



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS TABASCO

POSTGRADO EN PRODUCCIÓN AGROALIMENTARIA EN EL TRÓPICO

**RESPUESTA FISIOLÓGICA DE *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, EN
CONDICIONES DE INUNDACIÓN Y DÉFICIT HÍDRICO DURANTE LA
GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO**

EDUARDO MARTÍNEZ ACOSTA

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

H. CÁRDENAS, TABASCO, MÉXICO

2016

La presente tesis, titulada: **Respuesta fisiológica de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, en condiciones de inundación y déficit hídrico durante la germinación y crecimiento**, realizada por el alumno: **Eduardo Martínez Acosta**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

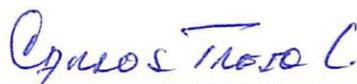
MAESTRO EN CIENCIAS
PRODUCCIÓN AGROALIMENTARIA EN EL TRÓPICO

CONSEJO PARTICULAR

Consejera: 
Dra. Luz del Carmen Lagunes Espinoza

Asesor: 
Dr. Francisco Marcelo Lara Viveros

Asesor: 
Dr. Mepivoseth Castelán Estrada

Asesor: 
Dr. Carlos Trejo López

H. Cárdenas, Tabasco, a 26 de septiembre de 2016

RESPUESTA FISIOLÓGICA DE *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, EN CONDICIONES DE INUNDACIÓN Y DÉFICIT HÍDRICO DURANTE LA GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO

Eduardo Martínez Acosta
Colegio de Postgraduados, 2016

En el presente estudio se evaluó la respuesta del estrés hídrico (inundación y déficit) en la germinación y crecimiento del chile amashito (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) bajo condiciones de invernadero. La inundación (lámina de agua de 2.5 cm) de semillas por 20 días promovió 100% de germinación a los 63 días después del tratamiento, con una tasa de germinación de 0.37 semillas día⁻¹. El tratamiento con ácido giberélico (AG) a semillas no inundadas, incrementó el porcentaje de germinación a 100%; y la tasa de germinación (1.20 semillas día⁻¹), pero este tratamiento disminuyó el peso seco de la plántula. Mientras que la inundación favoreció la germinación, el estrés por déficit hídrico inducido con polietileno glicol 8000 a diferentes potenciales afectó negativamente el porcentaje y tasa de germinación, aun cuando las semillas fueron tratadas con AG. Con este tratamiento se incrementa la longitud de la plántula y radícula. En una segunda etapa, el estrés por inundación fue aplicado a los 20, 40, 80 y 120 días después del transplante (ddt) a plántulas de chile amashito, con una duración en cada grupo de edad de 0, 5 y 10 días de inundación (lámina de agua de 2 cm sobre el nivel del suelo). Los resultados muestran disminución en el peso seco de hojas y de raíz, respecto al testigo ($p < 0.05$), solo a los 120 ddt. Pero desde los 20 ddt se observó una reducción en la conductancia estomática, tasa de fotosíntesis y de transpiración, siendo más severo el efecto en plantas de 120 ddt. Efectos similares fueron observados en el estrés por sequía aplicado a 100, 70, 50 y 25% de la humedad aprovechable. A los 80 y 120 ddt se observó una disminución en el peso seco de la biomasa aérea y radical. En plantas sometidas a 70, 50 y 25% de humedad aprovechable disminuyeron la conductancia estomática, tasa de fotosíntesis y transpiración y se inhibió la floración y fructificación.

Palabras clave: inundación, chile, germinación, desarrollo vegetativo, déficit hídrico

PHYSIOLOGICAL RESPONSE OF *Capsicum annuum* var *glabriusculum*, TO FLOODING AND WATER DEFICIT CONDITIONS DURING GERMINATION AND GROWTH

Eduardo Martínez Acosta
Colegio de Postgraduados, 2016

In this study, the response of water stress (flooding and water deficit) on the germination and growth of amashito chili (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) under greenhouse conditions was evaluated. The flooding (water depth of 2.5 cm above soil level) for 20 days promoted 100% of germination, 63 days after treatment, with a rate of 0.37 seeds day⁻¹. Treatment with gibberellic acid (GA) to unsubmerged seeds, increased germination percentage to 100%; and germination of rate (1.20 seed day⁻¹), but this treatment decreased the dry weight of the seedling. Whereas flooding favored germination, drought stress induced by polyethylene glycol 8000 at different potentials, affected the percentage and rate of germination negatively, even when seeds were treated with GA. With the GA treatment, the length of the seedling and radicle increases. In a second step, flooding stress was applied at 20, 40, 80 and 120 days after transplanting (dat) of amashito chili seedlings, with a duration of 0, 5 and 10 days of flooding (water depth of 2 cm on soil level). A decrease in dry weight of leaves and roots, was observed at 120 dat compared to the control. A reduction in stomatal conductance, photosynthesis and transpiration rate was also observed from 20 dat, the effect being more severe in plants of 120 dat. Similar effects were observed when drought stress was applied to 100, 70, 50 and 25% of field capacity moisture. At 80 and 120 dat was a decrease in root aerial biomass and root dry weight. At 70, 50 and 25% of soil humidity diminished the stomatal conductance and rate of photosynthesis and transpiration; flowering and fruiting were inhibited.

Keywords: flooding, chili, germination, vegetative growth, water deficit

El presente trabajo de investigación fue financiado con los Apoyos a la investigación otorgados al proyecto con clave 468 según registro en la matriz de investigación del Colegio de Postgraduados Campus Tabasco.

Forma parte de la Línea Generadora y de Aplicación del Conocimiento (LGAC-2): Sistemas sustentables de producción agrícola y pecuaria del Programa de Maestría en Ciencias en Producción Agroalimentaria en el Trópico (PROPAT); y de la LGAC-CP-2.

DEDICATORIA

A DIOS por darme la oportunidad de seguir existiendo y poder enfrentar cada momento de dificultad en mi vida.

A mis padres YOLANDA y GUILLERMO por el amor, cariño, apoyo y consejos, por enseñarme que en esta vida todo es posible cuando se quiere, y que la familia siempre estará para apoyarte cuando más lo necesitas.

A mi hermano JOSÉ por cada momento de felicidad que hemos podido vivir juntos, los consejos y apoyo de salir adelante aun sabiendo que la vida no es perfecta y tenemos que aprender a vivirla.

A mis tíos ANTONIO, ENRIQUE y FELIPA por los consejos y apoyo durante mi formación profesional.

A mi novia EDNA por todos los momentos de felicidad que has compartido conmigo durante estos años en el viaje de mi vida.

A toda mi familia, amigos y compañeros que forman parte de mi vida y que durante esta travesía me inspiraron para seguir adelante en mi formación profesional.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento económico, para cursar esta maestría en ciencias, que tanto me ha servido en mi formación profesional y personal, para afrontar la problemática que vive el campo y los que dependen de él.

Al Colegio de Postgraduados-Campus Tabasco por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría en Ciencias.

A la Dra. Luz del Carmen Lagunes Espinoza por brindarme sus conocimientos, tiempo, apoyo y responsabilidad para el desarrollo de la investigación de tesis de maestría en ciencias.

Al Dr. Francisco M. Lara Viveros por brindarme su amistad, conocimientos, apoyo, responsabilidad y por guiarme hacia un fortalecimiento de mi formación profesional.

