



CARACTERIZACIÓN FENOLÓGICA Y FISIOLÓGICA DE VARIEDADES EXPERIMENTALES DE CHILE HABANERO CON ALTO POTENCIAL AGRONÓMICO

PHENOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERIZATION OF EXPERIMENTAL HABANERO PEPPER VARIETIES WITH HIGH AGRONOMIC POTENTIAL

Rocío E. Meneses-Lazo¹, René Garruña-Hernández^{2*},
Luis Latournerie-Moreno¹, José L. Andrade-Torres³ y Alfonso Pérez-Gutiérrez¹

¹División de Estudios de Posgrado e Investigación, Instituto Tecnológico de Conkal. Avenida Tecnológico s/n, Conkal. Yucatán, México. ²CONACYT-Instituto Tecnológico de Conkal. Avenida Tecnológico s/n. Conkal, Yucatán, México. ³Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán. Calle 43 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo. Mérida, Yucatán, México.

*Autor para correspondencia (renegh10@hotmail.com)

RESUMEN

El chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) es una hortaliza de alta importancia económica en México; sin embargo, no hay suficientes variedades que cubran las necesidades del mercado. El Instituto Tecnológico de Conkal ha generado variedades experimentales con potencial agronómico. No obstante, se requieren estudios de caracterización fenológica y fisiológica que permitan reconocer y garantizar su verdadero potencial. El objetivo de este trabajo fue estudiar la fenología reproductiva y los procesos fotosintéticos de dos variedades experimentales de chile habanero (H241 y H224) y compararlos con la variedad comercial más cultivada en México (Jaguar). Se evaluaron parámetros de fenología reproductiva y variables fisiológicas. Los resultados mostraron que la variedad H241 adelantó en 5 d floración y 6 d fructificación con respecto a H224. La variedad Jaguar estadísticamente tuvo igual número de frutos por planta que H241, pero superó por 35 % a H224. La variedad H241 tuvo 44 y 25 % menos abortos florales que H224 y Jaguar, respectivamente, lo que representa menor costo energético reproductivo (0.63 flores abortadas/fruto cosechado). En el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m), la actividad potencial del FSII (F_v/F_o) y el coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) no se observaron diferencias significativas entre las variedades; sin embargo, la variedad H241 superó 17 % a Jaguar tanto en el coeficiente de extinción fotoquímico (qP) como en la tasa de asimilación neta, pero fue estadísticamente similar a H224. La variedad Jaguar tuvo una transpiración 12 % mayor que H241, lo que se reflejó en una mayor eficiencia de uso de agua de H241 en relación con H224 y Jaguar (16 y 27 %, respectivamente). La variedad H241 puede competir contra una variedad comercial posicionada en el mercado y debería usarse en futuras investigaciones sobre tolerancia al estrés hídrico.

Palabras clave: *Capsicum chinense*, floración, fotosíntesis, fructificación, eficiencia de uso de agua.

SUMMARY

Habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) is a vegetable of high economic importance in Mexico; however, there are not enough varieties in the market. The Instituto Tecnológico de Conkal has created experimental varieties with agronomic potential. Nevertheless, phenological and physiological characterizations are required to identify and guarantee their true potential. This study evaluated the reproductive phenology and photosynthetic processes

in two experimental varieties of habanero pepper (H241 and H224) and compared them to the most cultivated commercial variety in Mexico (Jaguar). Parameters of reproductive phenology and physiological variables were evaluated. Results showed that the H241 variety advanced flowering by 5 d and fruiting by 6 d in comparison to H224. The Jaguar variety statistically had the same number of fruits per plant as H241, but exceeded H224 by 35 %. The H241 variety had 44 and 25 % fewer flower abortions than H224 and Jaguar respectively, which represents lower reproductive energy cost (0.63 aborted flowers/harvested fruit). In the maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m), potential activity of PSII (F_v/F_o) and the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) no significant differences among varieties were observed; however, the H241 variety surpassed Jaguar by 17 % in both in photochemical quenching coefficient (qP) and net assimilation rate (A_n) but was statistically similar to H224. The Jaguar variety had a transpiration rate 12 % higher than H241, which was reflected in higher water use efficiency of H241 in relation to H224 and Jaguar (16 and 27 %, respectively). The H241 variety might compete against a commercial variety positioned in the market and should be used in future research on tolerance to water stress.

Index words: *Capsicum chinense*, flowering, photosynthesis, fruiting, water use efficiency.

INTRODUCCIÓN

La Península de Yucatán cuenta con una gran diversidad de fenotipos criollos de chile (género *Capsicum*) y han sido conservados por los productores a través de los años, debido a sus atributos agronómicos (rusticidad, tolerancia a plagas y enfermedades) y su adaptación a las condiciones edafo-climáticas de la zona (Latournerie *et al.*, 2002); sin embargo, el chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) es el más cultivado, seguido del chile dulce y el chile xcat'ik (*Capsicum annuum* L.) (Ix-Nahuat *et al.*, 2013; Pech *et al.*, 2010). El chile habanero se encuentra distribuido en toda la Península de Yucatán, donde se observan diferentes formas, colores y tamaños del fruto y sistemas de cultivo; adicionalmente, tiene gran importancia económica para los productores de hortalizas (Ruiz-Lau *et al.*, 2011).

Por otra parte, por sus características edafo-climáticas, la Península de Yucatán cuenta con la denominación de origen del chile habanero; sin embargo, en los últimos años las compañías transnacionales de semillas han introducido variedades comerciales (Ramírez *et al.*, 2012) que han ido desplazando a las variedades de la región; esto pone en riesgo la diversidad genética que aún existe (Trujillo-Aguirre *et al.*, 2004). Estudios previos han demostrado que hay variedades locales de chile habanero con alto potencial agronómico (Latournerie-Moreno *et al.*, 2015); el uso de esas variedades ayudaría a conservar la diversidad genética del germoplasma regional de la Península de Yucatán, para utilizarla en programas de mejoramiento genético y a su vez, proporcionaría a los productores material vegetal adaptado a las condiciones bióticas y abióticas de la región.

