

Recientes aplicaciones de la fluorescencia de la clorofila en los cultivos vegetales

Recent Applications of Chlorophyll Fluorescence in Vegetable Crops

EPISTEMUS

ISSN: 2007-8196 (electrónico)

Adalberto Benavides-Mendoza¹
Nazario Francisco-Francisco²

Recibido: 10 / 12 / 2022

Aceptado: 09 / 01 / 2023

Publicado: 27 / 01 / 2023

DOI: <https://doi.org/10.36790/epistemus.v16i33.285>

Autor de Correspondencia:

Nazario Francisco-Francisco

Correo: nazariof.francisco@uttehuacan.edu.mx

Resumen

La producción de los cultivos agrícolas ante el cambio climático es un tema de interés actual. En años recientes se han observado los efectos negativos de los factores bióticos y abióticos en su productividad. En este sentido, el esclarecimiento de los mecanismos de tolerancia que emplean las plantas hacia los diversos factores de estrés debe perfilarse como estrategia para generar cultivares y sistemas de producción resilientes. La medición de la fluorescencia de la clorofila es una forma rápida y no destructiva de entender la sensibilidad de las plantas a los diversos factores. El presente artículo de revisión, conjunta información científica, en torno a los efectos de los factores abióticos y bióticos cambiantes que actualmente se registran en la fluorescencia de la clorofila de las plantas cultivadas. Se analiza la utilidad de los parámetros de fluorescencia como indicadores de los mecanismos de adaptación y las tendencias futuras de su uso.

Palabras clave: clorofila a, cambio climático, fitopatógenos.

Abstract

The production of agricultural crops facing climate change is a topic of current interest. In recent years, the negative effects of biotic and abiotic factors on its productivity have been observed. In this sense, the clarification of the tolerance mechanisms that plants use towards the various stress factors should be outlined as a strategy to generate cultivars and resilient production systems. The measurement of chlorophyll fluorescence is a fast and non-destructive way to understand the sensitivity of plants to various factors. This article reviews jointly scientific information about the effects of changing abiotic and biotic factors that are currently reported on the chlorophyll fluorescence of vegetable crops. The utility of fluorescence parameters as indicators of adaptation mechanisms and future trends in their use are analyzed.

Keywords: chlorophyll a, climate change, phytopathogens.

¹ PhD, Departamento de Horticultura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923, Saltillo 25315, Coahuila, México. ORCID 0000-0002-2729-4315 Correo electrónico: abenmen@gmail.com

² Dr. en Ciencias, Departamento de Agricultura Sustentable y Protegida, Universidad Tecnológica de Tehuacán, prolongación de la 1 sur No. 1101, San Pablo Tepetzingo, Tehuacán, Puebla. México. ORCID 0000-0001-5367-1631. Correo electrónico: nazariof.francisco@uttehuacan.edu.mx

INTRODUCCIÓN

La actividad fotosintética que mantiene el flujo energético de la biosfera ha sido motivo de muchos estudios. Algunas se basan en la medición de la eficiencia fotoquímica con la cual los organismos fotosintéticos capturan la energía de la radiación electromagnética y la transforman en energía bioquímica almacenada y utilizada por las células [1]. Dichas mediciones se obtienen con equipos denominados fluorómetros los cuales miden la fluorescencia de la clorofila en hojas individuales o en las plantas enteras [2]. Los fluorómetros son equipos diseñados para la emisión y detección de longitudes de onda de radiación que son absorbidas y reemitidas por los pigmentos de los organismos que llevan a cabo fotosíntesis oxigénica; tales como cianobacterias, algas, y plantas vasculares [3]. Con el análisis de las características de la radiación reemitida por los pigmentos fotosintéticos puede determinarse la Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR); la disminución en la EUR generalmente ocurre por un estado de estrés. El estrés causa daño oxidativo en las membranas de los cloroplastos [4], lo cual causa cambios en las características de la radiación reemitida por los pigmentos fotosintéticos. Estos cambios son detectados por el fluorómetro.

Los ajustes en el aparato fotoquímico son resultado de los cambios ambientales y pueden ser cuantificados con los fluorómetros desde etapas muy tempranas del estrés. Por lo tanto, es posible monitorear el proceso y conocer su tendencia en el tiempo. Se ha demostrado con éxito que mediante la medición de la fluorescencia de la clorofila es posible determinar los niveles de estrés por déficit hídrico en las plantas [5],[6], por temperaturas extremas [7], por salinidad [8], la toxicidad por metales [9], e incluso afectaciones por factores bióticos [10].

No obstante, siguen siendo escasos los reportes que explican los usos y alcances de las lecturas en los fluorómetros para el estudio e interpretación del estrés en los cultivos agrícolas afectados por el cambio climático. La presente revisión tiene como propósito mostrar los parámetros de fluorescencia que se registran durante el estrés ocasionado por los factores bióticos y abióticos en las plantas cultivadas.

¿Qué es la fluorescencia?

Como sabemos, la fotosíntesis de las plantas terrestres es un proceso que se realiza en los cloroplastos. Las membranas de los cloroplastos contienen clorofilas y carotenoides que son los pigmentos responsables de absorber la radiación electromagnética que llamamos luz. Los pigmentos se asocian con proteínas especializadas y forman estructuras llamadas "antenas" y "centros de reacción", que se encuentran en complejos supramoleculares denominados fotosistemas I y II (FI y FII en la figura 1). Las antenas son complejos de pigmentos clorofílicos y carotenoides organizados espacialmente por proteínas llamadas Complejos Cosechadores de Luz de los fotosistemas (CCLI y CCLII en la figura 1) que absorben radiación de longitud de onda entre 400 y 700 nm. La actividad fotosintética comienza con la captura de la energía lumínica por las antenas y la transferencia de la energía a los centros de reacción de los fotosistemas I y II. En condiciones de baja luminosidad y en ausencia de estrés, el proceso fotoquímico ocurre con alta eficiencia. Sin embargo, bajo alta intensidad lumínica o bajo condición de estrés el proceso se vuelve menos efi-