Al Dr. Mepivoseh Castelán Estrada por su amistad y consejos para la realización de la tesis de maestría en ciencias.

Al Dr. Carlos Trejo López por su amistad, apoyo y los consejos brindados para la realización de la tesis de maestría en ciencias.

Al Dr. Armando Guerrero Peña, Dr. Juan Manuel Zaldívar Cruz por brindarme su conocimiento, amistad y apoyo durante mi estancia en la maestría en ciencias.

A todo el personal académico del CP-Campus Tabasco, por los conocimientos y apoyo brindados para mi formación profesional.

Al personal de servicios académicos del CP-Campus Tabasco por sus atenciones brindadas durante mi estancia.

A Edna Irene Bautista Rodríguez por sus valiosos consejos, amor, apoyo, dedicación y todos los momentos de felicidad que hemos vivido juntos, así como el aprendizaje de cada día.

A mis compañeros y amigos durante mi estancia en el CP-Campus Tabasco, (Edna, Raúl, M.C. Magín, Moisés, Gabriela, Yansi, Lilia, Nadia, Manuel, Félix, Beatriz, Rebeca, Fabián,

M.C. Erick, Dra. Araceli y Rafael) por su amistad, apoyo y convivencias durante mi estancia en la maestría en ciencias, gracias.

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS.....	xi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xiii
CAPÍTULO I	1
INTRODUCCIÓN	1
1.2. Introducción general.....	1
1.2. Objetivo general	2
1.2.1. Objetivos particulares.....	2
1.3. Hipótesis general	3
1.4. Literatura citada.....	4
CAPÍTULO II.....	7
REVISIÓN DE LITERATURA.....	7
2.1. El género <i>Capsicum</i>	7
2.2. Centro de origen y domesticación	8
2.3. Características de <i>C. annum</i>	10
2.3.1. Características Morfológicas	10
2.3.2. Requerimientos climáticos	10
2.4. Características del chile amashito	11
2.4.1. Morfológicas	11
2.4.2. Distribución.....	13
2.5. Definición de estrés	14
2.5.1. El estrés abiótico	14
2.5.1.1. Estrés hídrico.....	15
2.6. El estrés hídrico en <i>Capsicum</i>	17
2.7. Literatura citada.....	18

CAPÍTULO III.....	26
GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO RADICULAR DE <i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> BAJO ESTRÉS HÍDRICO.....	26
3.1. Introducción	26
3.2. Materiales y Métodos	27
3.2.1. Material vegetal.....	27
3.3. Resultados y Discusión	30
3.3.1. Efectos de la inundación en la germinación.....	30
3.3.2. Efectos del déficit hídrico en la germinación.....	34
3.4. Conclusiones	39
3.5. Literatura citada.....	40
CAPÍTULO IV.....	44
RESPUESTA FISIOLÓGICA DE <i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> DURANTE EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO BAJO ESTRÉS HÍDRICO	44
4.1. Introducción	44
4.2. Materiales y Métodos	45
4.2.1. Material vegetal.....	45
4.3. Resultados y Discusión	49
4.3.1. Efecto de inundación.....	49
4.3.1.1. Acumulación y repartición de la biomasa	49
4.3.1.2. Concentración de pigmentos fotosintéticos.....	55
4.3.1.3. Tasa de fotosíntesis (A), de transpiración (E) y conductancia estomática (gs)	58
4.3.1.4. Concentración de ácido abscísico.....	60
4.3.2. Efecto de déficit hídrico	61
4.3.2.1. Acumulación y distribución de la biomasa	61
4.3.2.2. Concentración de pigmentos fotosintéticos.....	69
4.3.2.3. Tasa de fotosíntesis (A), de transpiración (E) y conductancia estomática (gs)	70

4.3.2.4. Concentración de ácido abscísico.....	72
4.4. Conclusiones	73
4.5. Literatura citada.....	74
CAPÍTULO V	79
CONCLUSIONES GENERALES Y RECOMENDACIONES	79
5.1. Conclusiones generales	79
APENDICE VI.....	81
6.1. Floración y fructificación en plantas durante estrés hídrico	81

ÍNDICE DE CUADROS

Página

Cuadro 2.1. Especies del género <i>Capsicum</i> según Bosland y Votava, (2012).....	8
Cuadro 2.2. Factores de estrés biótico y abiótico en plantas según Mahajan y Tuteja (2005) .	15
Cuadro 3.1. Análisis de varianza del porcentaje y tasa de germinación de semillas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> bajo inundación.....	30
Cuadro 3.2. Efecto del periodo de inundación y aplicación de ácido giberélico (AG) en el porcentaje y tasa de germinación en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	31
Cuadro 3.3. Análisis de varianza de variables morfológicas relacionadas con la plántula de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> después de inundación y aplicación de ácido giberélico (AG). ...	33
Cuadro 3.4. Efecto del periodo de inundación y aplicación de AG en el peso individual de la plántula, longitud de plántula, longitud de radícula y la relación de longitud radícula/tallo en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	33
Cuadro 3.5. Análisis de varianza del porcentaje y tasa de germinación de semillas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> tratadas con PEG 8000 y ácido giberélico (AG).....	34
Cuadro 3.7. Análisis de varianza de variables morfológicas de plántulas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> tratadas con diferentes concentraciones de PEG 8000, y AG.....	37
Cuadro 3.8. Efecto de 5 concentraciones de polietilen glicol (PEG 8000) en el peso individual de la plántula, longitud de plántula, longitud de radícula y relación radícula/hipocotilo en semillas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	38
Cuadro 4.1. Análisis de fertilidad del suelo de procedencia y del sustrato utilizado en el experimento.....	46
Cuadro 4.2. Análisis de varianza del efecto de inundación en las variables morfológicas evaluadas en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	50
Cuadro 4.3. Análisis de varianza del efecto de inundación y edad de la planta en la concentración de los pigmentos fotosintéticos en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	57
Cuadro 4.4. Concentración de clorofilas a, b, totales y carotenoides, sobre la aplicación de tratamientos en diferentes etapas (20, 40, 80 y 120 ddt), y tiempos de inundación (0, 5 y 10 DI) en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	57
Cuadro 4.5. Análisis de varianza del efecto de inundación (I), edad de la planta (E) e interacción I x E en la tasa de fotosíntesis (A), tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (gs) en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	58
Cuadro 4.6. Análisis de varianza de la concentración de ácido abscísico en hojas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> por efecto de inundación durante 5 días, aplicada a los 40 y 80 días después del transplante.....	60

Cuadro 4.7. Análisis de varianza de las variables morfológicas y contenido relativo de agua (CRA) en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> por efecto de tratamientos de inundación.	62
Cuadro 4.8. Análisis de varianza del déficit hídrico en la concentración de pigmentos fotosintéticos en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	69
Cuadro 4.9. Efecto del déficit hídrico en la concentración de pigmentos fotosintéticos	69
Cuadro 4.10. Análisis de varianza de variables fisiológicas por efecto de déficit hídrico durante el crecimiento de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	70
Cuadro 6.1. Peso seco de frutos y número de frutos por planta de <i>C. annuum</i> cv. <i>glabriusculum</i> a los 120 ddt, sometidas a periodos de cinco y 10 días de inundación.	81
Cuadro 4.10. Peso seco de frutos y número de frutos en plantas de <i>C. annuum</i> cv. <i>glabriusculum</i> a los 120 ddt a 100 % de humedad aprovechable.	81