Actualmente, la variedad comercial Jaguar se ha distribuido en más de 50 % de la superficie cultivada a nivel nacional (Ramírez *et al.*, 2012), lo que representa un monopolio tanto comercial como fitogenético. Para generar competencia en el mercado y aumentar las opciones para los productores se requiere desarrollar variedades mejoradas genéticamente con excelentes atributos de calidad, rendimiento y productividad. De esta manera se vuelven indispensables los estudios de caracterización y evaluación que permitan diferenciar las mejores accesiones de una especie y sus atributos de importancia agronómica (Peñalosa *et al.*, 2010). Las evaluaciones agronómicas permiten conocer el potencial productivo que posee un cultivo; no obstante, las evaluaciones fenológicas y fisiológicas son un reflejo de su productividad y permiten relacionar las respuestas de las plantas con el ambiente (Jaimez y Rada, 2016).

En el Instituto Tecnológico de Conkal se han realizado recolectas de genotipos criollos de chile habanero en toda la Península de Yucatán (Latournerie-Moreno *et al.*, 2002; Latournerie-Moreno *et al.*, 2015), que ya han sido caracterizados agronómicamente en diferentes ambientes; dos de ellos (H224 y H241) expresaron características fenotípicas sobresalientes y con éstos en 2008 se inició un programa de mejoramiento mediante selección masal estratificada. Con base en lo anterior, el objetivo de este trabajo fue evaluar la fenología reproductiva y la capacidad fotosintética de dos variedades experimentales de chile habanero.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

El experimento se realizó en un invernadero del Instituto Tecnológico de Conkal en el estado de Yucatán, México. Se utilizaron semillas de dos variedades experimentales de

chile habanero (H241 y H224), con cuatro ciclos de selección masal y de frutos color naranja. Se utilizó la variedad comercial Jaguar como testigo. La siembra se realizó en charolas de poliestireno de 200 cavidades, 20 días después de la siembra (dds) se inició la fertilización foliar (19:19:19 N:P:K; 1 g L⁻¹). El trasplante se realizó a los 50 dds en bolsas de polietileno de 8 kg y se utilizó como sustrato una mezcla de tierra negra y composta en una proporción de 3:1 v/v. El manejo agronómico del cultivo fue el recomendado por Soria *et al.* (2002). Estas líneas deberían quitarse porque se repiten abajo, al final del párrafo que está justo antes del diseño experimental y estadísticas.

Fenología reproductiva

Se registró diariamente el número de flores y frutos por planta, se consideró etapa de floración y fructificación cuando 50 % + 1 del total de las plantas de cada variedad presentaron flores o frutos, respectivamente. De acuerdo con Garruña-Hernández *et al.* (2012) se estimó el número de abortos florales por planta y el costo energético reproductivo (CER), donde:

Abortos florales = Número de flores - Número de frutos

$$CER = \frac{\text{Abortos florales}}{\text{Número de frutos}}$$

Eficiencia del fotosistema II (FSII)

Los parámetros de fluorescencia de clorofila se midieron *in vivo* con un fluorómetro de amplitud modulada (PAM Walz, Effeltrich, Alemania). Las mediciones se realizaron 120 dds a las 04:00 h, en la tercera hoja a partir del ápice. El parámetro F_v/F_m es el rendimiento cuántico máximo del FSII, donde F_v es la fluorescencia variable ($F_m - F_0$), F_0 es la fluorescencia inicial y F_m es la fluorescencia máxima. La fluorescencia en estado estable, el coeficiente de extinción fotoquímico (qP) y no fotoquímico (NPQ), la tasa relativa de transporte de electrones (TTE_{FSII}) y el rendimiento cuántico efectivo del FSII (Φ_{FSII}) se realizaron de acuerdo con Samaniego-Gómez *et al.* (2016). Como luz saturante se utilizó un pulso de 8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luz actínica. Para las curvas de TTE_{FSII} y Φ_{FSII} se utilizaron nueve pulsos de luz (de 0 a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Intercambio de gases

Las variables de intercambio de gases se midieron con un analizador de gases en el infrarrojo (LICOR LI-6400, Lincoln, Nebraska, Estados Unidos). La tasa de asimilación neta de CO₂ (A_N), la conductancia estomática (g_e), el carbono intercelular (C_i), la transpiración (E) y la eficiencia de uso de agua (EUA) se midieron entre las 12:00 y las 13:00 h

debido a que en esa hora ocurre la mayor densidad de flujo de fotones (DFF). Las mediciones se realizaron en hojas jóvenes totalmente expandidas, ubicadas entre el segundo y tercer par del estrato superior; se midió una hoja por planta y 15 plantas por tratamiento (Garraña-Hernández *et al.*, 2014). Para las curvas de saturación de CO_2 (A/C_i) la concentración fue desde 50 hasta $1500 \mu\text{mol mol}^{-1}$ y la DFF se fijó en $1200 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para las curvas de luz (A/DFF) la concentración de CO_2 se fijó en $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ y la DFF fue desde 0 hasta $2500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$; se realizaron 10 curvas por tratamiento (5 A/C_i y 5 A/DFF). Mediante las ecuaciones de von Caemmerer y Farquhar (1981) se midieron la tasa de asimilación de CO_2 en saturación de luz (A_{sat}) y la tasa fotosintética máxima (A_{max}). La máxima actividad catalítica de Rubisco (V_{cmax}) y la máxima tasa de transporte de electrones que contribuyen a la regeneración de RuBP (J_{max}) fueron calculadas de acuerdo con Ethier y Livingston (2004). La limitación estomática, que es la disminución proporcional en la asimilación neta de CO_2 atribuible a los estomas en condiciones de saturación de luz, fue calculada de acuerdo con Farquhar y Sharkey (1982).

Los datos microambientales se registraron con una estación meteorológica (Onset HOBO® U30, Massachusetts, USA). Los sensores de flujo de fotones, temperatura y humedad relativa se colocaron a la altura del dosel (flujo de fotones promedio: $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; temperatura promedio: $30 \text{ }^\circ\text{C}$; HR promedio: 65 %).

