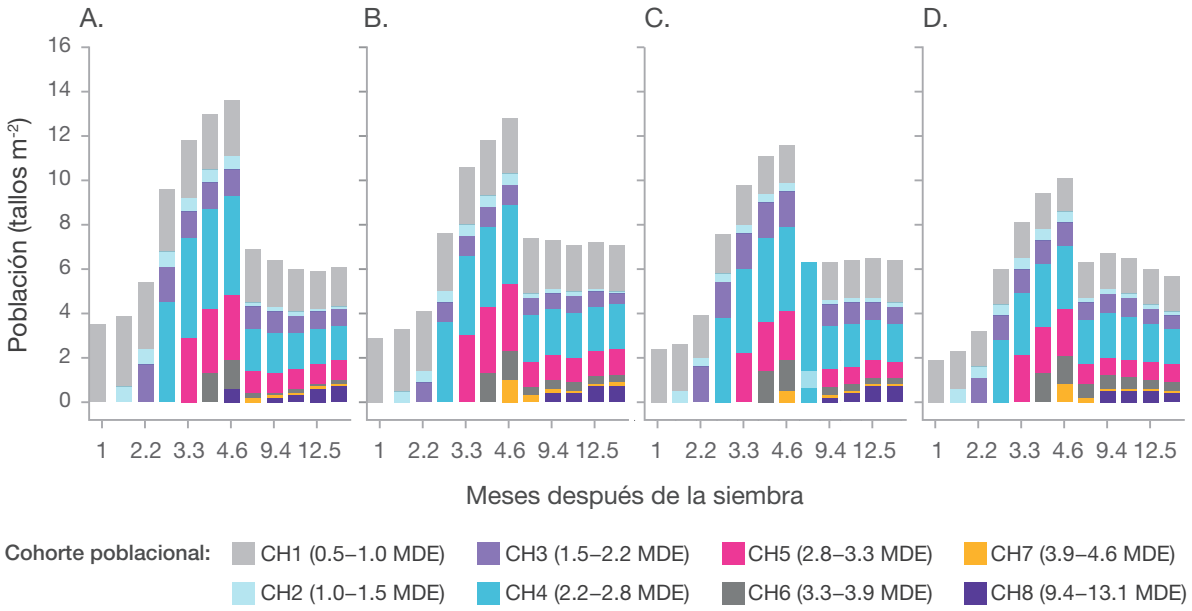

Figura 9. Relación entre la dinámica de emisión y muerte de macollos-tallos de la variedad CC 01-1940 cultivadas en el mega-ambiente húmedo, zonas agroecológicas 11H3 y 6H3 para cuatro densidades de siembra. 15 yemas/m (A), 11.25 yemas/m (B), 9 yemas/m (C), 7.5 yemas/m (D).

Los datos mostrados corresponden al promedio de cuatro repeticiones. CH: cohorte poblacional (tallos emitidos durante un periodo medido en meses). Las densidades de siembra de 15, 11.25, 9 y 7.5 yemas/m corresponden a distancias entre banderas de 6 m, 8 m, 10 m y 12 m, respectivamente.

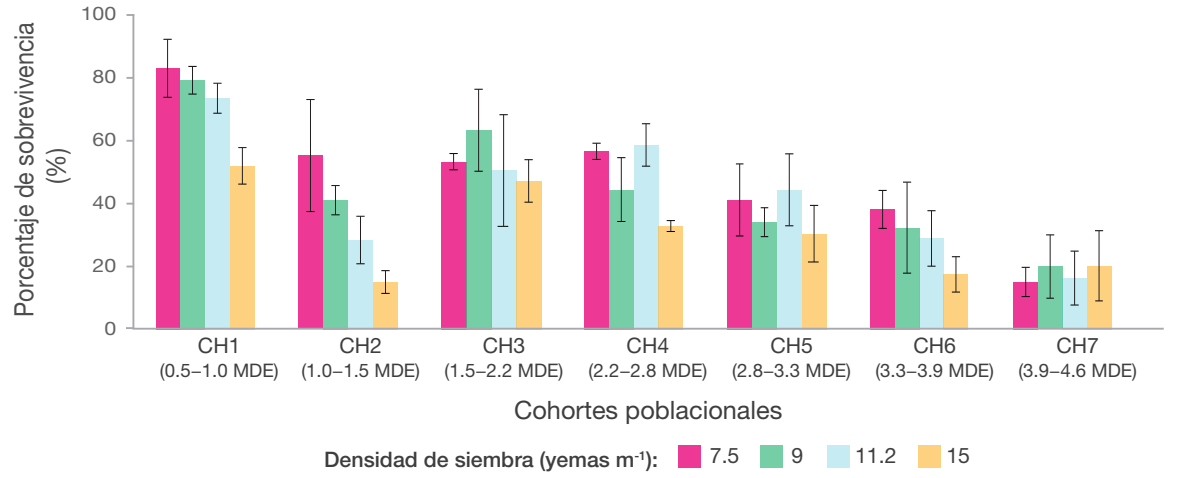

Figura 10. Porcentaje de sobrevivencia de macollos-tallos para cuatro densidades de siembra (colores) y la edad de la cohorte poblacional de la variedad CC 01-1940 cultivada en el mega-ambiente húmedo, zonas agroecológicas 11H3 y 6H3.

Los datos mostrados corresponden al promedio de cuatro repeticiones y las barras de error hacen referencia al error estándar. CH: cohorte poblacional (tallos emitidos durante un periodo). Las densidades de siembra de 15, 11.25, 9 y 7.5 yemas/m corresponden a distancias entre banderas de 6 m, 8 m, 10 m y 12 m, respectivamente.

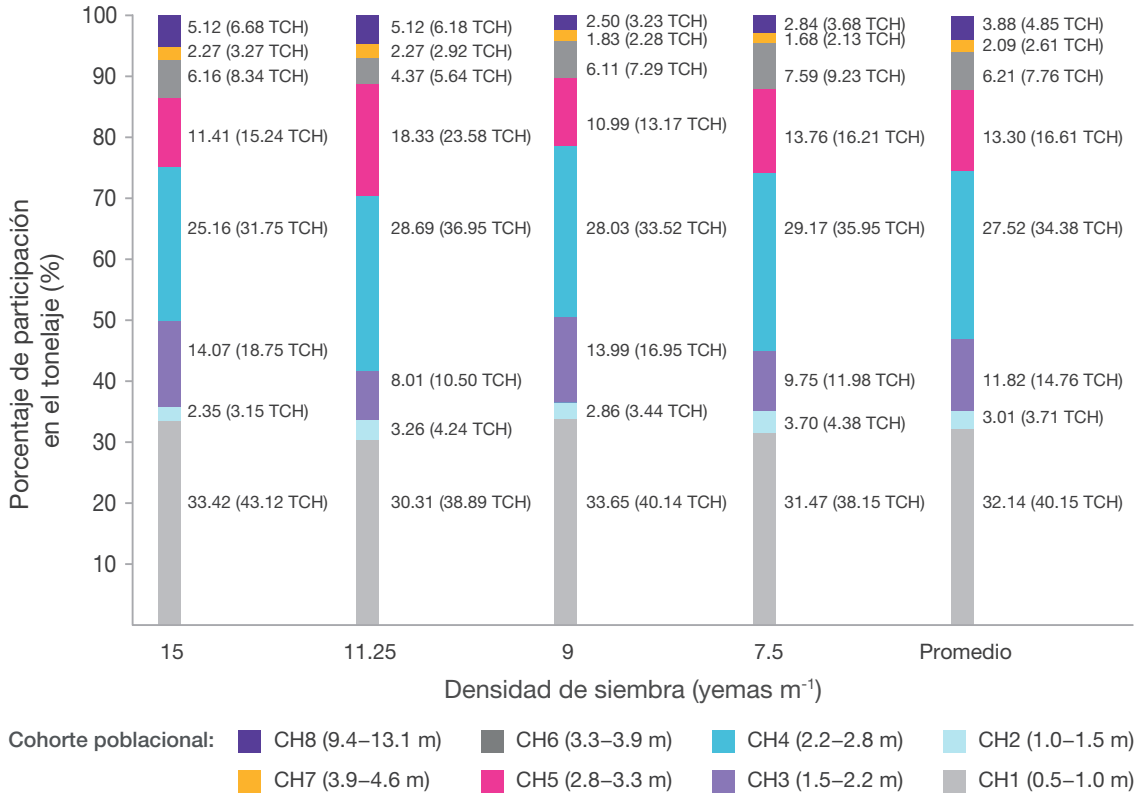

Figura 11. Porcentaje de participación de cada cohorte poblacional sobre el tonelaje final en función de la densidad de siembra para la variedad CC 01-1940, cultivada en el mega-ambiente húmedo, zonas agroecológicas 11H3 y 6H3 del valle del río Cauca.

Los datos mostrados corresponden al promedio de cuatro repeticiones y las barras de error hacen referencia al error estándar. CH: cohorte poblacional (tallos emitidos durante un tiempo medido en meses). Las densidades de siembra de 15, 11.25, 9 y 7.5 yemas/m corresponden a distancias entre banderas de 6 m, 8 m, 10 m y 12 m, respectivamente.

La definición de la población es un proceso continuo determinado principalmente por la genética y por la incidencia de la radiación en la base de la cepa, e influenciado por prácticas agronómicas como el riego, el drenaje, la nutrición, el manejo de malezas y la densidad de siembra.