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

Figura 2.1. Distribución de especies de <i>Capsicum</i> en México (CONABIO, 2016).....	9
Figura 2.2. Partes de la planta de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . (A) Arquitectura de la planta, (B) forma de la hoja, (C) flor, (D) forma y color de fruto maduro. Fotos: Eduardo Martínez Acosta.	12
Figura 2.3. Mapa de distribución de <i>Capsicum. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser & Pickersgill en México (Montes, 2010).....	13
Figura 3.1. Aspecto de siembra de semillas de chile amashito en la evaluación de tratamientos de inundación en charolas con arena como sustrato y malla plástica.	28
Figura 3.2. Efecto de la aplicación de ácido giberélico (AG) después del tratamiento de inundación sobre los días para alcanzar 100% de germinación de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).	32
Figura 3.3. Efecto de 5 concentraciones de polietileno glicol (PEG 8000) en semillas tratadas con y sin AG, sobre el porcentaje de germinación en <i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).	35
Figura 4.1. Trasplante de plántulas de chile amashito 15 días después de emergencia, en un sustrato compuesto por suelo del lugar de colecta, composta (estiércol bovino, cascarilla de cacao y cachaza) y vermiculita en una proporción 10:2:1 (v/v).	46
Figura 4.2. Efecto de tratamientos de inundación (DI) en la acumulación de biomasa aérea total en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦ Fecha de floración 80 ddt, ✪ Fecha de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).	51
Figura 4.3. Efecto de tratamientos de inundación (DI) sobre la biomasa de hoja (a), biomasa de tallos (b) y biomasa de raíz (c), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).	52
Figura 4.4. Efecto de tratamientos de inundación (DI) sobre la altura de planta en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦ Inicio de floración, ✪ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).	53
Figura 4.5. Efecto de tratamientos de inundación en el área foliar (a) y área foliar específica (b), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦ Inicio de floración, ✪ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).	54
Figura 4.6. Efecto de tratamientos de inundación (DI) en la relación hoja/tallo (a) y relación tallo/raíz (b), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦	

Inicio de floración, ✿ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	55
Figura 4.7. Efecto de tratamientos de inundación (DI) en la relación biomasa aérea/raíz en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦ Inicio de floración, ✿ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	56
Figura 4.8. Formación de raíces adventicias en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> por efecto de 5 días de inundación, en plantas de 20 días después del trasplante.	56
Figura 4.9. Efecto de tratamientos de inundación en la tasa de fotosíntesis (a), transpiración (b) y conductancia estomática (c), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	59
Figura 4.10. Efecto de cinco días de inundación en la concentración de ácido abscísico (ABA) en hojas de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> , a los 40 y 80 días después del trasplante	61
Figura 4.11. Efecto del déficit hídrico sobre la biomasa aérea total en diferentes edades después del trasplante de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	63
Figura 4.12. Efecto del déficit hídrico en la biomasa de hoja (a), tallo (b) y raíz (c) a diferentes edades después del trasplante en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	64
Figura 4.13. Efecto del déficit hídrico sobre la altura de planta a diferentes edades después del trasplante en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	65
Figura 4.14. Efecto del déficit hídrico en el área foliar (a) y área foliar específica (b), aplicados a diferentes edades después del trasplante en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$)....	66
Figura 4.15. Efecto del déficit hídrico en el contenido relativo de agua, aplicado a diferentes edades después del trasplante en <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	67
Figura 4.16. Efecto del déficit hídrico en la relación hoja/tallo (a) y la relación tallo/raíz (b), aplicados a diferentes edades después del trasplante de <i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> . 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).....	68

Figura 4.17. Efecto del déficit hídrico sobre la relación de biomasa aérea/raíz en diferentes edades después del trasplante de *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$). 68

Figura 4.19. Efecto del déficit hídrico sobre la concentración de ácido abscísico a los 80 días después del trasplante..... 72

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.2.Introducción general

El género *Capsicum* fue uno de los primeros en ser domesticado en las regiones Mesoamericana y Andina del continente americano (Pickersgill, 1969), y comprende alrededor de 25 especies, de las que *C. annuum*, *C. frutescens* L., *C. baccatum* L., *C. pubescens* Ruiz. & Pav., y *C. chinense* Jacq., son las de mayor importancia económica a escala mundial (Pickersgill, 2007; Perry *et al.*, 2007). De estas cinco especies domesticadas, *C. annuum*, es la que presenta mayor variación en tamaño, forma y color de sus frutos.

En México, el área comprendida entre Sinaloa, al noreste, hasta Tabasco en el sureste, es descrita como el centro de domesticación de *C. annuum* var. *annuum* (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009), donde su progenitor silvestre *C. annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser and Pickersgill (Pickersgill, 1971) se encuentra en forma silvestre y semidomesticada. Por lo que es común encontrarlo en la zona costera del país, desde Sonora a Chiapas por el Pacífico y de Tamaulipas a Yucatán y Quintana Roo por el Golfo de México, donde recibe los nombres locales de "piquín", "chiltepín" o "amashito", para designar a los morfotipos con frutos de forma alargada y redonda, respectivamente (Montes, 2010; Cano-Vázquez *et al.*, 2015).

En Tabasco *C. annuum* var. *glabriusculum*, conocido como "chile amashito", forma parte de la cultura culinaria (Centurión *et al.*, 2004), y dado que no es cultivado de forma comercial, sus poblaciones naturales están sometidas a una presión alta de recolección, lo que pone en riesgo su sobrevivencia (Castañón-Nájera *et al.*, 2008 y 2010).

La sobrevivencia en tiempo y espacio de las poblaciones de *C. annuum* var. *glabriusculum* es afectada por la acción depredadora del hombre, las quemas de restos de cosechas, la deforestación, la expansión de áreas urbanas, la agricultura con uso excesivo de agroquímicos y a fenómenos asociados al cambio climático (Bran *et al.*, 2007; Alonso *et al.*, 2010). Estas poblaciones naturales son un recurso genético nativo valioso para usos potenciales multifuncionales (alimentos, farmacología, industria o cadenas productivas), y una reserva de genes que expresan un rango amplio de respuestas fenotípicas que pueden ser aprovechadas en la mejora genética de *C. annuum* (Hernández-Verdugo *et al.*, 2012). Particularmente, se ha observado que poblaciones silvestres de *C. annuum* que crecen en condiciones naturales en el noroeste de México presentan diferenciación en la forma, tamaño