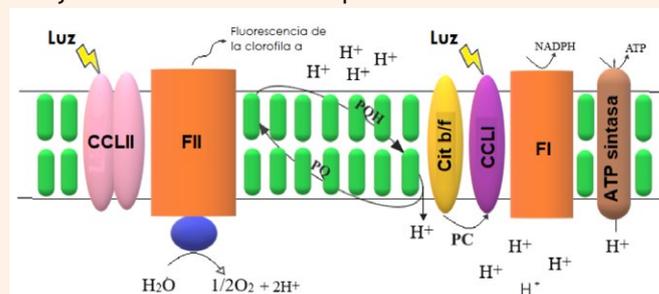


Figura 1. Esquema simplificado del proceso de transporte de electrones que sucede en la membrana tilacoidal de las plantas. FII: Fotosistema II, CCLII: Complejo Cosechador de Luz II, Cit b/f: Citocromo del tipo b y f, FI: Fotosistema I, CCLI: Complejo Cosechador de Luz I, PC: Plastocianina, PQ: Plastoquinona, ATP: Adenosin Trifosfato, NADP: Nicotinamida Adenina Dinucleótido Fosfato (P). La adición del ión H⁺ simboliza la reducción de las moléculas. Modificado de Baker y Rosenqvist [11].





Cuando los fotones son absorbidos por las antenas de los CCL, cada fotón deja de existir como tal y se transforma en una cuasipartícula denominada excitón. Un excitón ocurre cuando la energía del fotón se transforma en un estado energizado transitorio de los electrones de una molécula. Los excitones son de vida muy corta y deben de ser transferidos rápidamente a los centros de reacción P680 y P700 del FII y FI (figura 2). En los centros de reacción la energía contenida en el excitón es transformada en energía contenida en los enlaces de una molécula reducida; es decir, pasa de ser un fenómeno físico transitorio (excitón) a adoptar una forma bioquímica estable en un compuesto de tipo quinona (PQ en la figura 1). Durante la transferencia de electrones entre los fotosistemas, la quinona reducida transfiere su electrón a través del complejo de citocromos b y f y al fotosistema I para generar la Nicotinamida Adenina Dinucleotido Fosfato reducida (NADPH) utilizado en la reducción de CO₂ [11]. Como bien sabemos, el ATP (Adenosín Trifosfato) se obtiene de la operación de la ATP sintasa que usa el gradiente de concentración de protones entre el lumen del tilacoide y el estroma del cloroplasto para transformar el ADP (Adenosín Difosfato) en ATP (figura 1).

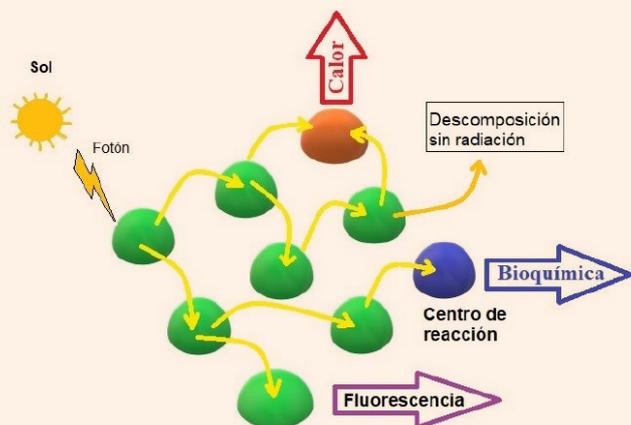


Figura 2. Flujo de la energía desde el momento en que son captados los fotones provenientes del sol, el paso a través de las antenas, y las posibles vías de desexcitación. La vía bioquímica se refiere a los procesos tales como la reducción del NADP, el ciclo de Calvin, la respiración, entre otros.

¿Pero qué pasa si los excitones no son transferidos rápidamente a los centros de reacción? Esta situación ocurre en condiciones de alta luminosidad o en presencia de estrés. Lo que ocurre en estos casos es que, los excitones se transforman nuevamente en fotones de longitud de onda mayor a la del fotón original y son reemitidos por el aparato fotoquímico. La transformación de los excitones en fotones puede producir radiación térmica (calor) o lo que se llama fluorescencia, que se define como la emisión de radiación visible por parte de una sustancia que ha absorbido previamente radiación electromagnética de longitud de onda menor (figura 2).

Mientras mayor sea la magnitud de emisión de calor o fluorescencia por el aparato fotosintético menor será su eficiencia en transformar la energía de la luz en potencial reductor almacenado en una molécula. Por lo tanto, el uso de un fluorómetro puede indicarnos la eficiencia del proceso fotoquímico y el impacto que las diferentes condiciones ambientales tienen sobre la eficiencia.

Los fluorómetros de reciente generación, son equipos portátiles que cuentan con adaptadores herméticos de un diámetro inferior a 1 pulgada. Estos adaptadores son colocados al aparato foliar para su adaptación a la obscuridad. Cuando células vegetales adaptadas a la obscuridad son irradiadas, la fluorescencia de la clorofila a muestra una compleja cinética de inducción llamada curva de Kautsky. Dicha curva se caracteriza por una serie de inflexiones en la tasa de ascenso en el nivel de fluorescencia llamado la transiente OJIP; cada letra denota una inflexión distinta en la curva de inducción [12]. La inducción de la fluorescencia de la clorofila a es registrada por los fluorómetros al momento en que se aplica radiación electromagnética de excitación mediante pulsos a una frecuencia determinada. Cuando los fluorómetros aplican una densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) menor a 0.1 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, se registra un mínimo rendimiento de la fluorescencia de la clorofila (F_0). En este momento todos los centros de reacción se encuentran completamente oxidados. Cuando al mismo tejido se le aplica un corto pulso de luz actínica de muy alta DFFF ($>6000 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), se genera un máximo nivel de fluorescencia (F_m) por la reducción completa de los centros de reacción. La diferencia entre F_m y F_0 se denomina fluorescencia máxima variable (F_v).