Diseño experimental y análisis estadístico

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con tres tratamientos (T1: variedad H241, T2: variedad H224 y

T3: testigo, variedad Jaguar), tres repeticiones y 30 plantas por unidad experimental. A los datos se les realizó un análisis de varianza (ANDEVA) y la comparación de medias se realizó con la prueba de Duncan ($P \leq 0.05$; Statistica Six Sigma 7, StatSoft). Los datos en porcentajes se transformaron mediante la raíz cuadrada del arco seno.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fenología reproductiva de chile habanero

La floración se presentó primero en las plantas de la variedad H241 (91 dds), mientras que las plantas de H224 y Jaguar presentaron la floración a los 96 dds, lo que demuestra que las plantas de H241 fueron más precoces (5 d) para emitir flores que las plantas de las otras dos variedades ($P \leq 0.05$; Figura 1A). En plantas de chile habanero se ha observado que la floración se puede retrasar en temperaturas superiores a los $35 \text{ }^\circ\text{C}$ e incluso inhibir arriba de los $40 \text{ }^\circ\text{C}$ (Garraña-Hernández *et al.*, 2012). Considerando que existe un efecto del ambiente sobre la expresión floral y que en el presente estudio las condiciones ambientales fueron las mismas para los tres tratamientos, la precocidad en la floración de las plantas H241 debe ser atribuida a factores genéticos. Por otra parte, la fructificación de las plantas de H241 ocurrió a los 121 dds, 6 d antes que las de H224 y Jaguar (Figura 1B). López *et al.* (2012) mencionan que la precocidad en la floración permite adelantar la producción al determinar el inicio de las cosechas, mientras que Garraña-Hernández *et al.* (2012) atribuyen los retrasos en la fructificación al incremento de los abortos florales, lo que coincide con el comportamiento en las plantas de H224.

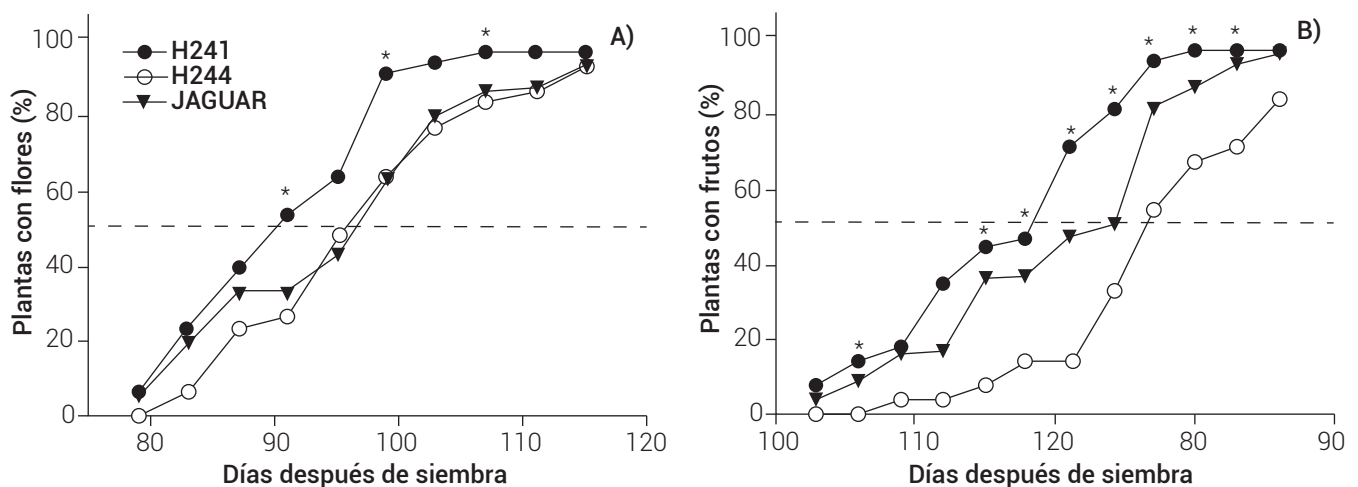


Figura 1. Tiempo a floración (A) y fructificación (B) de tres variedades de chile habanero (H241, H224 y Jaguar). La línea punteada indica 50 % de individuos con flores (A) o frutos (B). Los valores son medias; *: diferencias estadísticas significativas (ANDEVA, $P \leq 0.05$); $n = 30$.

En el número de flores por planta no se encontraron diferencias entre variedades, las plantas de H241, H224 y Jaguar presentaron 63, 68 y 77 flores, respectivamente (Figura 2A); sin embargo, la variedad Jaguar tuvo mayor número de frutos por planta ($P \leq 0.05$; 48 frutos/planta) que H224 (31 frutos/planta) pero similar a H241 (42 frutos/planta) (Figura 2B). La variedad H224 tuvo mayor número de flores abortadas por planta (37; $P \leq 0.05$) que H241 (21 flores abortadas/planta), pero igual estadísticamente que la variedad Jaguar (30 flores abortadas/planta) (Figura 2C). El costo energético reproductivo fue estadísticamente mayor en las plantas de H224 (1.3 flores abortadas/fruto cosechado) que en H241 (0.63 flores abortadas/fruto cosechado) y Jaguar (0.64 flores abortadas/fruto cosechado) (Figura 2D). Las plantas, en general, producen grandes cantidades de flores, de las cuales la mayoría son abortadas y sólo unas cuantas se convierten en fruto (Amador *et al.*, 2014; Guardiola, 1997). Ramírez-Luna *et al.* (2005) mencionan que en Chile habanero más del 40 % de las flores se pierden por aborto.

En un experimento de atmósferas enriquecidas de CO_2 , Garruña-Hernández *et al.* (2012) concluyeron que en Chile

habanero disminuye el número de flores abortadas cuando existe un excedente de fotosintatos disponibles en la planta. Al respecto, Marcelis *et al.* (2004) mencionan que las flores del género *Capsicum* son abortadas como resultado de la competencia por asimilados, los cuales se concentran en el crecimiento de frutos. Los resultados del presente estudio demostraron que las plantas de H241 y Jaguar dejaron de producir flores cuando empezó la producción de frutos; sin embargo, las de H224 siguieron emitiendo flores mientras producían frutos, esta estrategia reproductiva fue menos eficiente, al tener que abortar más flores por cada fruto cosechado y consecuentemente retrasar la fructificación.