Peso del tallo. Acumulación de biomasa

El incremento irreversible de la masa seca del tallo y el número de tallos molederos por hectárea son los dos factores de mayor importancia en la producción total de biomasa y en el TCH a cosechar. La biomasa total cosechable de los cultivos es el producto del balance entre el carbono, es decir, la capacidad de fijación de CO_2 o fotosíntesis, y la respiración de crecimiento y mantenimiento (Quevedo-Amaya et al., 2020). En tal sentido, un bajo balance de carbono se refleja en disminuciones en el crecimiento del tallo molede-ro y su concentración de sacarosa (Uehara et al., 2009). Debido a que la fotosíntesis se promueve por la absorción de energía solar (radiación) y dado que esta se distribuye uniformemente sobre una superficie, los factores primarios que afectan la biomasa total son la intercepción de la radiación solar por la planta y su eficiencia en transformar esta energía para sintetizar los carbohidratos (Gardner et al., 2017; Schwerz et al., 2018).

La eficiencia en el uso de la radiación está determinada por: 1) la capacidad de los tejidos fotosintéticos de interceptar la radiación, que es influenciada por la genética y prácticas de manejo como las densidades y arreglos de siembra, fertilización nitrogenada, riego y drenaje; y 2). La eficiencia en la síntesis de carbohidratos y la distribución a los órganos demanda. La producción de materia seca y su distribución o partición en la planta son procesos importantes que determinan la productividad del cultivo. Por consiguiente, el estudio de los patrones de asignación de materia seca hacia las diferentes partes de la planta, o relación fuente/demanda es fundamental; la diferencia de estos patrones entre variedades, y el efecto de las condiciones ambientales en el proceso, pueden ayudar a maximizar la productividad y a seleccionar variedades para un propósito o un ambiente particular (Tekalign y Hammes, 2005).

La caracterización del crecimiento y el desarrollo del cultivo de la caña de azúcar son fundamentales para conocer eventos fisiológicos importantes que ocurren a lo largo del ciclo de cultivo. Comprender esta dinámica permite analizar de manera acertada el comportamiento agronómico de las variedades actuales y debe ser la base para definir prácticas específicas de manejo (Jane et al., 2020).

El crecimiento se refiere a un incremento irreversible de materia seca o volumen, cambios en tamaño, masa, forma y número, como una función del genotipo y la interacción con el ambiente, lo que da como resultado un aumento cuantitativo del tamaño y peso de la planta (Larcher, 2003). Es una actividad compleja que incluye muchos procesos, entre ellos: división, diferenciación y elongación celular; transpiración, fotosíntesis, respiración, traslocación, absorción y metabolismo secundario (Gómez et al., 1999).

El crecimiento es una aproximación holística, explicativa e integral, para comprender la forma y funciones de las plantas (Hunt et al., 2002; Hunt, 2017). Este fenómeno se manifiesta como un aumento irreversible de la masa de un organismo vivo, órgano o célula. El incremento en masa debe ser permanente, con lo cual se elimina la variación de volumen debida a fenómenos osmóticos.

Las curvas de crecimiento en plantas son un reflejo del comportamiento de una planta en un ecosistema particular con respecto al tiempo. Su elaboración es indispensable para implementar prácticas agronómicas en el momento adecuado, que garanticen una respuesta óptima del cultivo de acuerdo con sus requerimientos (Casierra-Posada et al., 2003, 2004; Hunt, 2017). El análisis de crecimiento es una herramienta útil para comparar el comportamiento fisiológico de cultivares o variedades y para cuantificar la influencia del ambiente y las diferentes prácticas de manejo en el desempeño fisiológico de un cultivo (Hunt, 1978, 1990)

En este apartado se explican las dinámicas de la emisión de entrenudos, la elongación del tallo y la producción y acumulación de masa en los tallos. La mayor parte de la información aquí reportada se ha recabado de experimentos locales con las variedades de caña de azúcar más representativas para la industria en su momento. Los experimentos fueron llevados a cabo en la estación experimental de San Antonio de los Caballeros (EESA), en un suelo de la consociación Palmeras, *Vertic Haplustoll*, familia textural francosa fina, y en un suelo de la consociación Refugio, *Entic Haplusterts*, familia textural arcillosa sobre arenoso. Las zonas agroecológicas corresponden a 11H1 y 23H1.

Intercepción de la radiación solar fotosintéticamente activa

La ganancia irreversible de materia seca a través del tiempo implica la transformación de la radiación solar, el CO_2 y el agua en carbohidratos, sin desconocer que los nutrientes minerales juegan en esto un papel fundamental como cofactores y elementos estructurales de moléculas orgánicas que intervienen en el metabolismo. La captura de radiación solar es el resultado del balance entre la aparición y la muerte de las hojas en un con-

texto que involucra no solo el número de hojas, sino también su tamaño y ángulo de inserción en el tallo.

Las variedades modernas de la agroindustria azucarera colombiana tienden a ser de porte erecto, para optimizar la distribución de la radiación en el dosel (bajo coeficiente de extinción de la luz) y disminuir la presencia de estratos subyugados debido a la falta de radiación solar incidente. En este sentido, se ha encontrado que tallos con más de cuatro hojas alcanzan acumulaciones aceptables de biomasa y sacarosa; sin embargo, en algunas variedades se han observado mermas del 13.14% del TCH cuando el número de hojas se redujo de 10 a 6 (Cock et al., 1997). En los materiales genéticos recientemente liberados por Cenicaña, el máximo número de hojas verdes que una planta logra sostener se consigue entre los 6-10 MDE tanto en plantillas como en socas, con valores en el rango de 7-8 hojas en plantillas y de 8-9 en socas (**Figura 12**). Después de 10 MDE es evidente una senescencia foliar que conlleva una pérdida de entre 2–3 hojas para todas las variedades evaluadas. Sin embargo, este comportamiento es más acentuado en socas (**Figura 12B**).

En términos fisiológicos, la variable número de hojas verdes tiene menor trascendencia que el índice de área foliar (IAF). El IAF muestra el número de metros cuadrados de hojas funcionales que existen en un metro cuadrado de suelo cultivado, en este caso con caña de azúcar (Chen y Black, 1992). En este parámetro influyen el número y el tamaño de las hojas funcionales y el ángulo de inserción (Cock et al., 1997; Vinicius et al., 2017). En las variedades actuales, el IAF máximo varía entre 3.0-5.0 para plantillas y entre 3.5-5.5 en socas y se consigue alrededor de los 7-9 MDE (**Figura 13**). Aunque no existen diferencias muy grandes entre variedades en lo que respecta al número de hojas verdes, las diferencias en el IAF sí llegan a ser marcadas; por ejemplo, CC 05-430 muestra un IAF que casi duplica el de CC 01-678. Este caso ilustra una situación en la cual el tamaño de las hojas marca la diferencia en la habilidad para capturar radiación solar. Desde el punto de vista de manejo, es prioritario alcanzar rápidamente el índice de

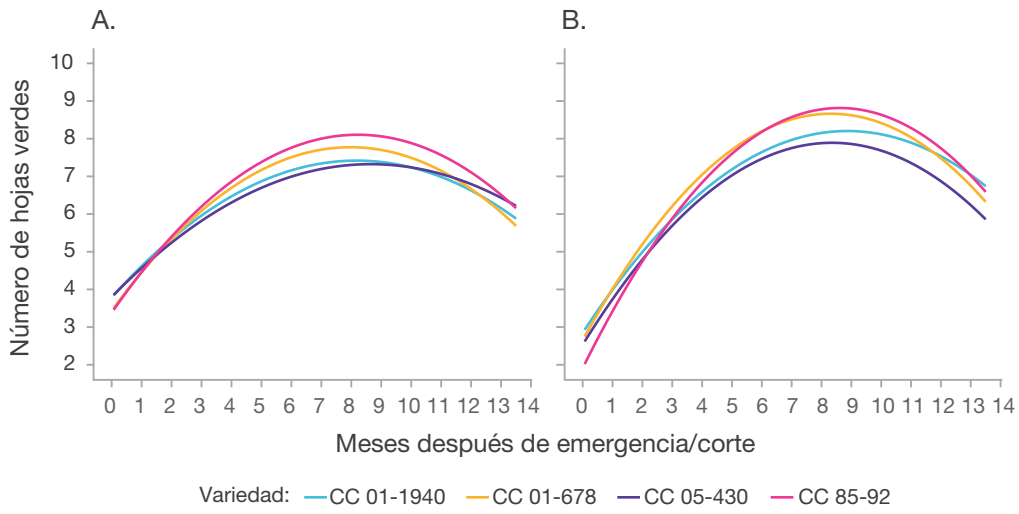

Figura 12. Dinámica temporal de aparición de hojas en una (A) Plantilla y (B) Primera soca, para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden a modelos de crecimiento Gompertz obtenidos de seis repeticiones.