De aquí puede estimarse el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) [13]. Este parámetro representa la eficiencia máxima al cual la radiación absorbida por los pigmentos antena del fotosistema II es convertido a energía química.

Cuando el tejido foliar se adapta a un período de luz, el aparato fotoquímico pasa gradualmente del estado adaptado a la obscuridad, al estado adaptado a la luz. En la cinética de inducción de la fluorescencia podrá observarse que existe un punto de estabilización (F_s) denominado estado estable (figura 3). La aplicación del pulso de radiación saturante permitirá observar el rendimiento máximo de la fluorescencia de la clorofila en el estado adaptado a la luz (F_m'). A la diferencia entre F_m' y F_s se le denomina F_q' . Con este parámetro puede estimarse el rendimiento cuántico efectivo (F_q'/F_m'). La F_q'/F_m' es ampliamente usado para estimar la tasa de transporte de electrones (ETR) [13].

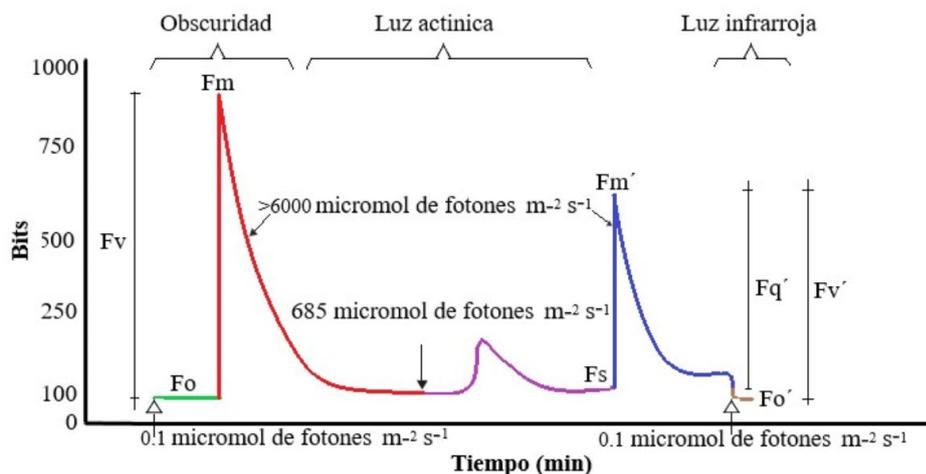
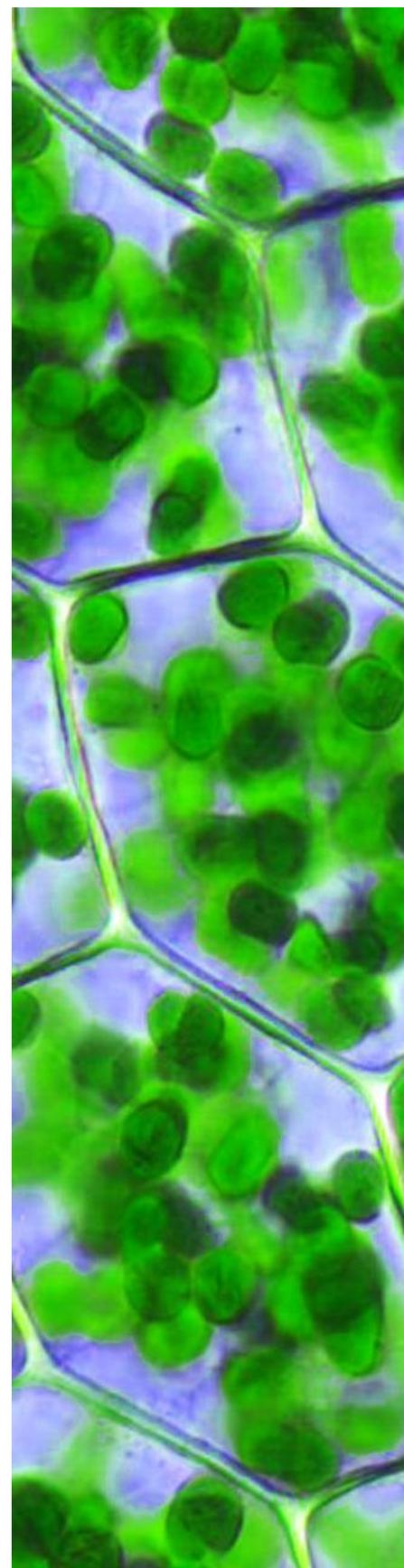


Figura 3. Cinética de inducción de la fluorescencia de la clorofila 'a' que se obtiene con los fluorómetros comerciales. F_o : Fluorescencia mínima adaptada a la obscuridad; F_m : Fluorescencia máxima adaptada a la obscuridad; F_v : Fluorescencia variable; F_s : Estado estable adaptado a la luz; F_m' : Fluorescencia máxima adaptada a la luz; F_o' : Fluorescencia mínima adaptada a la luz; F_v' : Fluorescencia variable adaptada a la luz. Modificado de Rohacek, [13].

Los parámetros que se obtienen de ambas condiciones de adaptación se usan ampliamente para estimar otros parámetros de fluorescencia importantes, estos son: la eficiencia máxima del fotosistema II dada una condición de luz (F_v'/F_m') y los declives en el rendimiento cuántico debidas a procesos fotoquímicos (q_P) y no fotoquímicos (q_N o NPQ). La F_v'/F_m' se obtiene considerando un mínimo nivel de fluorescencia (F_o') cuando los centros del fotosistema II están altamente oxidados dada una condición de luz. La F_o' puede calcularse u obtenerse aplicando luz rojo lejano débil en ausencia de luz actínica [11]. Un resumen de los parámetros que se obtienen mediante el proceso fotoquímico se presenta en la Tabla 1.

Tabla 1. Parámetros de uso común en la detección del estrés biótico y abiótico. Para más detalles puede revisarse Rohacek [13].