y número de semillas por fruto, en respuesta a factores climáticos como la temperatura y la cantidad de agua disponible (Hernández-Verdugo *et al.*, 2012). También se ha observado tolerancia a sequía durante la germinación de la semilla de esta especie (Reynerio *et al.*, 2010). Por otro lado, la inundación ocasionada por las fluctuaciones en el nivel de agua, particularmente su duración y frecuencia tienen efectos sobre los bancos de semillas (Ge *et al.*, 2013) y afecta la regeneración de muchas especies (Trowbridge *et al.*, 2004; Battaglia y Sharitz, 2006). Cuando los periodos de inundación alternan con temporadas de baja precipitación y temperaturas elevadas se ha observado que afectan además de la germinación, el crecimiento y desarrollo de las plantas (Jones, 2002; Pérez-Ramos y Marañón, 2009) y el género *Capsicum* es considerado como sensible a la inundación. Fluctuaciones en la precipitación anual son comunes en Tabasco, por lo que es posible que los fenómenos asociados al cambio climático, principalmente aumento de temperatura y cambios en niveles de humedad pueden estar afectando el crecimiento y desarrollo de las poblaciones naturales de chiles silvestres en el estado. Actualmente se desconoce el efecto de factores generadores de estrés como inundación y sequía en la germinación y desarrollo de estas poblaciones naturales, aspecto importante en la dinámica de los bancos de semillas en los agroecosistemas donde se localizan, para su sobrevivencia y para su futuro desarrollo agronómico. En este contexto surgen las siguientes preguntas de investigación. ¿Cuál es el efecto de inundación y déficit hídrico en la germinación de semillas de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*? ¿La inundación y el déficit hídrico tienen un efecto negativo en el crecimiento y desarrollo de *C. annuum* var. *glabriusculum*?

1.2. Objetivo general

Determinar el efecto de la inundación y del déficit hídrico en la germinación y el crecimiento del chile amashito (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Duna) Heiser & Pickersgill), en condiciones de invernadero.

1.2.1. Objetivos particulares

- a) Determinar el efecto de la inundación en la viabilidad de las semillas, el porcentaje de germinación y crecimiento radicular en condiciones de laboratorio.
- b) Determinar el efecto de déficit hídrico en la viabilidad de las semillas, el porcentaje de germinación y crecimiento radicular en condiciones de laboratorio.

- c) Evaluar el efecto de la inundación sobre la producción de biomasa y parámetros fisiológicos durante el crecimiento.
- d) Evaluar el efecto de déficit hídrico sobre la producción de biomasa y parámetros fisiológicos durante el crecimiento.

1.3. Hipótesis general

Cuando el chile amashito es sometido a condiciones de inundación y déficit hídrico durante la germinación y crecimiento, se afectan la viabilidad y germinación de las semillas, la producción de biomasa y los parámetros fisiológicos, lo que conduce a una baja germinación y reducción en su desarrollo vegetativo.

1.4. Literatura citada

Aguilar-Meléndez, A., P. L. Morrel, M. Roose and K. Seung-Chul. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; *Solanaceae*) from Mexico. *American Journal of Botany* 96(6):1190-1202.

Battaglia, L. L., and R. R. Sharitz. 2006. Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia* 147(1):108-18.

Bran, R. A. A., C. Moya, P. Ponce, D., Marta Álvarez y M. Varela. 2007. Diagnóstico participativo de las condiciones socioculturales asociadas a la conservación de los chiles silvestres (*Capsicum* spp.) en la Depresión Central de Chiapas, México. *Cultivos Tropicales* 28(1):69-73.

Cano-Vázquez, A., M. C. López-Peralta, H. A. Zavaleta-Mancera, N. Cruz-Huerta, I. Ramírez-Ramírez, A. Gardea-Béjar y V. A. Gonzales-Hernández. 2015. Variación en grados de latencia en semillas entre colectas de chile piquín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*). *Botanical Sciences* 93(1):175-184.

Castañón-Nájera, G., L. Latournerie-Moreno, M. Mendoza-Elos, A. Vargas-López, H. Cárdenas-Morales. 2008. Colección y caracterización de chile (*Capsicum* spp) en Tabasco, México. *International Journal of Experimental Botany* 77:189-202.

Castañón-Nájera, G., L. Latournerie-Moreno, J. M. Leshner-Gordillo, E. de la Cruz-Lázaro, M. Mendoza-Elos. 2010. Identificación de variables para caracterizar morfológicamente colectas de chile (*Capsicum* spp.) en Tabasco, México. *Universidad y ciencia, Trópico Húmedo* 26(3):225-234.

Centurión, H. D., J. Espinoza, M. y J. G. Cázares, C. 2004. Inventario de recursos fitogenéticos agroalimentarios de Tabasco. Fundación Produce Tabasco A.C., ISPROTAB, UJAT, SIGOLFO. 143 p.

Ge, X., J. Liu y R. Wang. 2013. Effects of flooding on the germination of seed banks in the Nansi Lake wetlands, China. *Journal of Freshwater Ecology* 28(2):225-237.

Hernández-Verdugo, S., F. Porras, A. Pacheco-Olvera, R. G. López-España, M. Villarreal-Romero, S. Parra-Terraza y T. Osuna E. 2012. Caracterización y variación ecogeográfica de poblaciones de chile (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) silvestre del noroeste de México. *Polibotánica* 33:175-191.

Jones, R. J. 2002. Effect of duration of flooding on germination and emergence of sown *Stylosanthes* seed. *Tropical Grasslands* 36:97-101.

Montes, H. S. 2010. Recopilación y análisis de la información existente de las especies del género *Capsicum* que crecen y se cultivan en México. INIFAP. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. 1-84 p.

Pérez-Ramos, I. M. y T. Marañón. 2009. Effects of waterlogging on seed germination of three Mediterranean oak species: Ecological implications. *Acta Oecologica* 35:422–428.

Perry, L., R. Dickau, S. Zarrillo, I. Holst, D. M. Pearsall, D. R. Piperno, M. J. Berman, R. G. Cooke, K. Rademaker, A. J. Ranere, J. S. Raymond, D. H. Sandweiss, F. Scaramelli, K. Tarble, and J. A. Zeidler. 2007. Starch fossils and the domestication and dispersal of Chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. *Science* 315:986-988.

Pickersgill, B. 1969. The archeological record of chili peppers (*Capsicum* spp.) and the sequence of plant domestication in Peru. *American Antiquity* 34:54-61.

Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25:683-691.

Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100:925-940.

Reynerio, A. A. B., B. Zambrano C., P. Ponce, D., R. Quiroga, M. y M. A. Rosales, E. 2010. Análisis de las características morfométricas y del sitio con relación a la variabilidad del timpinchile (*Capsicum annuum* L. var *glabriusculum* sin *aviculare*). *Quehacer Científico en Chiapas* 1(9):37-50.

Trowbridge, W. B., S. Kalmanovitz and M. W. Schwartz. 2004. Growth of valley oak (*Quercus Lobata* Nee) in four floodplain environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology* 00:1-8.

CAPÍTULO II

REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. El género *Capsicum*

A nivel mundial se producen 31,116,944 t de chile (*Capsicum* sp.), siendo el principal productor China con 15, 800,000 t. México ocupa el segundo lugar a nivel mundial con una producción de 2, 294,400 t (FAOSTAT, 2014). Las principales variedades de chiles que se cultivan son el jalapeño, serrano, poblano, morrón y habanero. El principal productor es el estado de Chihuahua con 562 mil toneladas al año, seguido del estado de Sinaloa con 556 mil y el estado de Zacatecas con 348 mil toneladas. El chile es el 8° cultivo con mayor valor generado en la agricultura nacional, alcanzando alrededor de 13 mil mdp anualmente (SAGARPA, 2015).