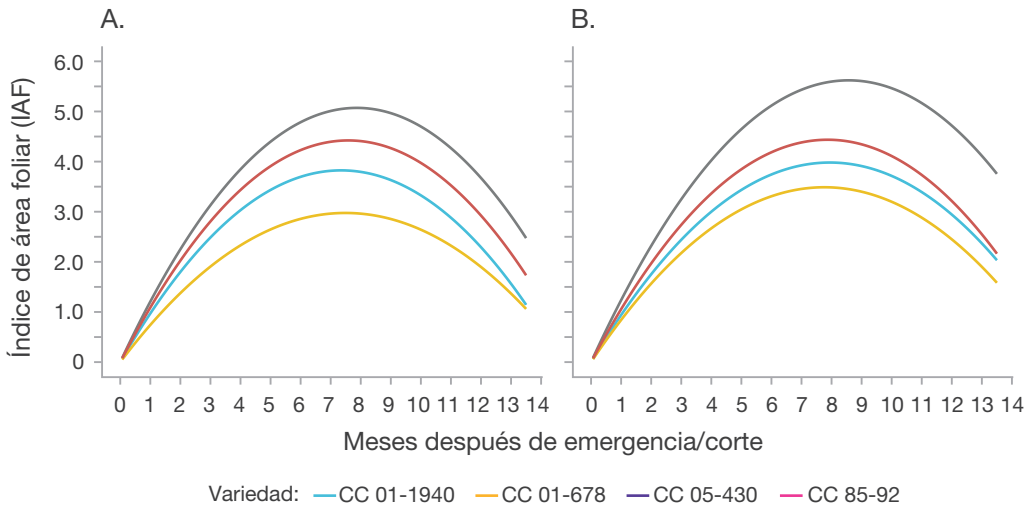

Figura 13. Dinámica temporal del desarrollo del índice de área foliar (IAF) en plantilla (A) y primera soca (B), para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden a modelos cuadráticos obtenidos de seis repeticiones.

área foliar crítico (IAFc), es decir, el IAF en el cual se captura el 95% de la radiación incidente. En Colombia, aunque el tiempo necesario para llegar al IAFc varía con las condiciones climáticas y nutricionales, el ciclo de cultivo y la variedad, en general esto se consigue entre los 3-5 MDE. Si bien es cierto que los doseles erectófilos son ventajosos para mejorar la distribución de la radiación solar en todo el dosel, también presentan un riesgo agronómico asociado a la prolongación del tiempo requerido para alcanzar el IAFc, con la consiguiente necesidad de extender el periodo de manejo de arvenses del cultivo, como es el caso de la variedad CC 01-678.

Es prioritario alcanzar rápidamente el IAF crítico, para maximizar la intercepción de radiación y reducir el período de control de arvenses.

Con respecto a la intercepción de la radiación solar por el cultivo (iPAR), es posible afirmar que esta depende de 1) El coeficiente de extinción de la luz (k), 2) El IAF y 3) La oferta ambiental. Se ha encontrado que variedades como CC 11-595, que se caracterizan por un rápido desarrollo del IAF y un k=0.5, alcanzan el IAFc a los 3 MDE; mientras que en CC 01-1940 el desarrollo del IAF es más lento, con un k=0.4, lo que genera que el IAFc se alcance a los 5 MDE (**Figuras 14 y 15**). Debido a lo anterior, variedades como CC 11-595 alcanzan un 13.79% más en la iPAR de todo el ciclo de cultivo, lo que se traduce en una mayor eficiencia en el uso de la radiación (2.05 g de masa seca /MJ de PAR m^2), mientras que la baja iPAR observada en CC 01-1940 condujo a una menor eficiencia en el uso de la radiación (1.81 g de masa seca /MJ de PAR m^2). Es decir, que CC 11-595 produce mayor biomasa por cada unidad de radiación PAR disponible. Esto confirma que la eficiencia en la transformación de energía (fotosíntesis) es complementaria a los procesos de intercepción de la radiación solar, dado que estos por separado no explican *per se* la acumulación de biomasa (Vinicius et al., 2017).

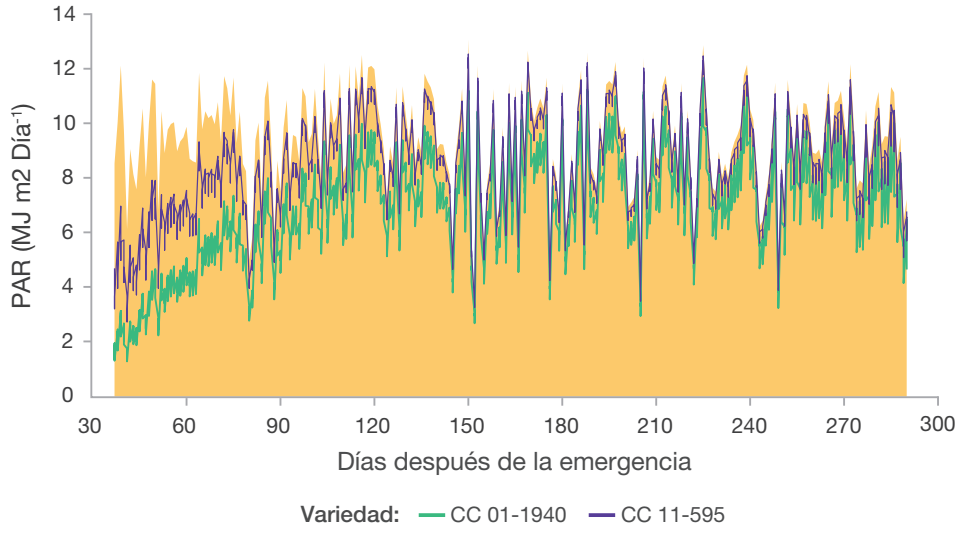

Figura 14. Intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) entre los 40–280 días después de la emergencia para dos variedades de caña de azúcar cultivadas en el mega-ambiente húmedo, zona agroecológica 8H3.

Las líneas azul y verde hacen referencia a la intercepción diaria de la radiación PAR de las variedades CC 01-1940 y CC 11-595, respectivamente. El fondo de color naranja indica la oferta ambiental de radiación PAR. Los datos mostrados son el promedio de cuatro repeticiones.

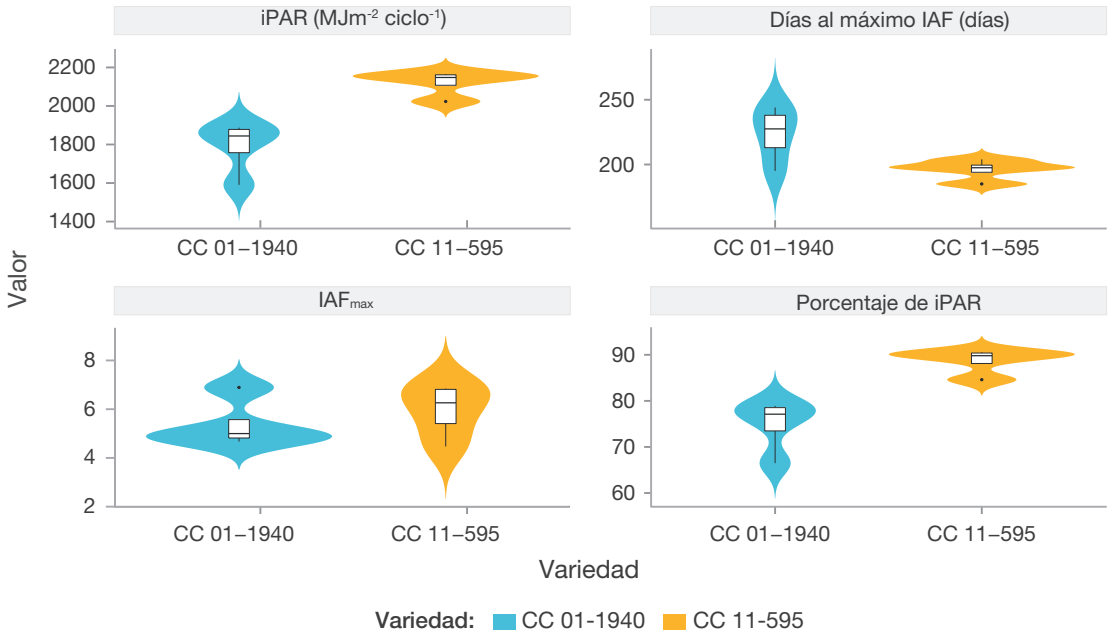

Figura 15. Parámetros asociados con la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) para dos variedades de caña de azúcar cultivadas en el mega-ambiente húmedo, zona agroecológica 8H3.

La forma de los violines indica la dispersión de los datos y la línea central del diagrama de caja y bigotes hace referencia al promedio. iPAR: Intercepción de la PAR; IAF: índice de área foliar; IAF_{max}: máximo IAF alcanzado durante el ciclo de cultivo. Porcentaje iPAR: relación porcentual de la radiación PAR interceptada por el cultivo y la oferta ambiental. Este parámetro fue estimado para datos entre los 37–290 días después de la emergencia.

Emisión de entrenudos y desarrollo del tallo

En la formación del tallo como individuo es importante considerar el cambio continuo en el número de entrenudos, lo cual a su vez implica una dinámica de emisión de hojas verdes e IAF controlada principalmente por la tasa de aparición de hojas y la senescencia foliar. Al final del periodo de crecimiento y desarrollo, un tallo promedio puede presentar entre 24 y 27 entrenudos (**Figura 16**). La máxima tasa de emisión se encuentra entre 4–7 MDE en las plantillas, mientras que en las socas se presenta entre 5-8 MDE, aproximadamente. Durante estos periodos críticos de máximo desarrollo se alcanzan tasas promedio mensuales de emisión de entrenudos de 2.5 y 3.0. Luego de 11 a 12 MDE la tasa de emisión de nuevos entrenudos se reduce a valores usualmente menores que 1.5 entrenudos/mes (**Figura 16**).