Parámetros de la fluorescencia de la clorofila.	Siglas	Fórmula
Rendimiento cuántico máximo del PSII	F_v/F_m	$(F_m - F_o)/F_m$
Rendimiento cuántico efectivo del PSII	F_q'/F_m'	$(F_m' - F_s)/F_m'$
Declive fotoquímico	q_P	$(F_m' - F_s)/(F_m' - F_o)$
Declive no fotoquímico	NPQ	$(F_m - F_m')/(F_m - F_o)$





Aplicación de los parámetros de fluorescencia en las plantas cultivadas

El estrés hídrico es el factor abiótico limitante más estudiado en la productividad de los cultivos y el cambio climático global está aumentando la frecuencia de las condiciones de estrés hídrico. El estrés hídrico ha sido asociado con una disminución en varios procesos bioquímicos tales como: la tasa fotosintética, absorción iónica, respiración, metabolismo del carbono y disminución en el crecimiento de las plantas [14]; la afectación en el crecimiento de las plantas expuestas al estrés hídrico es continuo y se encuentra estrechamente ligada a futuros rendimientos del cultivo [15]. La medición de los parámetros de fluorescencia en las plantas sometidas a estrés hídrico ha facilitado información valiosa para determinar los límites de resistencia de los cultivos a este factor limitante. Entre los parámetros estudiados, se ha encontrado que el rendimiento cuántico efectivo, el declive fotoquímico (qP), y el coeficiente de declive fotoquímico disminuyen, mientras que los parámetros no fotoquímicos (NPQ) tienden a aumentar; en plántulas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) sometidas a estrés por sequía, el contenido de osmoreguladores como la prolina aumenta significativamente [16]. Yang y colaboradores, encontraron que el incremento en el parámetro NPQ registrado en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) sometidas a condiciones de estrés hídrico se debe a un mecanismo fotoprotectivo [17], mientras que la disminución en el rendimiento cuántico efectivo ocasionado por este factor ha sido relacionado a un daño en las membranas tilacoidales o los centros de reacción [18]. Como una consecuencia del cambio climático global, la frecuencia, la intensidad y duración de la sequía está en aumento y actualmente se encuentra en niveles alarmantes. Si bien se han logrado avances significativos en el entendimiento de las respuestas de algunas plantas cultivadas a este factor, se requieren más estudios de los parámetros de fluores-

cencia que den indicios de la adaptación de las plantas al estrés hídrico.

La salinidad es otro de los factores abióticos más limitantes de la productividad. Muchos cultivos son sensibles a la alta concentración de sales en el suelo. Los efectos adversos de la salinidad son el resultado de una compleja interacción entre los procesos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos; involucrados en la germinación de las semillas, crecimiento vegetal y la toma de nutrientes [19]. Los ensayos de fluorescencia de la clorofila en las plantas sometidas a la salinidad han mostrado que el transporte de electrones es el parámetro más sensible, lo que indica la inactivación de los centros de reacción del fotosistema II. Una disminución en el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) del FII en respuesta a la sal fue reportado para *Portulaca oleracea*, una planta suculenta que se ha usado en la medicina popular [20], y en cultivos que se siembran a campo abierto como el maíz [21]. Los parámetros de fluorescencia han facilitado una rápida y precisa medición del nivel de tolerancia al estrés por salinidad de ocho genotipos de cebada [22]; lo que sin duda favorece la planeación en la plantación de los cultivos en zonas con este problema. El parámetro (F_v'/F_m') también registra sensibilidad en las plantas de trigo afectadas por salinidad [23], sin embargo, son escasos los estudios que analizan el comportamiento de este parámetro. Los parámetros de la fluorescencia de la clorofila se usan actualmente como herramienta base para seleccionar especies ornamentales para paisajes áridos [24]. Más recientemente, con la técnica de la fluorescencia de la clorofila, se ha demostrado que la adición de nitrógeno a las plantas de avena en medio salino alivia los efectos negativos de la salinidad [25]. Lo anterior, muestra las utilidades de la medición de la fluorescencia de la clorofila como medio para determinar las respuestas instantáneas de las plantas para mitigar los efectos adversos de la salinidad; sin embargo, aún es incipiente la cantidad de plantas que se han estudiado con este propósito.

En concordancia con la salinidad, la presencia de metales pesados en los suelos agrícolas es otro de los factores que cada vez más afectan a los cultivos. Los suelos contaminados con metales pesados disminuyen la productividad agrícola, ya que los metales tóxicos entran en los tejidos de las plantas con los nutrientes desde el suelo; ocasionando una reducción en el área foliar y el crecimiento. Estos cambios se acompañan de la reducción en la respiración y la fotosíntesis [26]. Entre las estrategias para disminuir este problema, se ha practicado la fitorremediación; lo anterior se logra mediante el empleo de plantas con alta capacidad de absorción de metales pesados. Mediante la técnica de la fluorescencia de la clorofila se ha progresado en la selección correcta de las especies más resistentes a este factor. Por ejemplo, mediante el registro del rendimiento cuántico máximo en plantas de *Festuca arundinacea* se determinó que su tolerancia se encuentra en el rango de concentración 4 a 20 mg L⁻¹ de los metales Aluminio y Fluoruro [27], lo cual permite su selección como planta conservadora

de suelos. Dezhban y colaboradores, encontraron que la medición de la fluorescencia de la clorofila en la especie *Robinia pseudoacacia* como indicador a la tolerancia de los metales cadmio (Cd) y plomo (Pb) resulta efectiva en combinación con la medición del contenido de clorofila y prolina [28]. Las evidencias actuales muestran que la técnica de la fluorescencia de la clorofila en los estudios de fitoremediación es acertada y está facilitando la selección de especies más idóneas para la detoxificación de los suelos.