Eficiencia del fotosistema II

No hubo diferencias en el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m) entre los tratamientos (H241 = 0.82, H224 = 0.82 y Jaguar = 0.81) (Cuadro 1). Valores de F_v/F_m alrededor de 0.83 son un indicativo de que el FSII se encuentra en estado óptimo (Baker, 2008; Rodríguez *et al.*, 2014). En este caso, las plantas de las tres variedades evaluadas mantuvieron valores altos de fluorescencia, lo cual

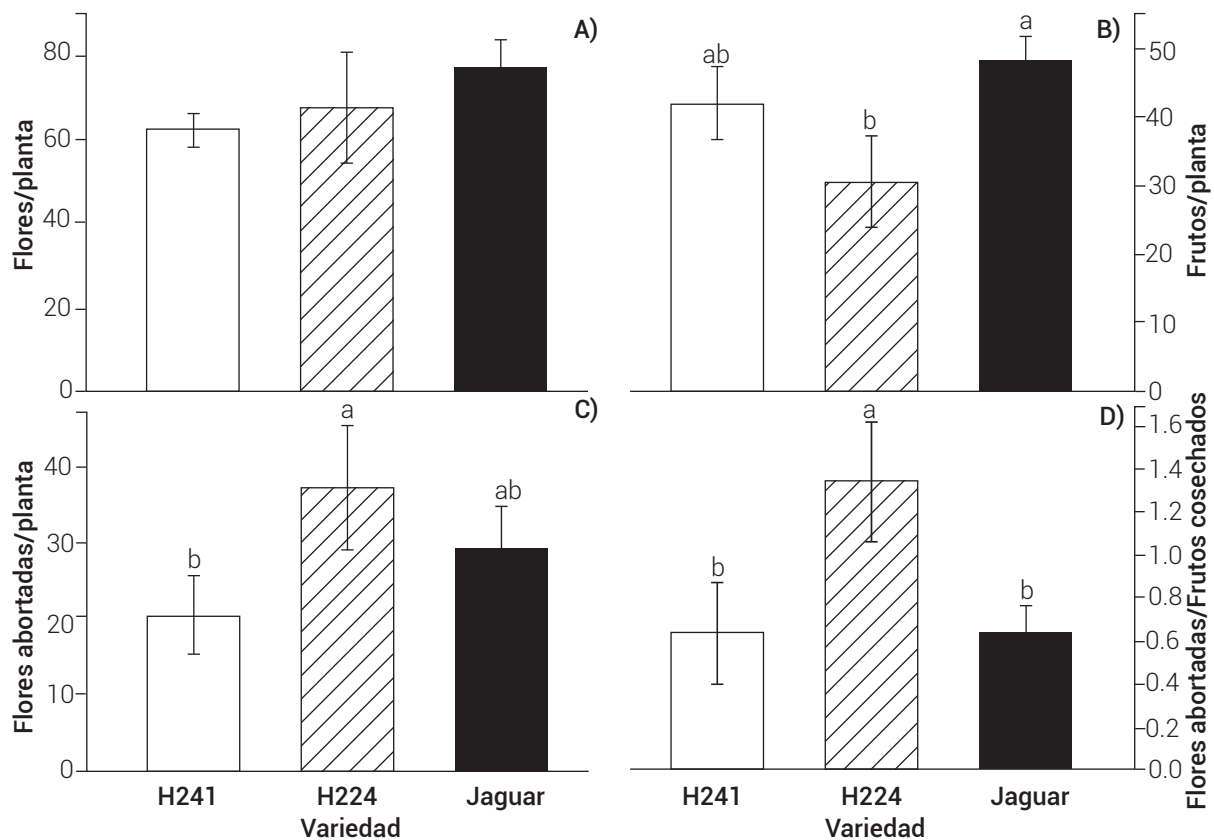


Figura 2. Número de flores por planta (A), frutos por planta (B), flores abortadas por planta (C) y costo energético reproductivo (D) de tres variedades de Chile habanero (H241, H224 y Jaguar). Los valores son medias \pm error estándar; letras diferentes indican diferencias significativas (Duncan, $\alpha = 0.05$); $n = 30$.

indica que el FSII no se afectó por las condiciones de manejo experimental como riego, luz y temperatura; tampoco se observaron diferencias en la actividad potencial del FSII (H241 = 4.88, H224 = 4.80 y Jaguar = 4.48) ni en el coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) (H241 = 0.47, H224 = 0.59 y Jaguar = 0.49) (Cuadro 1). Se ha demostrado que la actividad potencial del FSII (F_v/F_o) disminuye cuando las plantas están sometidas a algún tipo de estrés abiótico (Li *et al.*, 2007). En el coeficiente de extinción fotoquímico (qP) las plantas de H241 fueron 17 % superiores con respecto a las de Jaguar ($P \leq 0.05$; Cuadro 1). De acuerdo con Baker (2008), el qP denota la cantidad de fotones que son capturados y convertidos en energía química en los centros de reacción del FSII; esto indica que las plantas de H241 tienen la capacidad de destinar más energía hacia los procesos fotosintéticos que la variedad Jaguar.

En la tasa de transporte de electrones (TTE) se observó que a partir de los 400 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ las plantas de H241 y H224 fueron superiores ($P \leq 0.05$) a las de Jaguar (Figura 3A). Un incremento en la TTE del FSII sugiere que el aceptor de quinonas es altamente oxidado y su energía

de excitación es utilizada para transportar los electrones, que evitan algún tipo de daño foto-oxidativo (Melis, 1999). Esto sugiere que las plantas de H241 y H224 tienen mayor capacidad de tolerancia al estrés ocasionado por exceso de energía lumínica, lo cual es interesante considerando que la mayor producción de chile habanero se localiza en zonas tropicales (Bosland y Votava, 2000), donde la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis es alta la mayor parte del año. En el rendimiento cuántico efectivo del FSII (Φ_{FSII}) a partir de los 285 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ las plantas de H241 y H224 fueron estadísticamente superiores ($P \leq 0.05$) a las de Jaguar (Figura 3B); este parámetro mide la proporción de luz absorbida por las clorofilas asociadas al FSII que es usada en los procesos fotoquímicos (Maxwell y Johnson, 2000). Esto confirma lo observado en la qP. Las variedades H241 y H224 tienen la capacidad de destinar más energía hacia procesos fotosintéticos.