La variedad muestra un efecto marcado sobre el valor final del número de entrenudos, mientras que prácticas de manejo como el tipo del riego son independientes de esta variable. Ello indica que el número de entrenudos está prioritariamente en función de un componente genético, por lo que es poco probable que pueda ser modificado por el manejo agronómico. No obstante, por ser la tasa de emisión de entrenudos una característica relacionada con el desarrollo, está controlada por la temperatura.

La emisión de nuevos entrenudos es la base para la posterior ganancia en longitud del tallo moledero a través de sucesivos procesos de división y elongación celular. Al igual que en el caso anterior, la variedad tiene un efecto importante sobre este parámetro, pero no siempre mayor número de entrenudos significa mayor longitud. Por ejemplo, la variedad CC 01-678 presenta mayor número de entrenudos que variedades

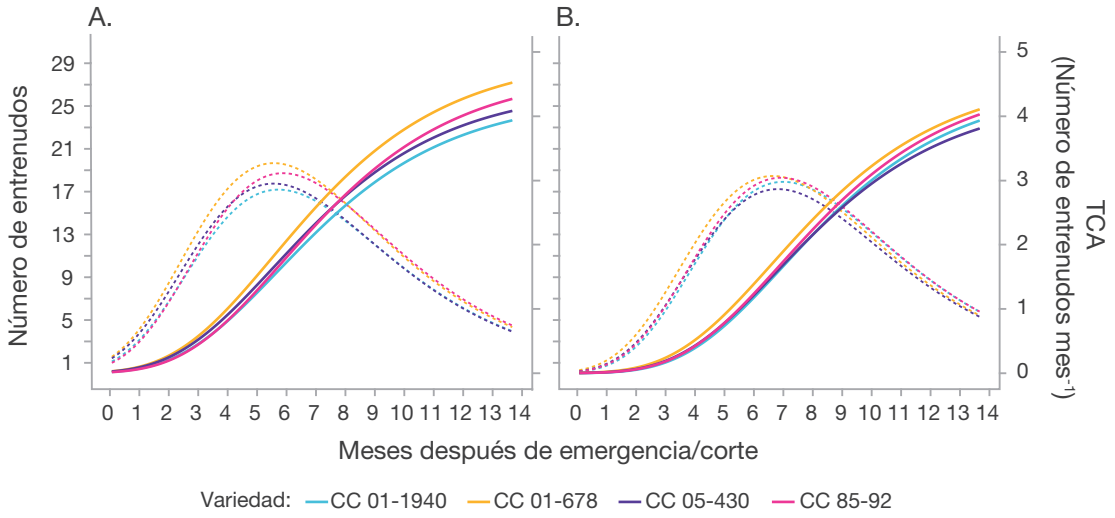

Figura 16. Dinámica temporal de emisión de entrenudos en plantilla (A) y primera soca (B), para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden a modelos de crecimiento Gompertz obtenidos de seis repeticiones. TCA: Tasa de crecimiento absoluta.

como CC 05-430, pero esta última puede llegar a tener un tallo 50 cm más largo (**Figura 17**). Así, la altura al punto de quiebre o longitud del tallo moledero es más controlada por la tasa de elongación de los entrenudos que por la emisión de entrenudos en sí misma. Variedades de alta tasa de emisión de entrenudos y de porte bajo muestran usualmente bajas tasas de elongación al final del ciclo de cultivo, por lo cual tienen una mayor tendencia a acumular sacarosa pues no invierten una gran cantidad de carbohidratos, provenientes de la fotosíntesis, en la promoción de nuevo crecimiento.

Aunque la altura de las variedades colombianas modernas es variable, se tiende a buscar materiales más altos, con longitudes a punto de quiebre que superan los 3.5 m en plantillas y los 3 m en socas (**Figura 17**). Las tasas máximas de elongación del tallo siguen en general el mismo ritmo de la aparición de entrenudos y se registran entre 4–8 MDE, con valores que rondan los 50 cm/mes en plantillas y entre 40- 50 cm/mes en socas. Durante este periodo crítico de elongación son fundamentales las prácticas de manejo como el riego o drenaje oportuno y la adecuada nutrición, para mantener elevadas y prolongadas las tasas de crecimiento. Tanto el déficit como el exceso hídrico, especialmente durante esta época, se traducen en la aparición de entrenudos cortos con un potencial efecto negativo posterior sobre el tonelaje. A medida que se avanza hacia el final del ciclo de producción, las tasas de crecimiento disminuyen paulatinamente hasta alcanzar valores menores que 25 cm/mes entre los 11-12 MDE. Sin embargo, variedades con mayor habilidad de producir biomasa, como CC 05-430 y CC 01-1940, tienden a conservar elevadas tasas de crecimiento inclusive al final del ciclo. Esta característica de crecimiento tardío usualmente implica ciclos de producción extendidos, mayores que 13 meses, para dar lugar a una maduración natural adecuada, considerando que el crecimiento activo al final del ciclo compite con la acumulación de carbohidratos en los entrenudos.

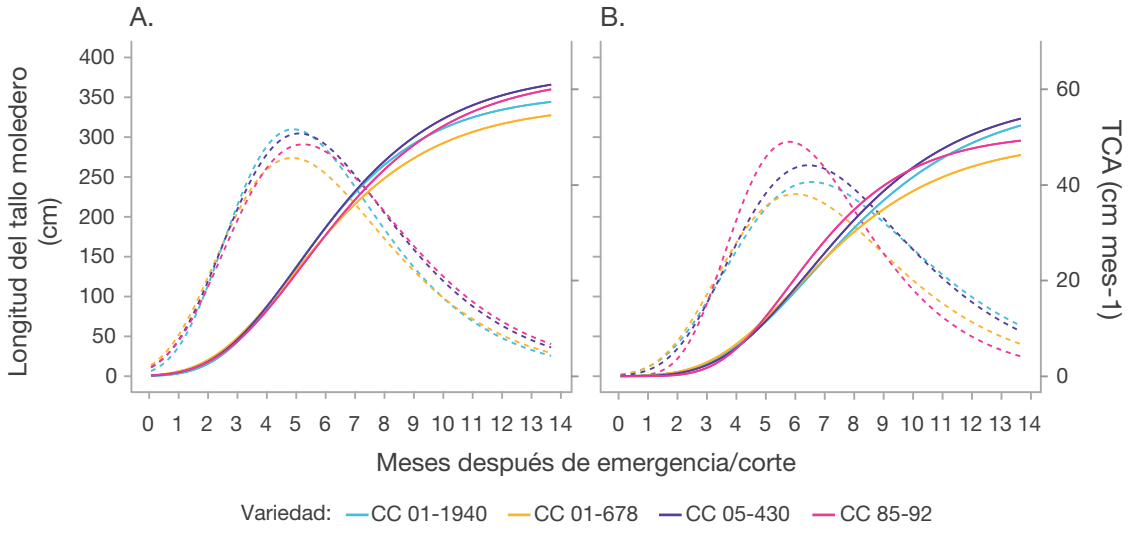

Figura 17. Dinámica temporal del crecimiento del tallo moledero (longitud del tallo al punto de quiebre) en plantilla (A) y primera soca (B), para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden a modelos de crecimiento Gompertz obtenidos de seis repeticiones. TCA: Tasa de crecimiento absoluta.

Dinámica de acumulación de biomasa

La acumulación de biomasa en los tallos, o formación del tonelaje, está determinada por la interacción de los dos componentes de la productividad descritos: el número de tallos molederos por hectárea y el peso individual del tallo, influenciado altamente este último por el balance entre fotosíntesis y respiración, descrito previamente. El conocimiento de esta dinámica es fundamental para planificar y aplicar oportunamente en el cultivo prácticas de manejo basadas en su fenología (Jane et al., 2020), que propicien la fotosíntesis y con ello se reduzca la brecha entre el potencial genético de una variedad y la productividad obtenida en el campo.

La ganancia en TCH es un proceso continuo que se inicia desde la aparición del primer entrenudo y finaliza en la cosecha. No obstante, la tasa de producción de TCH no es constante durante todo este periodo y presenta momentos de alto y bajo crecimiento. En la **Figura 18** se describe el comportamiento de la formación del TCH para cuatro variedades establecidas en las condiciones de Cenicaña. Para plantillas o primeros cortes se observó que el periodo de mayor ganancia se da entre 4–6 MDE, dado que durante él se presentan tasas de crecimiento absolutas entre 30–40 TCH/mes. En las socas, por su parte, el máximo crecimiento se da entre 5–7 MDE. En términos relativos, estos intervalos son considerados el periodo crítico, durante el cual se debe cuidar que el cultivo no esté sometido a estreses abióticos como el déficit o el exceso hídricos, debido a su fuerte impacto negativo sobre la elongación de los tallos y la fotosíntesis. Una vez cesa la fase de gran crecimiento, sus tasas descienden gradualmente hasta valores cercanos a cero TCH/mes a los 14.5 MDE.