La temperatura es el factor más estudiado como resultado del calentamiento global. El empleo de la técnica de la fluorescencia de la clorofila ha mostrado utilidad en la determinación de la tolerancia de los cultivos a este factor. Se ha reportado que la estabilidad de las membranas celulares es un determinante clave de la tolerancia de las plantas con metabolismo C3 a este factor [29]. El rendimiento cuántico efectivo ha sido el parámetro más útil para determinar la tolerancia a los extremos de temperaturas de cultivos de tomate [7]. En la propagación de plantas ha sido empleado para examinar los niveles de estrés al que se incurre durante la aclimatación, enraizamiento y trasplante de especies de importancia ornamental [30]. La tolerancia al frío de órganos propagativos de fresa con la técnica de la fluorescencia permitió la determinación de cultivares propicios para zonas frías [31]. El rendimiento cuántico efectivo (F_q'/F_m') es el parámetro que ha mostrado la mayor utilidad en los estudios de las respuestas de las plantas hortí-



colas al estrés por temperaturas [32]. Por su parte, el parámetro NPQ ha mostrado utilidad en la determinación del daño por extremos de temperatura en plantas ornamentales [33]. En la última década, el estudio del impacto de las altas temperaturas en las plantas, como resultado directo del calentamiento global, ha cobrado gran interés. No obstante, para garantizar la seguridad alimentaria, será necesario enfocar más estudios de los mecanismos de adaptación a este factor para el desarrollo de cultivares tolerantes.

El aumento en la concentración de CO₂ en el ambiente como detonante del calentamiento global, ha propiciado cambios en la fisiología de las plantas [34]. Varios estudios han sido perfilados para relacionar los parámetros de la fluorescencia de la clorofila con la asimilación de este sustrato. Plantas de pepino (*Cucumis sativus* L.) sometidas a elevadas concentraciones de CO₂ registraron los más altos incrementos en el parámetro F_v/F_m [35]. Así mismo, la tasa de transporte de electrones (ETR) fue correlacionado con la asimilación neta de CO₂ en las plantas C4 y las plantas crasuláceas [36]. En ensayo in vitro se ha observado que la aplicación de altas concentraciones de CO₂ promueve la fotosíntesis en plantas de vid y mejora los procesos fotoquímicos (*Vitis vinifera*), lo cual se manifiesta en una disminución del parámetro F_v/F_m [37]. También, se ha reportado que el suministro elevado de CO₂ a las plantas, alivia los efectos negativos del estrés hídrico; lo cual se ve reflejado en los parámetros de fluorescencia [38]. La técnica de la fluorescencia de la clorofila contribuirá en gran medida en el entendimiento del comportamiento futuro que presentarán las plantas cultivadas ante el calentamiento global.

Por otro lado, como una consecuencia indirecta del calentamiento global, se han postulado cambios en la interacción planta-microorganismo [39]. Varios estudios se están perfilando para entender dicha interacción con la técnica de la fluorescencia de la clorofila. En el caso de los fitopatógenos, la eficiencia cuántica F_v/F_m ha sido el parámetro más sensible. Plantas de crisantemo afectadas por *Fusarium oxysporum* y *Sclerotinia sclerotiorum* mostraron cambios significativos en el parámetro F_v/F_m [40]. La reducción en este parámetro ha sido más notable cuando los síntomas en las plantas afectadas manifiestan clorosis [41]. Aucique-Pérez y colaboradores, mostraron que las plantas de trigo inoculadas con el hongo *Pyricularia oryzae* reducen hasta en 5% el rendimiento cuántico; el silicio (Si) mejoró dicha respuesta como inductor de tolerancia [42]. Este parámetro, también ha sido útil para determinar el nivel de daño por enfermedades virósicas como los Potyvirus [43]; sin embargo, no es sensible para la detección presintomática de la enfermedad ocasionada por los virus del grupo



de los Tobamovirus [44]. En plantas de trigo afectadas por roya se encontró que el parámetro (Fo) es un buen indicador en el avance de la enfermedad [45]. En contra parte, las plantas cultivadas inoculadas con microorganismos benéficos, muestran una mejora sustancial en la eficiencia fotoquímica, y por consecuencia una mejora en la eficiencia fotosintética [46]. Estos reportes, dan hincapié al uso de la técnica de la fluorescencia como herramienta para entender la interacción de las plantas con los microorganismos.

Un resumen del comportamiento de los parámetros de fluorescencia ante los factores de estrés más estudiados se presenta en la figura 4.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

Si bien se reconoce que los parámetros de la fluorescencia de la clorofila son afectados por casi cualquier factor (figura 3), su utilidad va más allá que la simple cuantificación de los niveles de estrés de las plantas. Actualmente, las mediciones de la fluorescencia son ensayadas con fluorómetros modulados inalámbricos [47], lo que permite el desarrollo de equipos de medición remota. Ello está permitiendo el análisis de la relación de los parámetros de fluorescencia con la productividad de los cultivos, ahora medida desde el espacio [48],[49],[50]. Lo anterior, permitirá predecir el rendimiento de las plantas cultivadas en cualquier estación del año. Además, las técnicas actuales de fenotipificación auxiliadas con la técnica de la fluorescencia de la clorofila, están permitiendo la evolución de la integración de los estudios fotoquímicos con imágenes de fluorescencia multicolor [51]. Esto permitirá adquirir rasgos morfológicos, fisiológicos y patológicos instantáneamente; así como entender su relación con la fotosíntesis y los metabolitos secundarios involucrados [52]. Lo que proporcionará un nuevo medio para promover el progreso en el mejoramiento de cultivos tolerantes a los diversos factores limitantes de su productividad [48]. La técnica de la fluorescencia de la clorofila permitirá entender cómo se adaptarán las plantas cultivadas a los diversos factores de estrés, los cuales se agudizan cada vez más con el cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] A. Stirbet, D. Lazár, J. Kromdijk, and Govindjee, "Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses?," *Photosynthetica*, vol. 56, no. 1, pp. 86–104, Mar. 2018, doi: 10.1007/S11099-018-0770-3.
- [2] M. R. Urschel and T. Pocock, "Remote detection of growth dynamics in red lettuce using a novel chlorophyll a fluorometer," *Agronomy*, vol. 8, no. 10, Oct. 2018, doi: 10.3390/AGRONOMY8100227.
- [3] B. Cremella, Y. Huot, and S. Bonilla, "Interpretation of total phytoplankton and cyanobacteria fluorescence from cross-calibrated fluorometers, including sensitivity to turbidity and colored dissolved organic matter," *Limnol. Oceanogr. Methods*, vol. 16, pp. 881–894, 2018, doi: 10.1002/lom3.10290.