Sus usos son múltiples, en la industria se elaboran una gran variedad de productos, y en el mercado se encuentran chiles congelados, deshidratados, encurtidos y enlatados; en pastas y en una infinita variedad de salsas; se utiliza como materia prima para la obtención de colorantes y de resinas para fines industriales (SIAP, 2014). La tradición del consumo de chile en México ha perdurado desde tiempos prehispánicos y forma parte de la dieta diaria de los mexicanos. Las preferencias de consumo por las personas son de tipo afectivo-cognitivo con base en la percepción de estímulos que se transforman en necesidades dentro de su contexto sociocultural y territorial (Castellón-Martínez *et al.*, 2012). Por otro lado Rodríguez-del Bosque (2005), señala que los consumidores prefieren consumir el chile piquín en un porcentaje similar al chile jalapeño, debido a que el consumidor lo identifica y compara en cuanto a los efectos en la digestión. Los tipos de chile más cultivados (serrano y jalapeño) generan molestia estomacal (acidez y agruras), en comparación al chile piquín. Algunos reportes locales señalan que este tipo de chile “alivia” el daño ocasionado por la gastritis (Montes *et al.*, 2006). El chile piquín que se consume en México es, en su mayoría, recolectado de plantas silvestres (Cano-Vázquez *et al.*, 2015). Esta percepción de demanda y utilización en la cocina local puede favorecer la conservación de estos chiles nativos regionales (Castellón-Martínez *et al.*, 2012).

2.2. Centro de origen y domesticación

El género *Capsicum*, pertenece a la familia Solanaceae (Eshbaugh, 1993). Por su nivel de consumo, el fruto del chile es ampliamente cultivado y tiene su origen en América (Perry *et al.*, 2007). Especies de éste género fueron las primeras en ser domesticadas en Mesoamérica y Sudamérica (Pickersgill, 1969). El género *Capsicum* cuenta con 25 especies y 4 variedades (Cuadro 2.1)

Cuadro 2.1. Especies del género *Capsicum* según Bosland y Votava, (2012)

Especies y variantes de <i>Capsicum</i>	
<i>C. annuum</i>	<i>C. geminifolium</i>
var. <i>glabriusculum</i>	<i>C. hookerianum</i>
var. <i>annuum</i>	<i>C. hunzikerianum</i>
<i>C. baccatum</i>	<i>C. lanceolatum</i>
var. <i>baccatum</i>	<i>C. leptopodium</i>
var. <i>pendulum</i>	<i>C. longidentatum</i>
<i>C. caballeroi</i>	<i>C. lycianthoides</i>
<i>C. campylopodium</i>	<i>C. minutiflorum</i>
<i>C. cardenasii</i>	<i>C. mirabile</i>
<i>C. ceratocalyx</i>	<i>C. parvifolium</i>
<i>C. chacoense</i>	<i>C. pereirae</i>
<i>C. chinense</i>	<i>C. praetermissum</i>
<i>C. coccineum</i>	<i>C. pubescens</i>
<i>C. cornutum</i>	<i>C. recurvatum</i>
<i>C. dimorphum</i>	<i>C. rhomboideum</i>
<i>C. eximium</i>	<i>C. schottianum</i>
<i>C. friburgense</i>	<i>C. scolnikianum</i>
<i>C. frutescens</i>	<i>C. tovarii</i>
<i>C. galapagoense</i>	<i>C. villosum</i>

Existen cinco especies domesticadas en América; *C. annuum*, *C. baccatum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. pubescens* (Perry y Flannery, 2007). Estas se desarrollaron en tres distintos centros de origen: *C. annuum* L. en México; *C. chinense* Jacq. y *C. frutescens* L. en la cuenca del Amazonas; y *C. baccatum* L. y *C. pubescens* Ruiz & Pav. en la región de Bolivia y Perú. Es probable que hayan sido domesticadas en diferentes tiempos, en los últimos 6 mil años (Pickersgill, 1969). En México se han identificado tres especies domesticadas: *C. annuum*

var. *annuum*, *C. chinense* y *C. pubescens*. También se encuentran otras dos especies, una semidomesticada y otra silvestre, *C. frutescens* y *C. annum* var. *glabriusculum* (Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989).

Mesoamérica es considerada como centro de domesticación de *C. annum*, esta especie varía en tamaño, forma y color de los frutos (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009). *C. annum* y su progenitor silvestre *C. annum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pickersgill (sinónimo var. *aviculare*) presentan también una alta variabilidad genética (Laborde y Pozo, 1982). En México, chiles silvestres del género *Capsicum* se encuentran distribuidos en toda la zona costera del país, desde Sonora a Chiapas por el Pacífico y de Tamaulipas a Yucatán y Quintana Roo por el Golfo de México (Figura 2.1), en donde reciben un sinnúmero de nombres locales, entre ellos "piquín", "chiltepín", "amashito", para designar a los frutos de forma alargada y redonda (Montes, 2010).

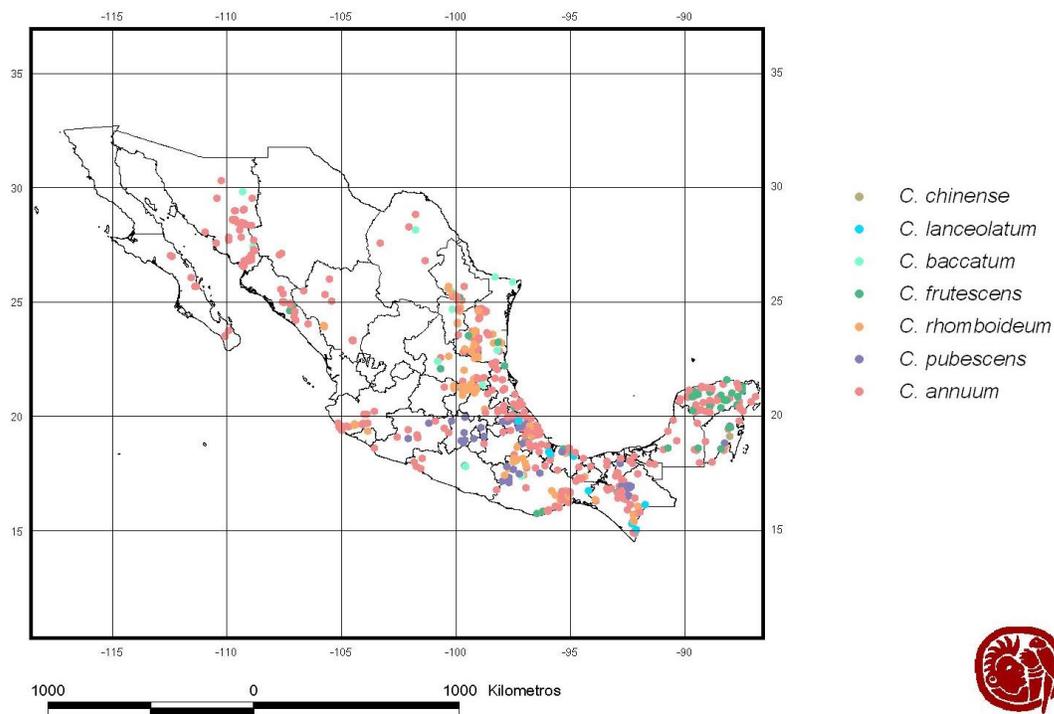


Figura 2.1. Distribución de especies de *Capsicum* en México (CONABIO, 2016)

C. annum var. *glabriusculum* es una especie semi-domesticada y ampliamente consumida en el sureste de México. En Tabasco es conocido como "amashito" (González-Cortés *et al.*, 2015) y forma parte de la cultura culinaria del estado (Centurión *et al.*, 2004). Por lo anterior

sus poblaciones naturales están sometidas a una alta presión de recolección, lo que pone en riesgo su sobrevivencia (Castañón-Nájera *et al.*, 2008 y 2010).