Es importante resaltar que durante la fase de maduración la ganancia de TCH es baja, frecuentemente menor 5 TCH/mes. En este punto del ciclo no se presentan ganancias importantes de biomasa vía los tallos que originalmente fueron formados, sino más bien a través de nuevos tallos que aparecen como resultado del volcamiento (chulquines, mamones, etc.), con la desventaja de su baja concentración de sacarosa. En la mayoría de las variedades el TCH promovido por

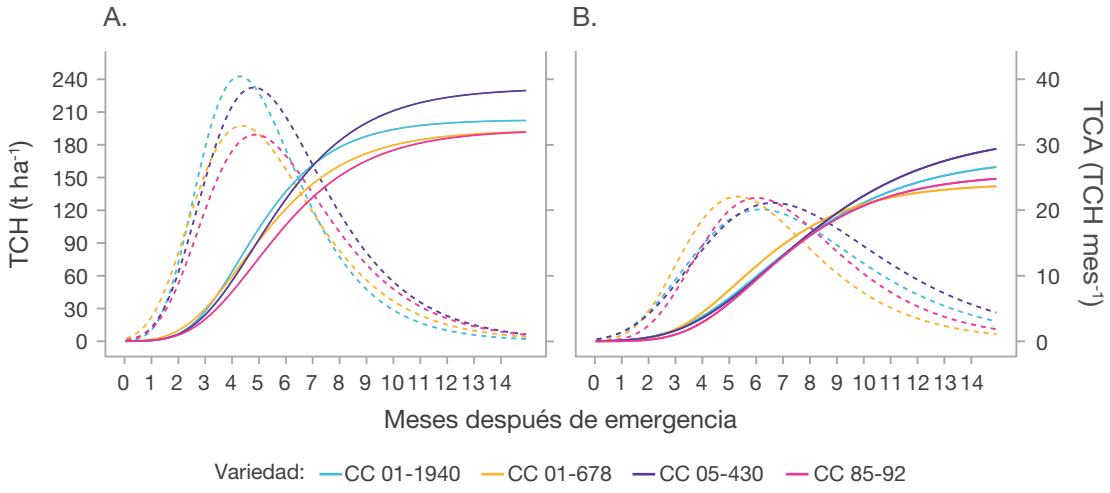

Figura 18. Dinámica temporal de la ganancia del peso del tallo moledero expresado en toneladas de caña por hectárea (TCH) en una plantilla (A) y primera soca (B) , para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden a modelos de crecimiento Gompertz obtenidos de seis repeticiones. TCA: Tasa de crecimiento absoluta.

los tallos originales alcanza valores cercanos al máximo entre 11–12 MDE, a partir de lo cual las ganancias importantes de TCH dependen del balance entre la aparición y el crecimiento de chulquines nuevos y la muerte de los tallos viejos.

Variedades con un alto potencial productivo de biomasa, como CC 05-430, se caracterizan por una mayor tasa de crecimiento luego de 7 MDE, en comparación con variedades como CC 01-1940, aunque entre 4-7 MDE la primera se comporta de forma similar a las demás variedades.

En general, la definición del TCH está íntimamente relacionada con la eficiencia en la intercepción de la PAR y su conversión en carbohidratos a través de la fotosíntesis; parámetro altamente influenciado por factores abióticos como la disponibilidad de radiación, la temperatura y el agua. Por tal motivo, las prácticas de manejo agronómico que busquen promover la formación de TCH deben orientarse a potenciar la intercepción de la PAR y de la fotosíntesis, especialmente durante los periodos críticos que ocurren durante la fase de gran crecimiento. En tal sentido, en esta etapa del cultivo deben priorizarse la nutrición balanceada, el riego, el drenaje y la bioestimulación. Es preciso resaltar que la formación del TCH no es un proceso lineal en el tiempo, porque las ganancias de biomasa durante la fase de maduración son muy bajas. Al final, entre 75- 90% del TCH se define durante la fase de gran crecimiento.

Acumulación de sacarosa en el tallo

La caña de azúcar es una especie de mecanismo fotosintético C_4, que acumula altas concentraciones de sacarosa en los entrenudos maduros y muy poca en los entrenudos más jóvenes (McCormick et al., 2006). El almacenamiento de sacarosa en los tallos se da en detrimento del almacenamiento de almidón y no exhibe un comportamiento lineal en el tiempo (Uys et al., 2007). La síntesis de la sacarosa depende de la partición de la biomasa hacia los tallos molederos y del almacenamiento en ellos en las células del parénquima (Inman-Bamber et al., 2002). Este proceso, además de estar influenciado por factores ambientales como la radiación, la temperatura y la disponibilidad hídrica (van Heerden et al., 2013), también está mediado por el balance entre el metabolismo y el catabolismo de la sacarosa (Ebrahim et al., 1998). La diferencia en la acumulación de sacarosa entre variedades está determinada por cambios en la P_n y en la partición de asimilados (Inman-Bamber et al., 2009). Adicionalmente, este proceso se traslapa con la elongación de los tallos (Bonnett, 2013), razón por la cual es continuo e inicia desde la aparición del primer entrenudo hasta la cosecha (Muchow et al., 1996) .

En las variedades modernas desarrolladas por Cenicaña se ha encontrado que en plantillas y socas la acumulación de sacarosa en los tallos inicia con la aparición de los primeros entrenudos y exhibe un comportamiento sigmoidal (**Figura 19**). El periodo de mayor acumulación relativa de sacarosa se da entre los 6–8 MDE en plantillas y socas, cuando las tasas de acumulación están entre 1.8–2.4 unidades porcentuales de sacarosa por mes. Este periodo coincide con el momento de máxima elongación de los tallos (**Figura 17**) (Inman-Bamber et al., 2002) y con el máximo IAF (**Figura 13**). Esto indica que en este momento del ciclo se alcanzan las máximas P_n del cultivo, razón por la cual los estreses que limiten la fotosíntesis tendrán un gran impacto en el rendimiento de sacarosa. En tal sentido, la priorización del riego y el drenaje son fundamentales para maximizar los rendimientos.

En la **Figura 19** se describe la dinámica de acumulación de sacarosa para variedades tempranas (CC 85-92 y CC 01-678), intermedias (CC 01-1940) y tardías (CC 05-430). Puede verse allí que en variedades tardías el momento de la máxima tasa de acumulación de sacarosa en plantillas se da un mes más tarde que en las variedades tempranas, y puede estar por debajo entre 0.25–0.50 unidades porcentuales por mes (**Figura 19**). Lo anterior puede estar relacionado con que CC 05-430 presenta un alto crecimiento y sostenido después de los siete meses, con

mayor IAF y longitud de tallos. El desarrollo de estos órganos representa para la planta un alto gasto energético en la formación estructural de estos tejidos, razón por la cual es tardía y menor la partición de asimilados hacia acumulación (Inman-Bamber et al., 2009).

Después del momento de máxima acumulación relativa de sacarosa su tasa disminuye hasta alcanzar valores mínimos de 0.65–0.65 unidades porcentuales de sacarosa por mes a los 13.5 MDE; razón por la cual la ganancia de sacarosa durante la etapa de maduración (10–13 MDE) está entre 2–3 unidades porcentuales. Esto significa que entre 12–14 unidades porcentuales de sacarosa fueron definidas durante la fase de gran crecimiento (**Figura 19**).

En cultivos con variedades de baja acumulación de sacarosa es preciso adelantar prácticas agronómicas que mejoren este indicador. La reducción del crecimiento por expansión ha demostrado ser eficiente para incrementar los contenidos de sacarosa sin afectar la P_n (Inman-Bamber et al., 2009).

Dinámica espacio-temporal de la acumulación de sacarosa

Hemos visto que la acumulación de sacarosa es un proceso continuo que se da desde la formación del primer entrenudo, y que exhibe un comportamiento sigmoidal. Sin embargo, presenta una variabilidad espacio-temporal que es útil conocer para definir las edades óptimas de cosecha y el estado de maduración del tallo, que finalmente es un indicador de respuesta a la maduración química.

La acumulación de sacarosa en cada uno de los entrenudos es un proceso que depende de la fotosíntesis. No obstante, esta es regulada fuertemente por el poder de demanda de los tejidos de almacenamiento como entrenudos, cogollos y cepas (McCormick et al., 2008). Por esta razón las hojas de caña de azúcar en plantas jóvenes pueden realizar un 80% más de fotosíntesis que una planta de diez meses de edad (Amaya et al., 1995). Por otro lado, la capacidad de sintetizar la sacarosa está regulada de forma negativa por la concentración foliar de hexosas como la gluco-

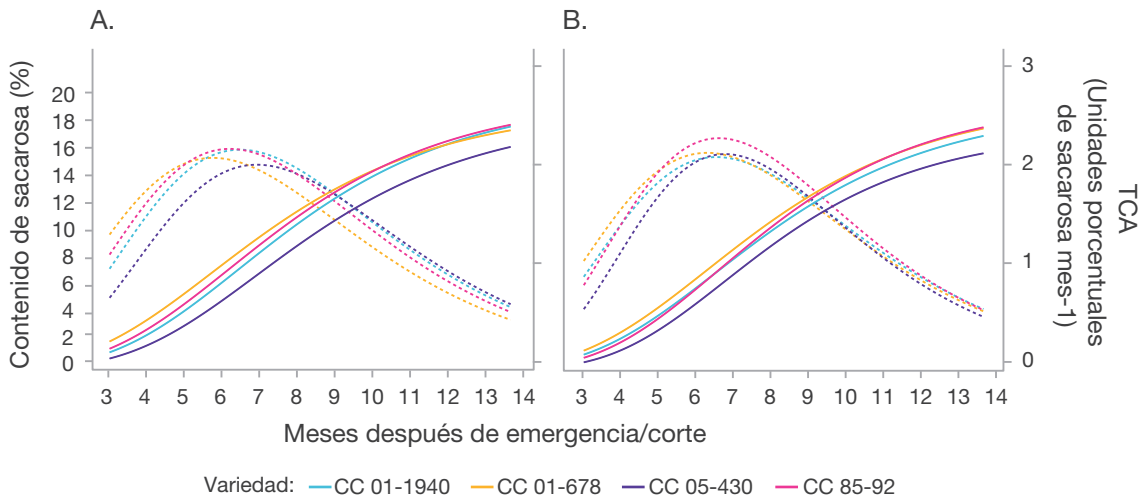

Figura 19. Dinámica temporal de la ganancia del contenido de sacarosa % caña en plantilla (A) y primera soca (B), para cuatro variedades cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden a modelos de crecimiento Gompertz obtenidos de seis repeticiones. TCA: Tasa de crecimiento absoluta.

sa, que actúan como señalizadores moleculares para regular la expresión de enzimas relacionadas con la síntesis y el transporte de sacarosa, así como con la fotosíntesis (McCormick et al., 2006). En este sentido, a medida que un entrenudo aumenta su contenido de sacarosa disminuye el desempeño fisiológico de sus hojas cercanas, en términos de capacidad fotosintética (fuente), razón por la cual las hojas inician su proceso de senescencia (McCormick et al., 2008).