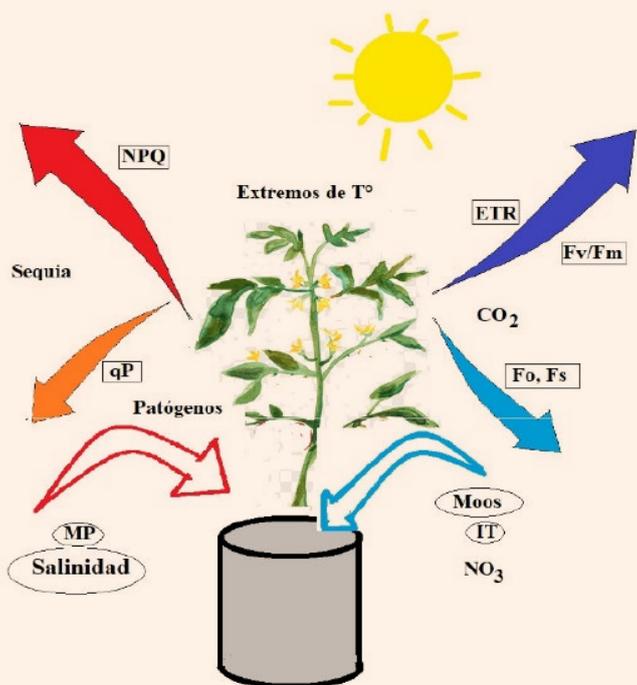


Figura 4. Tendencias de los parámetros principales de la fluorescencia ante los principales factores de estrés vegetal más estudiados. NPQ: Declive no fotoquímico; qP: Declive fotoquímico; ETR: Tasa de transporte de electrones; Fv/Fm: Rendimiento cuántico máximo; MP: Metales pesados; Moo: Microorganismos; IT: Inductores de tolerancia.