Intercambio de gases

La tasa de asimilación neta de CO_2 (A_N) en la variedad H241 fue 17 % superior a la de Jaguar ($P \leq 0.05$); sin embargo, entre las variedades H241 y H224 no hubo diferencias

Cuadro 1. Rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_m), actividad potencial del FSII (F_v/F_o), coeficiente de extinción fotoquímica (qP) y coeficiente de extinción no fotoquímica (NPQ) en tres variedades de chile habanero.

Variedad	F_v/F_m	F_v/F_o	qP	NPQ
H241	0.82 ± 0.004	4.8867 ± 0.14	0.4347 ± 0.02 a	0.4705 ± 0.03
H224	0.82 ± 0.002	4.8000 ± 0.07	0.4097 ± 0.02 ab	0.5920 ± 0.03
Jaguar	0.81 ± 0.006	4.4833 ± 0.18	0.3680 ± 0.01 b	0.4952 ± 0.06

Los valores son medias \pm EE; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Duncan, $\alpha = 0.05$); n = 15.

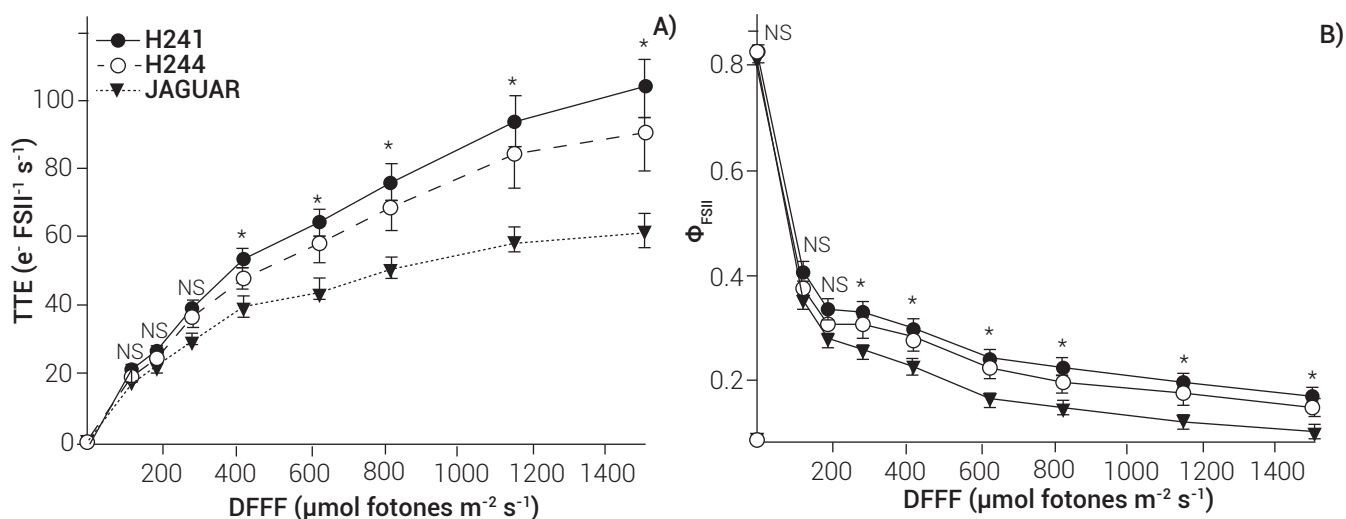


Figura 3. Tasa de transporte de electrones (A) y rendimiento cuántico efectivo del FSII (B) en respuesta a la densidad de flujo de fotones para la fotosíntesis de tres variedades de chile habanero (H241, H224 y Jaguar). Los valores son medias \pm error estándar; *: diferencias estadísticas significativas (ANDEVA, $P \leq 0.05$); NS: no significativo; n = 15.

significativas (Figura 4A). Por el contrario, la concentración de carbono intercelular (C_i) de Jaguar superó en 9% a H241, pero estadísticamente fueron similares a H224 (Figura 4B). Probablemente la eficiencia en la tasa de asimilación neta (fotosíntesis) de las variedades experimentales (H241 y H224) esté relacionada con la eficiencia del FSII (TTE, qP y Φ_{FSII}). Una tasa A_N alta y una concentración de C_i baja indican que la variedad H241 mantiene un mecanismo fotosintético más eficiente que la variedad Jaguar. Por otra parte, la g_e y la E de la variedad Jaguar superó a H241 en 15 y 12 %, respectivamente ($P \leq 0.05$). A pesar de ello, entre Jaguar y H224 no se observaron diferencias significativas (Figura 4C y 4D). La g_e es un indicador del grado de apertura de los estomas, mientras que los datos de E indican que las plantas de Jaguar liberan mayor cantidad de moléculas de agua que las de H241, probablemente porque sus estomas son más grandes o están más abiertos.

El análisis de las curvas A/C_i mostró que la variedad H224 alcanzó su punto de compensación a los $100 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que H241 y Jaguar lo hicieron hasta los $250 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; sin embargo, la variedad H224

se saturó a los $1000 \text{ CO}_2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que H241 y Jaguar se saturaron hasta los $1250 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 5A). Esto indica que, aunque H224 empieza a fotosintetizar más pronto, su intervalo de asimilación de carbono es menor que H241 y Jaguar. A partir de los $750 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ la variedad H241 fue superior ($P \leq 0.05$) a las variedades H224 y Jaguar (Figura 5A). Por lo tanto, la A_{max} en las plantas de H241 fue superior ($P \leq 0.05$) a las de H224 y Jaguar en 18 y 13 %, respectivamente (Cuadro 2).