Lo anterior explica por qué las mayores tasas absolutas de acumulación de sacarosa se dan entre los 6–8 MDE (**Figura 19**). Durante este periodo los entrenudos basales actúan fuertemente como órgano demanda debido a sus bajos contenidos de sacarosa. Este comportamiento se observa hasta los 8 MDE, cuando los entrenudos pueden alcanzar contenidos cercanos al 14%. A partir de este momento son bajas las nuevas ganancias de sacarosa en los entrenudos basales, y pueden estar entre 4–8 unidades porcentuales (**Figura 20**). Estas bajas ganancias pueden explicarse de forma simple y coloquial usando el concepto de envase vacío vs. envase lleno. Así, cuando los entrenudos presentan baja sacarosa (envase vacío) su llenado es rápido y continuo, y cuando los entrenudos se hacen maduros (envase lleno) su llenado es lento. Después de los 8 MDE las estructuras demanda cambian en el espacio, y los entrenudos nuevos empiezan a acumular sacarosa muy rápidamente, lo cual, paradójicamente, contrasta con su baja tasa de aparición.

Los mayores contenidos de sacarosa se observan en los entrenudos cercanos a la base del tallo, y disminuyen de forma progresiva a medida que aumenta esta distancia (Inman-Bamber et al., 2002). La uniformidad en el contenido de sacarosa a través del tallo es un indicador de madurez y puede ser estimado por medio del índice de maduración (IM). Algunas variedades como CC 01-678 (**Figuras 20A y 20C**) presentan valores similares de sacarosa en los entrenudos basales y distales luego de 11 MDE (IM = 0.85-0.9). Esta característica de buena maduración natural puede estar atribuida a un bajo gasto energético de la planta en el desarrollo estructural de tejidos como hojas y tallos. Desde el punto de vista del manejo agronómico, variedades con esta característica muestran baja respuesta a los esquemas de maduración química tradicionales, por lo cual estos materiales genéticos pueden ser una buena alternativa para zonas con restricciones en la aplicación de madurantes, o para sistemas orgánicos, además de ser utilizados para cosechas tempranas (11 MDE), dado que sus contenidos de sacarosa a bajas edades están muy cerca de su punto máximo.

En contraste, se encuentran las variedades de alta producción de biomasa como CC 05-430 (**Figuras 20B y 20D**), en la que se observan diferencias importantes en el contenido de sacarosa de los entrenudos basales y apicales (IM = 0.5-0.7). En consecuencia, este tipo de genotipos muestran una buena respuesta a la maduración química, pues se requiere mejorar el balance entre carbohidratos de acumulación (sacarosa) y carbohidratos estructurales (TCH) para aumentar la partición de asimilados hacia la acumulación de sacarosa. La cosecha temprana en este tipo de variedades podría traducirse en la fábrica en bajos rendimientos de sacarosa. Una cosecha de este tipo de variedades a los 11 MDE podría representar pérdidas teóricas de hasta 6 t sacarosa/ ha comparado con un escenario de cosecha a los 13.5 MDE.

Hemos visto, a grandes rasgos, los diferentes eventos fisiológicos relacionados con la definición de cada uno de los componentes de la productividad de la caña de azúcar. Esta información tiene gran relevancia para ajustar los planes de manejo agronómico de acuerdo con la fisiología de la variedad. Se plantearon, además, algunos conceptos teóricos que pueden ser la base para explorar nuevas prácticas de manejo como el uso de bioestimulantes, esquemas de nutrición mineral, maduración química, riego y drenaje, buscando siempre el mejoramiento continuo de los indicadores de producción de biomasa y sacarosa.

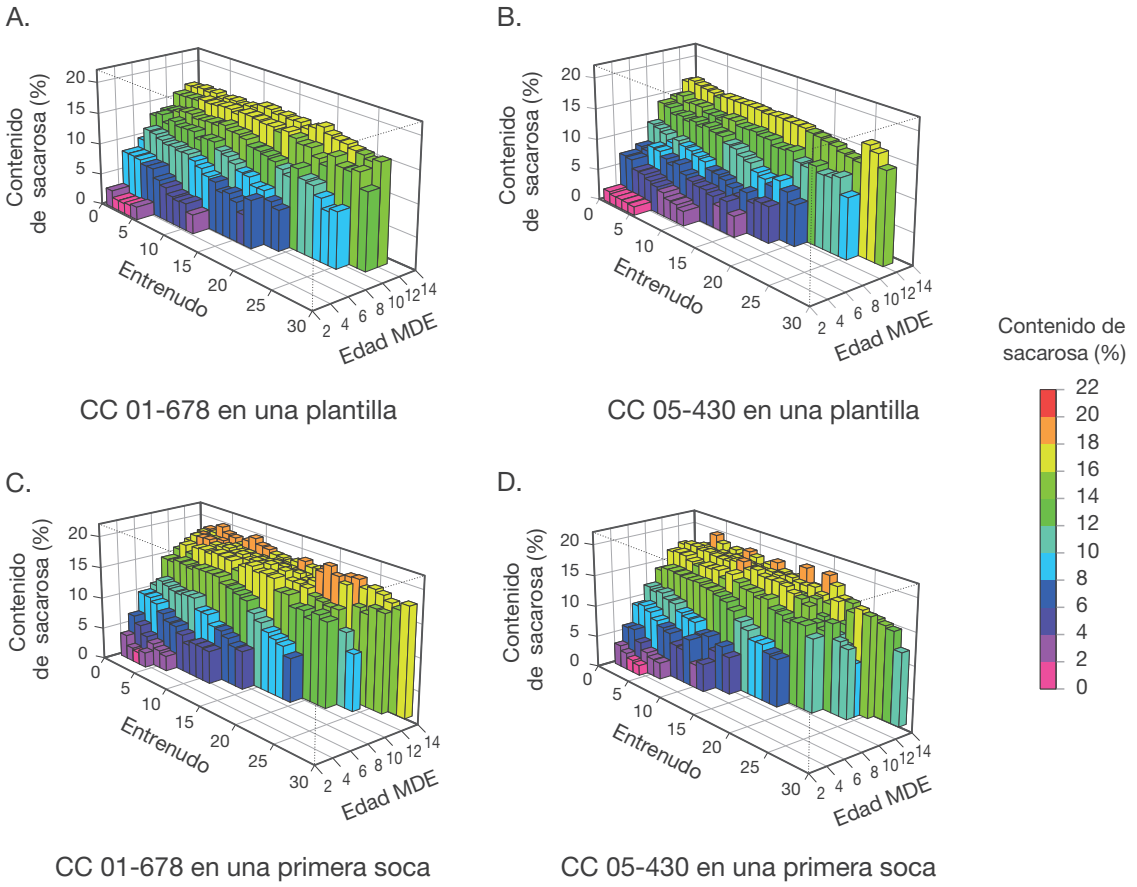

Figura 20. Dinámica espacio-temporal de la acumulación de sacarosa para las variedades CC 01-678 en una plantilla (A), CC 05-430 en una plantilla (B), CC 01-678 en una primera soca (C) y CC 05-430 en una primera soca (D), cultivadas en el mega-ambiente seco-semiseco, zonas agroecológicas 11H1 y 23H1.

Los datos mostrados corresponden al promedio de seis repeticiones. MDE: Meses después de la emergencia o cosecha. Los entrenudos número uno (1) y treinta (30) corresponden al entrenudo basal y apical del tallo, respectivamente.

Referencias

Alvarado-Sanabria O. H., Garcés-Varón G. A. y Restrepo-Díaz, H. (2017). The effects of night-time temperatures on physiological and biochemical traits in rice. Not. Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca 45, pp. 157–163. doi:10.15835/nbha45110627.

Amaya A., Cock J., Hernández A. y Irvine J. (1995). Biología, en El Cultivo de la Caña en la Zona Azucarera de Colombia, eds. C. D. C., T. A. y I. E. C.H (Cali, Colombia: Cenicaña), pp. 31w2. Available at: https://www.cenicana.org/pdf_privado/documentos_no_seriados/libro_el_cultivo_cana/libro_p3-394.pdf [Accessed June 11, 2021].