- [4] S. I. Zandalinas, Y. Fichman, and R. Mittler, "Vascular Bundles Mediate Systemic Reactive Oxygen Signaling during Light Stress," *Plant Cell*, vol. 32, no. 11, pp. 3425–3435, Nov. 2020, doi: 10.1105/TPC.20.00453.
- [5] J. Banks and J. M. Banks, "Identification of Drought Tolerant Amenity Trees," *Environ Exp Bot*, vol. 155, pp. 118–127, 2018, Accessed: Dec. 07, 2022. [Online]. Available: <https://www.researchgate.net/publication/335110849>
- [6] B. Liu, J. Liang, G. Tang, X. Wang, F. Liu, and D. Zhao, "Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks," *Sci Hortic*, vol. 250, pp. 230–235, May 2019, doi: 10.1016/J.SCIENTA.2019.02.056.
- [7] R. Zhou et al., "Evaluation of temperature stress tolerance in cultivated and wild tomatoes using photosynthesis and chlorophyll fluorescence," *Hortic Environ Biotechnol*, vol. 4, no. 59, pp. 499–509, Aug. 2018, doi: 10.1007/S13580-018-0050-Y.
- [8] M. Stefanov, E. Yotsova, G. Rashkov, K. Ivanova, Y. Markovska, and E. L. Apostolova, "Effects of salinity on the photosynthetic apparatus of two *Paulownia* lines," *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 101, pp. 54–59, Apr. 2016, doi: 10.1016/J.PLAPHY.2016.01.017.
- [9] Y. Zhang and G. Jian Liu, "Effects of cesium accumulation on chlorophyll content and fluorescence of *Brassica juncea* L.," *J Environ Radioact*, vol. 195, pp. 26–32, Dec. 2018, doi: 10.1016/j.jenvrad.2018.09.017.
- [10] M. L. Pérez-Bueno, M. Pineda, and M. Barón, "Phenotyping Plant Responses to Biotic Stress by Chlorophyll Fluorescence Imaging," *Frontiers in Plant Science*, vol. 10, *Frontiers Media S.A.*, Sep. 18, 2019, doi: 10.3389/fpls.2019.01135.
- [11] N. R. Baker and E. Rosenqvist, "Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities," *Journal of Experimental Botany*, vol. 55, no. 403, Oxford University Press, pp. 1607–1621, 2004, doi: 10.1093/jxb/erh196.
- [12] X. G. Zhu, Govindjee, N. R. Baker, E. DeSturler, D. R. Ort, and S. P. Long, "Chlorophyll a fluorescence induction kinetics in leaves predicted from a model describing each discrete step of excitation energy and electron transfer associated with Photosystem II," *Planta*, vol. 223, no. 1, pp. 114–133, Dec. 2005, doi: 10.1007/s00425-005-0064-4.
- [13] K. Roháček, "Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships," *Photosynthetica*, vol. 40, no. 13, pp. 13–29, 2002, doi: 10.1023/A:1020125719386.
- [14] M. F. Seleiman et al., "Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects," *Plants* 2021, Vol. 10, Page 259, vol. 10, no. 2, p. 259, Jan. 2021, doi: 10.3390/PLANTS10020259.
- [15] A. K. Shanker et al., "Drought stress responses in crops," *Functional and Integrative Genomics*, vol. 14, no. 1, Springer Verlag, pp. 11–22, 2014, doi: 10.1007/s10142-013-0356-x.
- [16] Y. K. Shin, S. R. Bhandari, J. S. Jo, J. W. Song, and J. G. Lee, "Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, phytochemical contents, and antioxidant activities in lettuce seedlings," *Horticulturae*, vol. 7, no. 8, Aug. 2021, doi: 10.3390/horticulturae7080238.
- [17] X. Yang et al., "Photosynthetic Response Mechanism of Soil Salinity-Induced Cross-Tolerance to Subsequent Drought Stress in Tomato Plants," *Plants (Basel)*, vol. 9, no. 3, Mar. 2020, doi: 10.3390/PLANTS9030363.
- [18] V. K. Dalal and B. C. Tripathy, "Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage OPEN," *Sci Rep*, vol. 8, no. 1, pp. 1–16, 2018, doi: 10.1038/s41598-017-14419-4.
- [19] P. Parihar, S. Singh, R. Singh, V. P. Singh, and S. M. Prasad, "Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review," *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22, no. 6, pp. 4056–4075, Mar. 2015, doi: 10.1007/s11356-014-3739-1.
- [20] H. Hnilickova, K. Kraus, P. Vachova, F. Hnilicka, P. Woodrow, and L. F. Ciarmiello, "Salinity Stress Affects Photosynthesis, Malondialdehyde Formation, and Proline Content in *Portulaca oleracea* L.," *Plants*, vol. 10, p. 845, 2021, doi: 10.3390/plants10050845.
- [21] R. Gholamin and M. Khayatnezhad, "Study of Bread Wheat Genotype Physiological and Biochemical Responses to Drought Stress," *HELIX*, vol. 10, no. 5, pp. 87–92, Oct. 2020, doi: 10.29042/2020-10-5-87-92.
- [22] D. Allel, A. Ben-Amar, and C. Abdelly, "Leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ion content of barley (*Hordeum vulgare*) in response to salinity," <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1385811>, vol. 41, no. 4, pp. 497–508, Feb. 2017, doi: 10.1080/01904167.2017.1385811.
- [23] M. S. Saddiq et al., "Effect of salinity stress on physiological changes in winter and spring wheat," *Agronomy*, vol. 11, no. 6, Jun. 2021, doi: 10.3390/agronomy11061193.
- [24] T. Starman and L. Lombardini, "Growth, Gas Exchange, and Chlorophyll Fluorescence of Four Ornamental Herbaceous Perennials during Water Deficit Conditions," *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol. 131, no. 4, pp. 469–475, Jul. 2006, doi: 10.21273/JASHS.131.4.469.
- [25] X. Song et al., "Nitrogen Application Improved Photosynthetic Productivity, Chlorophyll Fluorescence, Yield and Yield Components of Two Oat Genotypes under Saline Conditions," *Agronomy* 2019, Vol. 9, Page 115, vol. 9, no. 3, p. 115, Feb. 2019, doi: 10.3390/AGRONOMY9030115.
- [26] M. Shahid et al., "Heavy metal stress and crop productivity," *Crop Production and Global Environmental Issues*, pp. 1–25, Jan. 2015, doi: 10.1007/978-3-319-23162-4_1/COVER.
- [27] J. Fan et al., "Physiological effects induced by aluminium and fluoride stress in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb)," *Ecotoxicol Environ Saf*, vol. 231, Feb. 2022, doi: 10.1016/J.ECOENV.2022.113192.
- [28] A. Dezhban, • A Shirvany, • P Attarod, • M Delshad, • M Matiniazadeh, and • M Khoshnevis, "Cadmium and lead effects on chlorophyll fluorescence, chlorophyll pigments and proline of *Robinia pseudoacacia*," *J For Res (Harbin)*, vol. 26, no. 2, pp. 323–329, 2015, doi: 10.1007/s11676-015-0045-9.
- [29] D. Killi, A. Raschi, and F. Bussotti, "Lipid Peroxidation and Chlorophyll Fluorescence of Photosystem II Performance during Drought and Heat Stress is Associated with the Antioxidant Capacities of C3 Sunflower and C4 Maize Varieties," *International Journal of Molecular Science*, vol. 21, no. 14, p. 4846, 2020, doi: 10.3390/ijms21144846.