2.3. Características de *C. annuum*

2.3.1. Características Morfológicas

Esta especie presenta un comportamiento anual o perenne. Su altura normal es de 60 cm. Tiene tallos erectos con ramas; son de color verde oscuro. Sus raíces llegan a profundizar entre 60 y 120 cm. Hacia los lados también se extienden hasta 1.20 m. Las hojas son planas, simples y de forma alargada y ovoide. Las flores son hermafroditas, y se forman en las axilas de las ramas; son de color blanco y a veces púrpura. El color verde de los chiles se debe a que acumulan grandes cantidades de clorofila (SIAP, 2014), mientras que los carotenoides responsables de la coloración naranja o rojiza en *Capsicum* son la capsantina y capsorrubina (Rastrepo, 2006). El picor (pungencia) en los chiles se debe a la presencia de un grupo de compuestos conocidos como capsaicinoides que se sintetizan y acumulan en el tejido placentario, son amidas formadas por la unión de la vainillilamina con un ácido graso (Vázquez-Flota *et al.*, 2007). La capsaicina es un alcaloide que se encuentra principalmente en los frutos de *Capsicum* dando el sabor picante (Reyes-Escogido *et al.*, 2011), su fórmula $C_{18}H_{27}O_3N$, y su nomenclatura es [(E)-N-(4-hidroxi-3-metoxibencil)-8-metil-6-nonenamida] (Cedrón, 2013).

2.3.2. Requerimientos climáticos

El chile es considerado una planta exigente en temperatura, ésta influye en su crecimiento, en su fertilidad, e incluso en las dimensiones del fruto, de tal modo que no se desarrollará correctamente a menos que se provean temperaturas determinadas. Si las temperaturas son demasiado bajas el fruto es delgado y puntiagudo y si son demasiado altas el fruto es redondo. Para fructificación requiere aproximadamente 15 °C, por debajo de este nivel el chile va sufriendo progresivamente daños irreversibles que dan lugar a crecimiento deficiente, caída de frutos y flores jóvenes, y necrosis de las hojas.

La temperatura óptima para la germinación es de 25 a 30 °C. Temperaturas de 14 a 25 °C durante el día y de 20 a 21 °C por la noche, aseguran un buen crecimiento vegetativo en los primeros estadios del crecimiento y también aseguran el buen crecimiento de la planta después del trasplante. Después del trasplante, las raíces sólo se desarrollarán bien si la

temperatura del suelo es de 22 a 24 °C, requiriendo para un buen crecimiento posteriormente una temperatura diurna del aire igual o mayor de 28-30 °C. No obstante una temperatura inferior a 10-12 °C o superior a 35 °C son desfavorables para el desarrollo del fruto (FAO, 2002).

Las plantas silvestres se han adaptado a regiones donde la escasez de agua es uno de los principales factores que limitan la productividad (Nieto-Garibay *et al.*, 2009). Hernández-Verdugo *et al.* (2012) menciona que la temperatura y la cantidad de agua disponible durante el crecimiento y reproducción de las plantas son factores importantes para la diferenciación de las poblaciones *C. annuum* silvestre que crecen en condiciones naturales. Las plantas a menudo están sujetas a periodos de déficit hídrico durante su ciclo de vida (Chaves *et al.*, 2002).

Los chiles silvestres son recursos valiosos para la mejora de *C. annuum* debido a su variabilidad genética, la cual se refleja en un rango amplio de respuestas fenotípicas, particularmente en tolerancia a sequía durante la germinación de la semilla (Alonso *et al.*, 2010). La baja germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum* ha sido tradicionalmente un problema para su establecimiento a nivel comercial, debido a un fenómeno de latencia fisiológica (Cano-Vázquez *et al.*, 2015), sin embargo la cubierta no restringe la germinación; ya que si esta se remueve se induce la emergencia de la radícula (Watkins y Cantliffe, 1983).

2.4. Características del chile amashito

2.4.1. Morfológicas

El chile amashito, es una planta arbustiva de hasta 1.5 m de alto, de tallo verde, no leñoso, flexible, subcostillado, pubescente a casi glabro, ramas ascendentes y extendidas (Figura 2.2A). Presenta hojas solitarias o en pares, ovado-lanceoladas o eclipsolanceoladas, subpubescentes a glabras en ambas superficies, base cuneada a abruptamente acuminada en el peciolo, ápice acuminado, margen liso y de 2 a 8 cm de largo por 0.7 a 3 cm de ancho; peciolo de 0.5 a 2 cm de largo (Figura 2.2B).

Presenta flores simples axilares, de pedicelo verde redondo y de 1.3 a 2.5 cm, flexible y curvado en el ápice durante la floración, rígido y erecto en etapa de fruto. Cáliz de 2 a 4 mm de largo, subcónico o truncado y cortamente pentalobulado; corola blanca, rotado-

campanulada con pétalos oblongo-elípticos a ovado-lanceoladas, de 6 a 9 mm de largo por 3 a 5 mm de ancho; estambres con un pedicelo verde-blanquecino de 1 a 1.5 mm, anteras verde oscuro, dehiscentes longitudinalmente, de 1.5 a 2.5 mm; ovario súpero, estilo blanco, delgado de 5 a 6 mm, estigma redondo (Figura 2.2C).

El fruto es una baya ovoide a globosa de 6 a 10 mm de largo y 4 a 8 mm de ancho (Figura 2.2D), verde al inicio y anaranjado a rojizo al madurar; lisa y lustrosa, extremadamente picante; 6 a 15 semillas pardo-amarillentas, subcirculares y comprimidas, de 2 a 3 mm de largo y de 1 a 2 mm de ancho (Centurión *et al.*, 2000). Estos crecen en posición vertical y son de pedúnculo alargado. Estas características los hacen atractivos a los pájaros para alimentarse, los cuales se consideran como los principales dispersores de la semilla ya que no perciben la pungencia (Medina-Martínez *et al.*, 2010).