Por otro lado, la A_{sat} fue similar entre las tres variedades de chile habanero (Cuadro 2) y en la curva de A/DFP no se observaron diferencias estadísticas entre variedades. Las tres variedades tuvieron su punto de compensación en $50 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y llegaron a los $2400 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sin mostrar un decaimiento en la asimilación de carbono (Figura 5B). Esto respalda lo mencionado anteriormente, en el sentido que las plantas de las tres variedades tienen afinidad a densidades altas de flujo de fotones, característico en plantas de sitios tropicales (Lüttge, 2008). Aunque las tres variedades muestran buen desempeño fotosintético, la V_{cmax} en la variedad H241 fue 22 y 14 % superior ($P \leq$

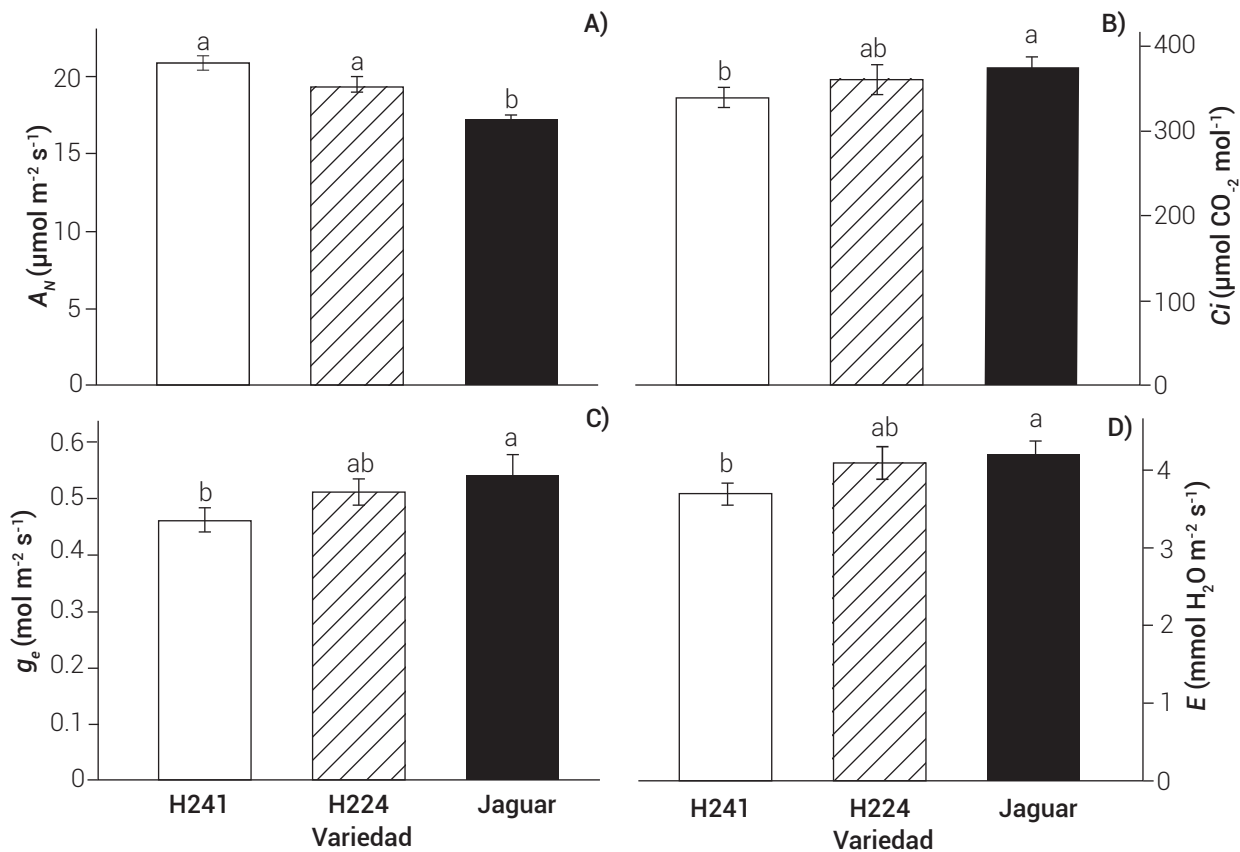


Figura 4. Tasa de asimilación neta de CO_2 (A), contenido de carbono intercelular (B), conductancia estomática (C) y transpiración (D) de tres variedades de chile habanero (H241, H224 y Jaguar). Los valores son medias \pm error estándar; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Duncan, $\alpha = 0.05$); $n = 15$.