- [30] S. E. Bruce, D. B. Rowe, and J. A. Flore, "Chlorophyll Fluorescence and Vegetative Propagation of Taxus," *HortScience*, vol. 36, no. 5, pp. 971–975, Aug. 2001, doi: 10.21273/HORTSCI.36.5.971.
- [31] E. Zareei et al., "Physiological and biochemical responses of strawberry crown and leaf tissues to freezing stress," *BMC Plant Biol*, vol. 21, no. 1, pp. 1–17, Dec. 2021, doi: 10.1186/S12870-021-03300-2/TABLES/4.
- [32] R. Shahzad et al., "Comparative analysis of two phytochrome mutants of tomato (Micro-Tom cv.) reveals specific physiological, biochemical, and molecular responses under chilling stress," *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, vol. 18, no. 1, Dec. 2020, doi: 10.1186/s43141-020-00091-1.
- [33] J. Miralles-Crespo, J. Antonio Martínez-López, J. Antonio Franco-Leemhuis, and S. Bañ, "Determining Freezing Injury from Changes in Chlorophyll Fluorescence in Potted Oleander Plants," *Wilson and Greaves*, 2011.
- [34] R. Cassia, M. Nocioni, N. Correa-Aragunde, and L. Lamattina, "Climate change and the impact of greenhouse gasses: CO₂ and NO, friends and foes of plant oxidative stress," *Frontiers in Plant Science*, vol. 9, Frontiers Media S.A., Mar. 01, 2018, doi: 10.3389/fpls.2018.00273.
- [35] D. R. Taub, J. R. Seemann, and J. S. Coleman, "Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage," *Plant Cell Environ*, vol. 23, no. 6, pp. 649–656, Jun. 2000, doi: 10.1046/J.1365-3040.2000.00574.X.
- [36] E. van Tongerlo, G. Trouwborst, S. W. Hogewoning, W. van Ieperen, J. A. Dieleman, and L. F. M. Marcelis, "Crassulacean acid metabolism species differ in the contribution of C₃ and C₄ carboxylation to end of day CO₂ fixation," *Physiol Plant*, vol. 172, no. 1, pp. 134–145, May 2021, doi: 10.1111/PPL.13312.
- [37] X. Zhao et al., "Elevated CO₂ concentration promotes photosynthesis of grape (*Vitis vinifera* L. cv. 'Pinot noir') plantlet in vitro by regulating RbcS and Rca revealed by proteomic and transcriptomic profiles," *BMC Plant Biol*, vol. 19, no. 1, pp. 1–16, Jan. 2019, doi: 10.1186/S12870-019-1644-Y/FIGURES/5.
- [38] X. Liu et al., "Increased CO₂ concentrations increasing water use efficiency and improvement PSII function of mulberry seedling leaves under drought stress," *J Plant Interact*, vol. 14, no. 1, pp. 213–223, Jan. 2019, doi: 10.1080/17429145.2019.1603405.
- [39] M. S. Hunjan and J. S. Lore, "Climate Change: Impact on Plant Pathogens, Diseases, and Their Management," *Crop Protection Under Changing Climate*, pp. 85–100, 2020, doi: 10.1007/978-3-030-46111-9_4.
- [40] M. Kopaćki, A. Wagner, and W. Michałek, "PATHOGENICITY OF *Fusarium oxysporum*, *Fusarium avenaceum* AND *Sclerotinia sclerotiorum* AND THEIR EFFECT ON PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF CHRYSANTHEMUM PLANTS," *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*, vol. 15, no. 3, pp. 59–70, 2016, Accessed: Dec. 07, 2022. [Online]. Available: www.acta.media.pl
- [41] K. Mandal, R. Saravanan, S. Maiti, and I. L. Kothari, "Effect of downy mildew disease on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Plantago ovata* Forsk. Einfluss des Falschen Mehltaus auf Photosynthese und Chlorophyllfluoreszenz von *Plantago ovata* Forsk," *Journal of Plant Diseases and Protection*, vol. 116, no. 4, pp. 1861–3829, 2009.
- [42] C. E. Aucique-Pérez, P. E. de Menezes Silva, W. R. Moreira, F. M. DaMatta, and F. A. Rodrigues, "Photosynthesis impairments and excitation energy dissipation on wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*," *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 121, pp. 196–205, Dec. 2017, doi: 10.1016/J.PLAPHY.2017.10.023.
- [43] L. Wang, S. Poque, and J. P. T. Valkonen, "Phenotyping viral infection in sweetpotato using a high-throughput chlorophyll fluorescence and thermal imaging platform.," *Plant Methods*, p. NA-NA, Oct. 2019, Accessed: Dec. 08, 2022. [Online]. Available: <https://go.gale.com/ps/i.do?p=HRCA&sw=w&issn=17464811&v=2.1&it=r&id=GALE%7CA604534220&sid=googleScholar&linkaccess=fulltext>
- [44] P. Spoustová, H. Synková, R. Valcke, and N. Čerovská, "Chlorophyll a fluorescence as a tool for a study of the Potato virus Y effects on photosynthesis of nontransgenic and transgenic Pssu-ipt tobacco," *Photosynthetica*, vol. 51, no. 2, pp. 191–201, Jun. 2013, doi: 10.1007/S11099-013-0023-4.
- [45] J. Kuckenberger, I. Tartachnyk, and G. Noga, "Temporal and spatial changes of chlorophyll fluorescence as a basis for early and precise detection of leaf rust and powdery mildew infections in wheat leaves," *Precis Agric*, vol. 10, no. 1, pp. 34–44, Feb. 2009, doi: 10.1007/S11119-008-9082-0.
- [46] B. Y. Samaniego-Gámez, R. Garruña, J. M. Tun-Suárez, J. Kantun-Can, A. Reyes-Ramírez, and L. Cervantes-Díaz, "Bacillus spp. Inoculation improves photosystem II efficiency and enhances photosynthesis in pepper plants," *Chil J Agric Res*, vol. 76, no. 4, pp. 409–416, 2016, doi: 10.4067/S0718-58392016000400003.
- [47] J. Reimer et al., "An autonomous and wireless pulse-amplitude modulated chlorophyll fluorometer," *Technisches Messen*, vol. 88, no. 12, pp. 773–784, Dec. 2021, doi: 10.1515/TEME-2021-0104/MACHINEREADEABLECITATION/RIS.
- [48] L. He et al., "Diverse photosynthetic capacity of global ecosystems mapped by satellite chlorophyll fluorescence measurements," *Remote Sens Environ*, vol. 232, p. 111344, Oct. 2019, doi: 10.1016/J.RSE.2019.111344.
- [49] L. L. Sloat et al., "Evaluating the benefits of chlorophyll fluorescence for in-season crop productivity forecasting," *Remote Sens Environ*, vol. 260, p. 112478, Jul. 2021, doi: 10.1016/J.RSE.2021.112478.
- [50] G. H. Mohammed et al., "Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence (SIF) in vegetation: 50 years of progress," *Remote Sens Environ*, vol. 231, p. 111177, Sep. 2019, doi: 10.1016/J.RSE.2019.04.030.
- [51] I. Sperdouli, I. Mellidou, and M. Moustakas, "Harnessing chlorophyll fluorescence for phenotyping analysis of wild and cultivated tomato for high photochemical efficiency under water deficit for climate change resilience," *Climate*, vol. 9, no. 11, Nov. 2021, doi: 10.3390/cli9110154.
- [52] J. Yao et al., "Phenotyping of Arabidopsis drought stress response using kinetic chlorophyll fluorescence and multicolor fluorescence imaging," *Front Plant Sci*, vol. 9, p. 603, May 2018, doi: 10.3389/FPLS.2018.00603/BIBTEX.

Cómo citar este artículo:

Benavides Mendoza, A., & Francisco Francisco, N. (2022). Recientes aplicaciones de la fluorescencia de la clorofila en los cultivos vegetales. *EPISTEMUS*, 16(33). <https://doi.org/10.36790/epistemus.v16i33.285>