Anitha R., Christy P., Mary N. y Purushothaman R. S. (2016). Biometric and physiological characteristics of sugarcane ratoon under waterlogging condition. Plant Arch. 16, pp. 105–109. Available at: http://www.plantarchives.org/PDF 16 - 1/105-109 (PA3-3181).pdf [Accessed May 5, 2022].

Azcón Bieto J. y Talón M. (2013). Fundamentos de fisiología vegetal. 2ª ed. Madrid: McGraw-Hill.

Bell M. J. y Garside, A. L. (2005). Shoot and stalk dynamics and the yield of sugarcane crops in tropical and subtropical Queensland, Australia. F. Crop. Res. 92, pp. 231–248. doi:10.1016/j.fcr.2005.01.032.

Bonnett G. D. (2013). Developmental Stages (Phenology). Sugarcane Physiol. Biochem. Funct. Biol., pp. 35–53. doi:10.1002/9781118771280.CH3.

Boyer J. S. (1995). Biochemical and biophysical aspects of water deficits and the predisposition to disease. Annu. Rev. Phytopathol. 33, pp. 251–274. doi:10.1146/annurev.py.33.090195.001343.

Caruso P., Baldoni E., Mattana M., Pietro Paolo D., Genga A., Coraggio I. et al. (2012). Ectopic expression of a rice transcription factor, Mybleu, enhances tolerance of transgenic plants of Carrizo citrange to low oxygen stress. Plant Cell, Tissue Organ Cult. 109, pp. 327–339. doi:10.1007/s11240-011-0098-1.

Casierra-Posada F., Barreto V. E. y Fonseca O. L. (2004). Crecimiento de frutos y ramas de duraznero (Prunus persica L. Batsch, cv. Conservero) en los altiplanos colombianos. Agron. Colomb. 22, 40–45.

Casierra-Posada F., Hernández D. I., Lüdders P. y Ebert G. (2003). Crecimiento de frutos y ramas de manzano Anna (Malus domestica Borkh.) cultivado en los altiplanos colombianos. Agron. Colomb. 21, pp. 69–74.

Castro M. (2008). Cana: seca reduzirá 6,3% da safra - Geral - Estadão. Estadao. Available at: https://www.estadao.com.br/noticias/geral,cana-seca-reduzira-6-3-da-safra,117410 [Accessed May 2, 2022].

Cattani D. J. y Struik P. C. (2001). Tillering, internode development, and dry matter partitioning in creeping bentgrass. Crop Sci. 41, pp. 111–118. doi:10.2135/cropsci2001.411111x.

Cavalcanti J. (2010). Cana sob estiagem. D. Pernambuco. [Accessed May 2, 2022].

Cock J. H., Amaya A., BohÓrquez C. y Munchmeyer B. (1997). Simulation of production potential of self-defoliating sugarcane cultivars. F. Crop. Res. 54, pp. 1–8. doi:10.1016/S0378-4290(96)01019-2.

Djanaguiraman M., Perumal R., Jagadish S. V. K., Ciampitti I. A., Welti R., y Prasad, P. V. V. (2018). Sensitivity of sorghum pollen and pistil to high- temperature stress. Plant. Cell Environ. 41, pp. 1065–1082. doi:10.1111/pce.13089.

Ebrahim M. K., Zingsheim O., El-Shourbagy M. N., Moore P. H. y Komor E. (1998). Growth and sugar storage in sugarcane grown at temperatures below and above optimum. J. Plant Physiol. 153, pp. 593–602. doi:10.1016/S0176-1617(98)80209-5.

Gardner F. P., Pearce R. B. y Mitchell R. L. (2017). Physiology of crop plants. 2nd ed. Scientific Publishers.

Gilbert R. A., Rainbolt C. R., Morris D. R. y Bennett A. C. (2007). Morphological responses of sugarcane to long-term flooding. Agron. J. 99, pp. 1622–1628. doi:10.2134/agronj2007.0085.

Glaz B. y Lingle S. E. (2012). Flood duration and time of flood onset effects on recently planted sugarcane. Agron. J. 104, pp. 575–583. doi:10.2134/agronj2011.0351.

Gómez C., Buitrago C., Cante M. y Huertas B. (1999). Ecofisiología de papa (Solanum tuberosum) utilizada para cultivo fresco y para la industria. Rev. Comalfi 26, pp. 42–55.

Gómez L. F. y Narváez J. L. (2017). Fisiología y Ecofisiología de la caña de azucar. Cali.

Hunt R. (1978). Plant growth analysis. First. London: Edward Arnold Publishers.

____ (1990). Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. First. Boston: Unwin Hyman.

____ (2017). Growth analysis, individual plants, en Encyclopedia of Applied Plant Sciences (Elsevier), pp. 421–429. doi:10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4.

Hunt R., Causton D. R., Shipley B. y Askew A. P. (2002). A modern tool for classical plant growth analysis. Ann. Bot. 90, pp. 485–8. doi:10.1093/aob/mcf214.

Inman-Bamber N., Muchow R. y Robertson, M. (2002). Dry matter partitioning of sugarcane in Australia and South Africa. F. Crop. Res. 76, pp. 71–84. doi:10.1016/S0378-4290(02)00044-8.

Inman-Bamber N. G., Bonnett G. D., Spillman M. F., Hewitt M. L. y Xu, J. (2009). Source - sink differences in genotypes and water regimes influencing sucrose accumulation in sugarcane stalks. Crop Pasture Sci. 60, 316 pp. doi:10.1071/CP08272.

Inman-Bamber N. G. y Smith D. M. (2005). Water relations in sugarcane and response to water deficits. F. Crop. Res. 92, pp. 185–202. doi:10.1016/j.fcr.2005.01.023.

Jane S. A., Fernandes F. A., Silva E. M., Muniz J. A., Fernandes T. J. y Pimentel G. V. (2020). Adjusting the growth curve of sugarcane varieties using nonlinear models. Ciência Rural 50. doi:10.1590/0103-8478cr20190408.

Karno (2007). Physiology of bud outgrowth in sugarcane. Available at: https://espace.library.uq.edu.au/view/UQ:135076 [Accessed April 23, 2022].

Larcher W. (2003). Environmental influences on growth and development, en Physiological Plant Ecology, pp. 297–343. doi:10.1007/978-3-662-05214-3_5.

Li X., Qian Q., Fu Z., Wang Y., Xiong G., Zeng D. et al. (2003). Control of tillering in rice. Nature 422, 618–621. doi:10.1038/nature01518.

Liu Y. Y., Li J., Liu S. C., Yu Q., Tong X. J., Zhu T. T. et al. (2020). Sugarcane leaf photosynthetic light responses and their difference between varieties under high temperature stress. Photosynthetica 58, pp. 1009–1018. doi:10.32615/ps.2020.038.

Matsuoka S. y Stolf R. (2012). Sugarcane tillering and ratooning: Key factors for a profitable cropping, en Sugarcane: production, cultivation and uses, pp. 137–158.

McCormick A. J., Cramer M. D. y Watt D. A. (2006). Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. New Phytol. 171, pp. 759–770. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01785.x.

McCormick A. J., Cramer M. D. y Watt D. A. (2008). Culm sucrose accumulation promotes physiological decline of mature leaves in ripening sugarcane. F. Crop. Res. 108, pp. 250–258. doi:10.1016/j.fcr.2008.06.004.

Medina S., Vicente R., Nieto-Taladriz M. T. Aparicio N., Chairi F., Vergara-DÍaz O. et al. (2019). The plant-transpiration response to vapor pressure deficit (VPD) in durum wheat is associated with differential yield performance and specific expression of genes involved in primary metabolism and water transport. Front. Plant Sci. 9, 1994 pp. doi:10.3389/fpls.2018.01994.

Moore P. H. y Botha F. C. (2013). Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology. Eds. P. H. Moore y F. C. Botha Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd. doi:10.1002/9781118771280.

Muchow R. C., Robertson M. J. and Wood A. W. (1996). Growth of sugarcane under high input conditions in tropical Australia. II. Sucrose accumulation and commercial yield. F. Crop. Res. 48, pp. 27–36. doi:10.1016/0378-4290(96)00042-1.

Muñoz C. A. U., y Villegas F. de J. T. (2020). Effects of meteorological variables on sugarcane ripening in the Cauca river valley, Colombia. Pesqui. Agropecuária Trop. 50, pp. 1–8. doi:10.1590/1983-40632020v5060815.

Palachai C. H., Songsri P. y Jongrungklang N. (2019). Comparison of yield components of sugarcane varieties grown under natural short- and long-term water-logged conditions in Thailand. SABRAO J. Breed. Genet. 51, pp. 80–92.

Pan J., Sharif R., Xu X. y Chen X. (2021). Mechanisms of waterlogging tolerance in plants: research progress and prospects. Front. Plant Sci. 11, 2319. doi:10.3389/fpls.2020.627331.

Prasad P. V. V., Pisipati S. R., Ristic Z., Bukovnik U. y Fritz A. K. (2008). Impact of nighttime temperature on physiology and growth of spring wheat. Crop Sci. 48, pp. 2372–2380. doi:10.2135/cropsci2007.12.0717.

Quevedo-Amaya Y. M., Beltrán-Medina J. I., Hoyos-Cartagena J. Á., Calderón-Carvajal J. E. y and Barragán-Quijano, E. (2020). Selection of sowing date and biofertilization as alternatives to improve the yield and profitability of the F68 rice variety. *Agron. Colomb.* 38, 61–72. doi:10.15446/agron.colomb.v38n1.79803.