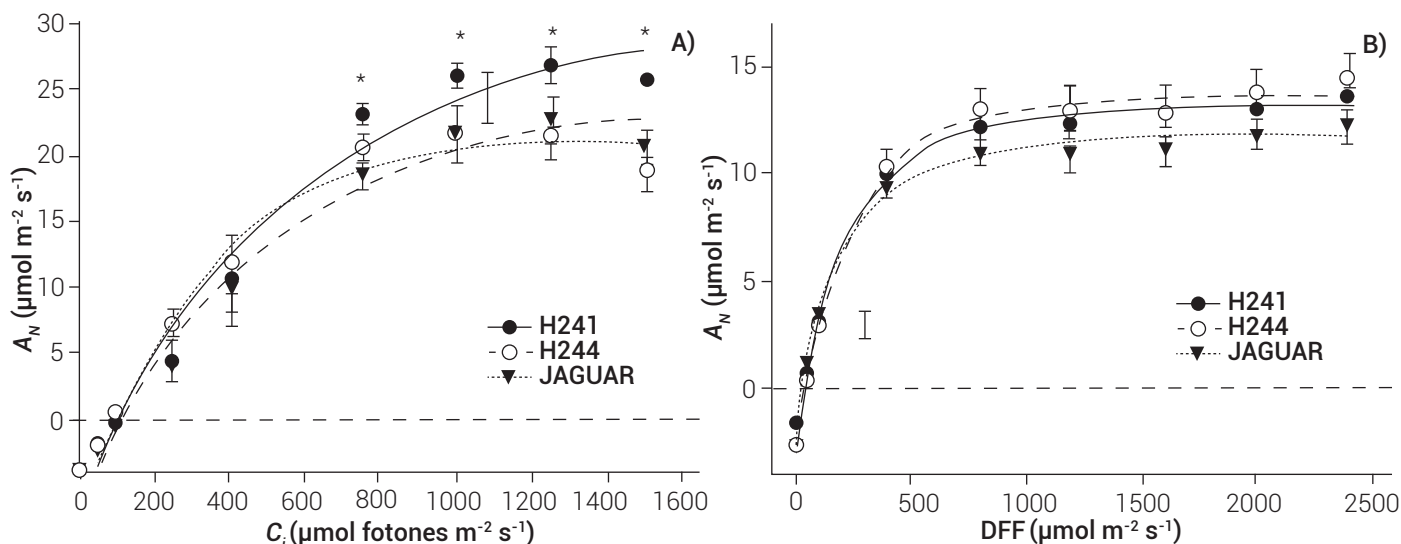


Figura 5. Respuesta de la asimilación neta en función del CO_2 intercelular (A) y del flujo de fotones (B) en plantas de tres variedades de chile habanero (H241, H224, Jaguar). Los valores son medias \pm error estándar graficados con una hipérbola modificada tipo III ($R^2 = 0.98$ y 0.99 para 5A y 5B, respectivamente); *: diferencias estadísticas significativas (ANDEVA, $P \leq 0.05$).

Cuadro 2. Tasa de asimilación de CO_2 en saturación de luz (A_{sat}), tasa fotosintética máxima (A_{max}), máxima actividad catalítica de Rubisco (V_{cmax}), máxima velocidad de regeneración de RuBP (J_{max}), limitación estomática (l) y eficiencia de uso de agua (EUA) en plantas de tres variedades de chile habanero.

Variedad	A_{sat}	A_{max}	V_{cmax}	J_{max}	l	EUA
	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(%)	$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$
H241	13.67 ± 0.39	25.72 ± 0.3 a	81.0 ± 4.6 a	162.7 ± 4.4 a	22.2 ± 2.2 a	5.62 ± 0.18 a
H224	14.4 ± 0.9	21.73 ± 2.2 b	66.6 ± 4.2 b	108.3 ± 6.5 b	5.0 ± 2.8 b	4.73 ± 0.22 b
Jaguar	12.30 ± 0.82	22.70 ± 1.2 b	71.0 ± 3.1 b	133.3 ± 8.1 b	11.0 ± 3.3 b	4.09 ± 0.12 c

Los datos son medias \pm error estándar. Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Duncan, $\alpha = 0.05$).

0.05) que las de H224 y Jaguar, respectivamente (Cuadro 2).

La J_{max} en H241 fue 50 y 22 % superior ($P \leq 0.05$) con respecto a las de H224 y Jaguar (Cuadro 2). De acuerdo con Madhana Sekhar et al. (2014), la eficiencia en el transporte de electrones incrementa el suministro de ATP y NADPH, lo que a su vez regenera eficientemente RuBP. La fotosíntesis depende de la capacidad de la Rubisco para consumir RuBP, así como de la capacidad del ciclo de Calvin y el transporte de electrones para regenerar RuBP (Sage y Kubien, 2007). Por otra parte, la limitación estomática (l) de la variedad H224 (5 %) y Jaguar (11 %) fue estadísticamente inferior con respecto a la de H241 (22.2 %) (Cuadro 2). Esto indica que el cierre estomático no fue el factor limitante para que las variedades H224 y Jaguar tuvieran menor rendimiento fotosintético que H241; es decir, los procesos no estomáticos como V_{cmax} y J_{max} son los que ocasionaron menor eficiencia del aparato fotosintético en la variedad H224 y Jaguar. La variedad H241 presentó

capacidad fotosintética superior, lo que la hace una variedad interesante y potencialmente cultivable en la zona de estudio. Esto se refleja en la eficiencia de uso de agua (EUA) ya que superó estadísticamente ($P \leq 0.05$) a H224 y a Jaguar en 16 y 27 %, respectivamente (Cuadro 2).

Es evidente que en la variedad Jaguar la tasa de transporte de electrones afectó la A_N tanto en las mediciones puntuales (Figura 4A) como en las curvas respuesta de A/C_i y A/DFF (Figura 5A y 5B); sin embargo, a pesar de tener mayor costo energético reproductivo, la producción de frutos de Jaguar fue estadísticamente igual que H241 y superior a H224. Esto hace suponer que Jaguar destinó más asimilados de carbono que las variedades experimentales para la producción de órganos reproductivos.