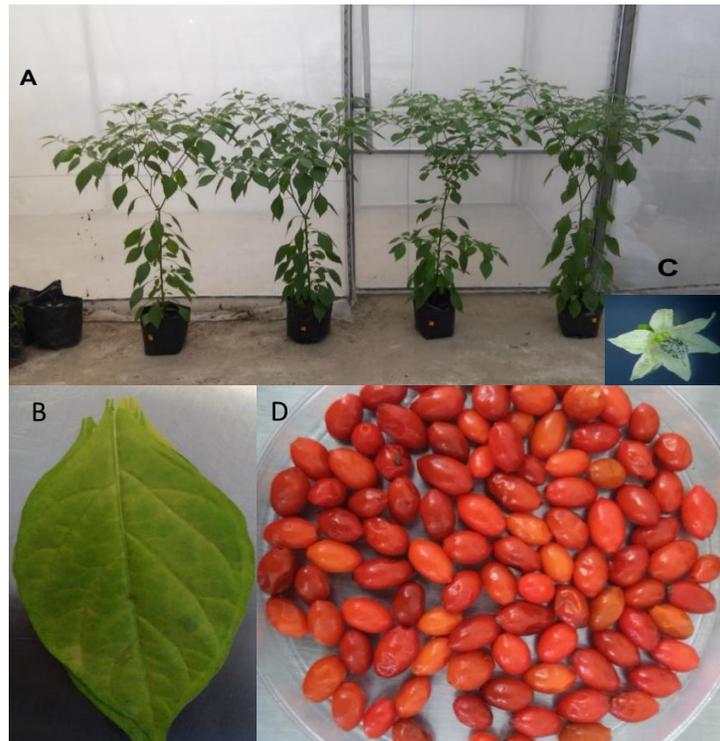


Figura 2.2. Partes de la planta de *C. annuum* var. *glabriusculum*. (A) Arquitectura de la planta, (B) forma de la hoja, (C) flor, (D) forma y color de fruto maduro. Fotos: Eduardo Martínez Acosta.

Las plantas alcanzan su madurez reproductiva entre los seis y diez meses de edad. La floración comienza durante los meses de mayo y dura hasta agosto, y la fructificación es de mayo a octubre (Araiza *et al.*, 2011).

2.4.2. Distribución

El chile amashito es posible encontrarlo en sitios no perturbados de la selva baja caducifolia, así como a orillas de los caminos, en huertos, potreros y bajo la vegetación remanente a orillas de los campos de cultivo. Esta especie crece silvestre bajo la sombra de árboles o arbustos, en zonas con altitudes menores a 1300 msnm (Rodríguez-del Bosque, 2005). En México se encuentra ampliamente distribuido (Figura 2.3) en zonas aledañas a las costas, donde se registra una variación morfológica amplia. En el norte del país se conoce como chile piquín. En Chiapas, los chiles silvestres y semidomesticados se localizan en zonas rurales, principalmente en pendientes de áreas montañosas que reciben mayor sombra de los árboles, donde se recolectan para su consumo (Alonso *et al.*, 2010). Estas áreas también presentan la mayor diversidad de este tipo de chiles y condiciones adecuadas para la conservación de la variabilidad *in situ* (Bran *et al.*, 2012).

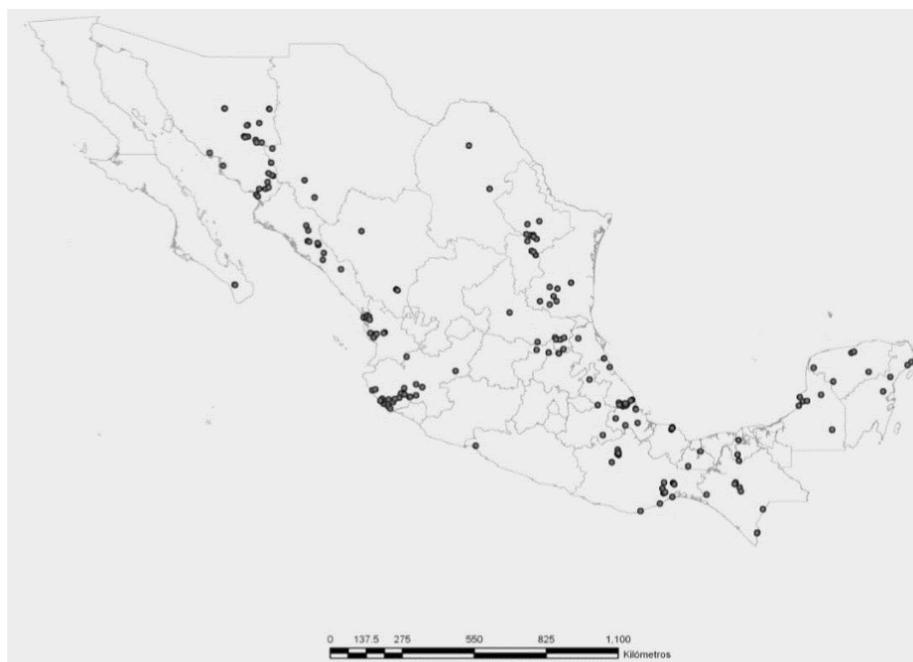


Figura 2.3. Mapa de distribución de *Capsicum. annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pickersgill en México (Montes, 2010).

Las poblaciones naturales de chiles silvestres y semidomesticados son sujetas a la acción depredadora del hombre, el uso excesivo de agroquímicos y la deforestación, lo que amenaza su sobrevivencia en tiempo y espacio (Bran *et al.*, 2007). Estudios realizados en el estado de Chiapas han mostrado que estas poblaciones se encuentran amenazadas y en peligro de

extinción por las quemas de restos de cosechas y bosques, que afectan los lugares adecuados para su sobrevivencia; la aplicación de herbicidas y el establecimiento de nuevas poblaciones urbanas, las cuales han modificado su hábitat disminuyendo el número de poblaciones (Alonso *et al.*, 2010).

2.5. Definición de estrés

El estrés se define como cualquier alteración en las condiciones ambientales que pueda reducir, o influir de manera adversa, en el crecimiento o desarrollo normal de una planta (Salisbury y Ross, 1994).

El medio ambiente es determinante en la evolución de los organismos, ya que induce la selección de mecanismos que les permiten su sobrevivencia y adaptación a las condiciones cambiantes del mismo. Para ello han adoptado estrategias que les llevan a modificar su metabolismo, regular su velocidad de crecimiento o modificar sus programas de diferenciación y así sobrevivir en condiciones adversas. Por lo general, durante los periodos de crecimiento activo las células son susceptibles al estrés, mientras que en periodos quiescentes son resistentes (Folch-Mallol *et al.*, 2004). Los factores ambientales como la temperatura, la humedad, la intensidad de la luz, el suministro de agua, minerales y CO₂, influyen en el crecimiento de las plantas (Akula y Aswathanarayana, 2011). En el ambiente natural, las plantas están sujetas a dos tipos de estrés: bióticos y abióticos (Cramer *et al.*, 2011), como lo muestra Mahajan y Tuteja (2005) (Cuadro 2.2).

2.5.1. El estrés abiótico

El estrés abiótico está dado por temperatura altas, salinidad alta, exceso o falta de agua, exceso o falta de nutrientes, entre otros (Cuadro 2.2), teniendo efectos negativos en el crecimiento y desarrollo de células (Hirt y Shinozaki, 2004). Este estrés produce cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y moleculares, perturbando el crecimiento de plantas y la productividad, y eventualmente el rendimiento (Rao *et al.*, 2016). La adaptación de las plantas a condiciones abióticas está mediada por una compleja red de factores de transcripción y otros genes reguladores que controlan múltiples enzimas de defensa, las proteínas y las vías que las sintetizan. Los abióticos causan grandes pérdidas a la producción agrícola en todo el mundo y la falta de agua es el principal (Suzuki *et al.*, 2005).