Rivera-Mendes Y. D. y Romero H. M. (2017). Fitting of photosynthetic response curves to photosynthetically active radiation in oil palm. Agron. Colomb. 35, pp. 323–329. doi:10.15446/agron.colomb.v35n3.63119.

Sage R. F., Peixoto M. M. y Sage, T. L. (2013). Photosynthesis in sugarcane, en *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology* (John Wiley & Sons Ltd), pp. 121–154. doi:10.1002/9781118771280.ch6.

Santos, F., and Diola, V. (2015). “Physiology,” in *Sugarcane* (Elsevier), 13–33. doi:10.1016/B978-0-12-802239-9.00002-5.

Schwerz F., Medeiros S. L. P., Elli E. F., Eloy E., Sgarbossa J. y Caron B. O. (2018). Plant growth, radiation use efficiency and yield of sugarcane cultivated in agroforestry systems: An alternative for threatened ecosystems. An. Acad. Bras. Cienc. 90, pp. 3265–3283. doi:10.1590/0001-3765201820160806.

Schymanski S. J. y Or D. (2015). Wind effects on leaf transpiration challenge the concept of potential evaporation. Proc. Int. Assoc. Hydrol. Sci. 371, pp. 99–107. doi:10.5194/piahs-371-99-2015.

Sharma K. K. y Vadez V. (2017). Effect of vapour pressure deficit on sugarcane transpiration efficiency in a drying soil. En InterDrought-V (Hyderabad, India). Available at: http://oar.icrisat.org/10705/1/214.pdf [Accessed May 10, 2022].

Silva M. D. A., Silva J. A. G. da, Enciso J., Sharma V. y Jifon J. (2008). Yield components as indicators of drought tolerance of sugarcane. Sci. Agric. 65, pp. 620–627. doi:10.1590/S0103-90162008000600008.

Singh S., Singh S. P., Pathak A. D. y Pandey, N. (2019). Assessment of waterlogging induced physio-biochemical changes in sugarcane varieties and its association with waterlogging tolerance. J. Environ. Biol. 40, pp. 384–392. doi:10.22438/jeb/40/3/MRN-898.

Steed G., RamÍrez D. C., Hannah M. A. y Webb A. A. R. (2021). Chronoculture, harnessing the circadian clock to improve crop yield and sustainability. Science (80-.), 372 pp. doi:10.1126/science.abc9141.

Sunoj V. S. J., Prasad P. V. V., Ciampitti I. A. y Maswada H. F. (2020). Narrowing diurnal temperature amplitude alters carbon tradeoff and reduces growth in C4 crop sorghum. Front. Plant Sci. 11, 1262 pp. doi:10.3389/fpls.2020.01262.

Tekalign T. y Hammes P. S. (2005). Growth and productivity of potato as influenced by cultivar and reproductive growth: II. Growth analysis, tuber yield and quality. Sci. Hortic. (Amsterdam). 105, pp. 29–44. doi:10.1016/j.scienta.2005.01.021.

Uehara N., Sasaki H., Aoki N. y Ohsugi R. (2009). Effects of the temperature lowered in the daytime and night-time on sugar accumulation in sugarcane. Plant Prod. Sci. 12, pp. 420–427. doi:10.1626/pps.12.420.

Uys L., Botha F. C., Hofmeyr J.-H. S. y Rohwer J. M. (2007). Kinetic model of sucrose accumulation in maturing sugarcane culm tissue. Phytochemistry 68, pp. 2375–2392. doi:10.1016/j.phytochem.2007.04.023.

Van Heerden P. D. R., Eggleston G. y Donaldson R. A. (2013). Ripening and postharvest deterioration. En Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology (Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd), pp. 55–84. doi:10.1002/9781118771280.ch4.

Yang M. y Jiao Y. (2016). Regulation of axillary meristem initiation by transcription factors and plant hormones. Front. Plant Sci. 7, 183 pp. doi:10.3389/FPLS.2016.00183/BIBTEX.

Zhang Y.-B., Yang S.-L., Dao J.-M., Deng J., Shahzad A. N., Fan X. et al. (2020). Drought-induced alterations in photosynthetic, ultrastructural and biochemical traits of contrasting sugarcane genotypes. PLoS One 15, e0235845. doi:10.1371/journal.pone.0235845.

Zhou W., Chen F., Meng Y., Chandrasekaran U., Luo X., Yang W. et al. (2020). Plant waterlogging/flooding stress responses: From seed germination to maturation. Plant Physiol. Biochem. 148, pp. 228–236. doi:10.1016/j.plaphy.2020.01.020.

Símbolos y abreviaturas

CC: Cenicaña Colombia

DPV: déficit de presión de vapor de la atmósfera

E: transpiración

g_s: conductancia estomática

IAF: índice de área foliar

IAFc: índice de área foliar crítico

IM: índice de maduración

iPAR: intercepción de la radiación fotosintéticamente activa

k: coeficiente de extinción de la luz

LCB: balance de carbono foliar

MDE: meses después de emergencia o corte

PAR: radiación fotosintéticamente activa

PAR_{90}: radiación fotosintéticamente activa necesaria para alcanzar el 90% de la fotosíntesis neta

P_n: fotosíntesis neta

$P_{n2300;}$ fotosíntesis neta máxima conseguible en la tierra

PCL: punto de compensación de luz

PSL: punto de saturación de luz

R_d: respiración oscura

TCH: toneladas de caña por hectárea

ε: rendimiento cuántico de la fotosíntesis

LOS AUTORES

Yeison Mauricio Quevedo Amaya

Ingeniero agrónomo con maestría en ciencias agrarias – fisiología de cultivos. Egresado en el 2013 de la Universidad del Tolima, y en el 2020 de la Universidad Nacional de Colombia – sede Bogotá. En el año 2012 realizó su trabajo de grado en fisiología de semillas de algodón en el Centro de Investigación Nataima de Agrosavia. Entre los años 2013 – 2020 trabajó como profesional de apoyo a la investigación en el Centro de Investigación Nataima de Agrosavia donde su foco de trabajo fue la investigación en mejoramiento genético y fisiología de cultivos semestrales como maíz, algodón, arroz y perennes como cacao. Siendo primer autor y coautor de diversos trabajos publicados en revistas indexadas. Entre los años 2017 al 2019 llevó a cabo su tesis de maestría que tuvo como objetivo dilucidar los efectos y respuestas morfológicas, fisiológicas y bioquímicas del algodón al estrés por déficit hídrico. En el año 2020 se vinculó al programa de agronomía del Centro de Investigación de la caña de azúcar de Colombia (Cenicaña) como fisiólogo. Allí es investigador principal y asociado de proyectos de investigación que apuntan al conocimiento del funcionamiento fisiológico del cultivo de caña, con el objetivo de formular y evaluar prácticas de manejo que conduzcan a mejorar la productividad, rentabilidad o generar nuevos materiales genéticos. Actualmente es el coordinador del área de investigación en Fisiología vegetal y Maduración del programa de agronomía de Cenicaña.

Aura Mercedes Cepeda Quevedo

Ingeniera Agrónoma y candidata a la maestría en Ciencias Agrarias – Fisiología de cultivos, egresada en el 2017 de la Universidad Nacional de Colombia – sede Palmira. Realizó su pasantía profesional en Cenicaña y se vinculó al programa de agronomía como profesional en el año 2019, integrándose al área de fisiología vegetal. En la actualidad, desarrolla y colabora en investigación agrícola, específicamente en el estudio del estrés abiótico y la ecofisiología, con el objetivo de desarrollar prácticas agronómicas efectivas y sostenibles frente a la variabilidad climática en el cultivo de la caña de azúcar.

Miguel Angel López Murcia

Ingeniero agrónomo con maestría en ciencias agrarias – fisiología de cultivos y doctorado en agronomía con énfasis en Fisiología y mejoramiento de cultivos. Egresado en el 2006 de la Universidad Nacional de Colombia – sede Bogotá. Allí llevó a cabo su trabajo de grado en bioestimulación microbiana en el cultivo de arveja. Posteriormente ingresó a la maestría en fisiología de cultivos donde se enfocó en el modelamiento matemático del crecimiento de cultivos ornamentales, y para el año 2019 obtuvo el título de doctor por la universidad de Purdue en Indiana – Estados Unidos. Durante su doctorado se enfocó en la identificación de marcadores moleculares asociados a parámetros fisiológicos relacionados con la fotosíntesis del cultivo de soja. Ha sido profesor de fertilización, fisiología vegetal y de cultivos de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá y de la Universidad de Ciencias Ambientales y Aplicadas (UDCA). Estuvo vinculado al centro de investigación de la caña de azúcar de Colombia (Cenicaña) entre el 2012 y 2016 donde se desempeñó como Fisiólogo, enfocado en la investigación de la formación de componentes de la productividad del cultivo de caña y su relación con la fotosíntesis. Posteriormente, ocupó el cargo de director del programa de agronomía de Cenicaña, donde lideró el equipo de agronomía para contribuir a través de la investigación participativa, básica y aplicada, en el incremento de la productividad, rentabilidad y sostenibilidad de la agroindustria de la caña.

Fisiología aplicada
a la producción de
la caña de azúcar
en Colombia

www.cenicana.org