CONCLUSIONES

La variedad H241 presentó precocidad tanto en floración

como en fructificación, mientras que H224 fue la más tardía. Estas variedades podrían ser utilizadas como precoz (H241) y tardía (H224) de acuerdo con las necesidades de los productores. La variedad H241 tuvo menos abortos florales y consecuentemente un menor costo energético reproductivo. Es probable que por su origen criollo, las variedades H241 y H224, a diferencia de Jaguar hayan tenido un mejor desempeño del fotosistema II, lo que incrementó la tasa de transporte de electrones (TTE) y el rendimiento cuántico efectivo (Φ_{FSII}). La variedad H241 tuvo un intercambio de gases más eficiente, con una mayor tasa de asimilación neta de CO_2 (fotosíntesis) y una menor transpiración que la variedad Jaguar. Los resultados abren la posibilidad para evaluar la variedad H241 de Chile habanero como tolerante a condiciones de déficit hídrico.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al CONACYT por la beca otorgada a Rocío E. Meneses Lazo para realizar estudios de posgrado, de igual manera a Roberth Us Santamaría y a José Luis Sima por la asistencia en campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Amador R. M. D., R. Velásquez V., B. I. Sánchez T. y E. Acosta D. (2014) Floración y fructificación de Chile mirasol (*Capsicum annuum* L.) con labranza reducida, labranza convencional o incorporación de avena al suelo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 5:1001-1013.
- Baker N. R. (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology* 59:89-113.
- Bosland P. W. and E. J. Votava (2000) Peppers: Vegetable and Spice *Capsicum*. Centre for Agricultural Bioscience International (CABI) Press. London. 204 p.
- Ethier G. J. and N. J. Livingston (2004) On the need to incorporate sensitivity to CO_2 transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment* 27:137-153.
- Farquhar G. D. and T. D. Sharkey (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-345.
- Garruña-Hernández R., A. Canto, J. O. Mijangos-Cortés, I. Islas, L. Pinzón and R. Orellana (2012) Changes in flowering and fruiting of Habanero pepper in response to higher temperature and CO_2 . *Journal of Food, Agriculture & Environment* 10:802-808.
- Garruña-Hernández R., R. Orellana, A. Larque-Saavedra and A. Canto (2014) Understanding the physiological responses of a tropical crop (*Capsicum chinense* Jacq.) at high temperature. *PLoS ONE* 9:e111402. doi:10.1371/journal.pone.0111402.
- Guardiola J. L. (1997) Overview of flower bud induction, flowering and fruit set. In: Proceedings of Citrus Flowering and Fruit Short Course. Citrus Research and Education Center. University of Florida. Gainesville, FL. pp:5-21.
- Ix-Nahuat J. G., L. Latournerie-Moreno, A. M. Pech-May, A. Pérez-Gutiérrez, J. M. Tun-Suárez, G. Ayora-Ricalde, J. O. Mijangos-Cortés, G. Castañón-Nájera, J. S. López-Vázquez y S. Montes-Hernández (2013) Valor agronómico de germoplasma de Chile dulce (*Capsicum annuum* L.) en Yucatán, México. *Universidad y Ciencia. Trópico Húmedo* 29:231-242.
- Jaimez R. E. and F. Rada (2016) Gas exchange, growth, flowering and fruit production in sweet pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) along a thermal gradient determined by altitudinal differences in a tropical region. *Experimental Agriculture* 52:251-265.
- Latournerie M. L., J. L. Chávez S., M. Pérez P., G. Castañón N., S. A. Rodríguez H., L. M. Arias R. y P. Ramírez V. (2002) Valoración *in situ* de la diversidad morfológica de chiles (*Capsicum annuum* L. y *Capsicum chinense* Jacq.) en Yucatán, Yucatán. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25:25-33.
- Latournerie-Moreno L., J. S. López-Vázquez, G. Castañón-Nájera, J. O. Mijangos-Cortés, G. Espadas-Villamil, A. Pérez-Gutiérrez y E. Ruiz-Sánchez (2015) Evaluación agronómica de germoplasma de Chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). *Agroproductividad* 8:24-29.
- Li W., S. Zhang and L. Shan (2007) Responsibility of non-stomatal limitations for the reduction of photosynthesis—response of photosynthesis and antioxidant enzyme characteristics in alfalfa (*Medicago sativa* L.) seedlings to water stress and rehydration. *Frontiers of Agriculture in China* 1:255-264.
- López A. M., J. E. Poof M. y M. A. Mijangos C. (2012) Respuesta del Chile habanero (*Capsicum chinense* L. Jacq.) al suministro de abono orgánico en Tabasco, México. *Revista Científica UDO Agrícola* 12:307-312.
- Lüttge U. (2008) *Physiological Ecology of Tropical Plants*. 2nd edition. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 458 p.
- Madhana Sekhar K., V. S. Rachapudi, S. Mudalkar and A. R. Reddy (2014) Persistent stimulation of photosynthesis in short rotation coppice mulberry under elevated CO_2 atmosphere. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 137:21-30.
- Marcelis L. F. M., E. Heuvelink, L. R. Baan Hofman-Eijer, J. Den Bakker and L. B. Xue (2004) Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *Journal of Experimental Botany* 55:2261-2268.
- Maxwell K. and G. N. Johnson (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668.
- Melis A. (1999) Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*? *Trends in Plant Science* 4:130-135.
- Pech M. A. M., G. Castañón N., J. M. Tun S., M. Mendoza E., J. O. Mijangos C., A. Pérez G. y L. Latournerie M. (2010) Efectos heteróticos y aptitud combinatoria en poblaciones de Chile dulce (*Capsicum annuum* L.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 33:353-360.
- Peñalosa A. P. S., J. F. M. Valls, B. Rosso y F. Condón (2010) Caracterización y evaluación de recursos fitogenéticos. In: Estrategias en los Recursos Fitogenéticos para los Países del Cono Sur/IIICA. PROCISUR. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Montevideo, Uruguay. pp:85-95.
- Ramírez M. M., G. Arcos C., H. Mata V. y E. Vázquez G. (2012) Jaguar, variedad de Chile habanero para México. Folleto Técnico. No. MX-0-310302-11-03-14-09-28. Campo Experimental Las Huastecas, Centro de Investigación Regional del Noreste, INIFAP. Tampico, Tamaulipas. 35 p.
- Ramírez-Luna E., C. C. Castillo-Aguilar, E. Aceves-Navarro y E. Carrillo-Ávila (2005) Efecto de productos de reguladores de crecimiento sobre la floración y amarre de fruto en Chile 'Habanero'. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 11:93-98.
- Rodríguez T. A. O., M. Yonny, M. Nazareno, C. R. Galmarini y C. A. Bouzo (2014) Eficiencia fotoquímica máxima e índice de potencial fotosintético en plantas de melón (*Cucumis melo*) tratadas con bajas temperaturas. *Revista FAVE-Ciencias Agrarias* 13:89-96.
- Ruiz-Lau N., F. Medina L. y M. Martínez E. (2011) El Chile habanero: su origen y usos. *Ciencia* 62:70-77.
- Sage R. F. and D. S. Kubien (2007) The temperature response of C_3 and C_4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 30:1086-1106.
- Samaniego-Gómez B. Y., R. Garruña, J. M. Tun-Suárez, J. Kantun-Can, A. Reyes-Ramírez and L. Cervantes-Díaz (2016) *Bacillus* spp. inoculation improves photosystem II efficiency and enhances photosynthesis in pepper plants. *Chilean Journal of Agricultural Research* 76: 409-416.
- Soria F. M. J., J. A. Trejo R., J. M. Tun S. y R. Terán S. (2002) Paquete Tecnológico para la Producción de Chile Habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Conkal, Yucatán, México. 75 p.
- Trujillo-Aguirre J. J. G., O. Gutiérrez-Alonso y C. R. Pérez-Llanes (2004) Características morfológicas de flor y fruto de nueve genotipos de Chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) colectados en Yucatán, México. In: Primera Convención Mundial del Chile. 27-29 junio, 2004. León, Guanajuato. pp:37-42.
- von Caemmerer S. and G. D. Farquhar (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387.