Cuadro 2.2. Factores de estrés biótico y abiótico en plantas según Mahajan y Tuteja (2005)

Estrés abiótico

1. Frío (frío y heladas)
2. Calor (temperaturas altas)
3. Salinidad (sal)
4. Sequía (déficit de agua)
5. Exceso de agua (inundación)
6. Radiación (intensidad alta de rayos ultravioleta y luz visible)
7. Productos químicos y contaminantes (metales pesados, pesticidas y aerosoles)
8. Estrés oxidativo (especies reactivas de oxígeno y ozono)
9. Viento (arena y partículas de polvo en el viento)
10. Carencia de nutrientes en el suelo

Estrés biótico

1. Patógenos (virus, bacterias y hongos)
 2. Insectos
 3. Herbívoros
 4. Roedores
-

2.5.1.1. Estrés hídrico

El estrés hídrico ya sea por falta o por exceso de agua en el suelo es una de las principales causas de muerte en plantas (Tambussi, 2004). El estrés dado por exceso de agua provoca una disminución en el crecimiento y supervivencia de las plantas, frecuentemente por inducir cierre estomático, principalmente en plantas C3 (Akhtar y Nazir, 2013). Este estrés provoca el bloqueo de oxígeno a las raíces e inhibe así la respiración, resultando en una severa disminución de energía en las células y un efecto importante en el proceso metabólico de las plantas (Kumutha *et al.*, 2008).

La saturación de los suelos por efecto de inundación durante periodos prolongados tiene un efecto negativo en casi todas las plantas, resultado de la lenta difusión de gases en el agua (Armstrong y Drew, 2002), lo que dificulta el suministro de oxígeno a las raíces y reduce la respiración y, en consecuencia, la fotosíntesis (Voeselek *et al.*, 2006). Sin embargo muchas especies vegetales tienen la habilidad para desarrollar mecanismos que les permiten crecer en condiciones de inundación por ejemplo producción de lenticelas hiperatrofiadas, aerenquimas y raíces adventicias (Kozlowski, 1984).

La inundación periódica de los suelos afecta la regeneración de muchas especies (Trowbridge *et al.*, 2005; Battaglia y Sharitz, 2006) y cuando los periodos de inundación alternan con eventos de precipitación baja y temperaturas elevadas se ha observado que afectan además de la germinación, el crecimiento y desarrollo de las plantas (Jones, 2002; Pérez-Ramos y Marañón, 2009). Las fluctuaciones en el nivel de agua, particularmente su duración y frecuencia tienen efectos sobre los bancos de semillas y controlan el funcionamiento de los ecosistemas. Ge *et al.*, (2013) indican que la inundación puede retardar la germinación, además que existe variación en la respuesta a la inundación por las especies vegetales, es decir la tolerancia a la inundación es específica, lo que puede cambiar drásticamente la composición de una comunidad vegetal. Muchas especies vegetales responden a la inundación de manera similar a como lo hacen a la sequía; reduciendo su crecimiento, mostrando clorosis y senescencia de las hojas (Hurng *et al.*, 1994).

El estrés por déficit hídrico se produce en respuesta a un ambiente escaso en agua, en donde la tasa de transpiración excede a la absorción de agua, éste no sólo ocurre cuando hay poca agua en el ambiente, sino también por temperaturas bajas y por una salinidad elevada del suelo. Estas condiciones, capaces de inducir una disminución del agua disponible en el citoplasma de las células, también se conoce como estrés osmótico (Moreno, 2009).

El estrés por déficit hídrico es considerado uno de los más relevantes, tanto desde una perspectiva ecológica como agronómica. Aunque ha sido señalado que no siempre es el factor central, está claro que el déficit hídrico es el principal factor abiótico que limita la distribución geográfica y el rendimiento de la mayoría de los cultivos. Diversos y numerosos procesos de la planta pueden ser alterados por el estrés por déficit hídrico. Las respuestas pueden ser transitorias o bien involucrar cambios en la expresión génica (Tambussi, 2004). Las plantas han respondido a este tipo de estrés desarrollando evolutivamente adaptaciones tanto a nivel morfológico como anatómico y celular (Nilsen y Orcutt, 1996; Moreno, 2009), y es durante esta condición que las células permanecen más pequeñas y las hojas tienen menor desarrollo y, en consecuencia, se reduce el área foliar. Sin embargo la magnitud del efecto de la sequía depende de la intensidad y la duración de ésta, así como de la etapa fenológica en que se encuentre el cultivo (Núñez *et al.*, 1998).

Diferentes procesos fisiológicos pueden ser afectados por una falta de agua como la conductancia estomática que se reduce a medida que aumenta el estrés hídrico en hojas a

causa del cierre de estomas. De igual forma tiende a reducir la transpiración foliar y aumentar la resistencia estomática, el potencial hídrico de la hoja disminuye al incrementar el estrés hídrico, y por ende menor crecimiento vegetativo y producción de biomasa (Quintal *et al.*, 2012).

2.6. El estrés hídrico en *Capsicum*

Las especies del género *Capsicum* en general son consideradas como sensibles a la inundación; después de 24 h de estar en inundación se reducen la conductancia estomática y la tasa fotosintética (Pezeshki y Sundstrom, 1988). Efectos similares fueron observados por Ismail y Davies (1997) en condiciones de invernadero. La inundación indujo cierre estomático, reducción en el crecimiento de las hojas e incremento en el contenido de ácido abscísico en flores y hojas, pero no se observó efecto en el potencial de agua de la planta después de 4 días. En otras Solanáceas como el tomate (*Solanum lycopersicum*), se ha observado que la pérdida de función de la señalización de la raíz contribuye al cierre estomático durante la inundación (Else *et al.*, 2009). En Chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.), el estrés hídrico disminuye la altura de planta, el diámetro basal, el volumen de raíces y la biomasa. El déficit hídrico en *C. annuum* se traduce en reducciones significativas del potencial hídrico foliar y del rendimiento (Quintal *et al.*, 2012).

Un gen que codifica a un grupo de proteínas relacionadas con la protección de las plantas en condiciones de estrés abiótico, es el gen LEA por sus siglas en inglés (Late embryogenesis abundant). Un gen LEA, CaLEA73, ha sido extraído y clonado en semillas de *Capsicum annuum*. Este gen se expresa durante varias etapas fenológicas así como también en respuesta al estrés por frío y aplicaciones exógenas de ácido abscísico (Acosta-García *et al.*, 2015). Los genes LEA inducen que proteínas se acumulen en niveles altos durante la etapa madura de la embriogénesis, antes del inicio de la desecación de la semilla. Algunas de ellas también se acumulan en tejidos vegetativos en respuesta al estrés osmótico generado por diversos agentes ambientales (deshidratación, salinidad, frío y congelamiento) (Moreno, 2009).

2.7. Literatura citada

Acosta-García, G., A. M. Chapa-Oliver, J. R. Millán-Almaraz, R. G. Guevara-González, E. Cortez-Baheza, R. M. Rangel-Cano, J. G. Ramírez-Pimentel, A. Cruz-Hernández, L. Guevara-Olvera, J. E. Aguilera-Bibian, M. Hernández-Salazar, and I. Torres-Pacheco. 2015. CaLEA 73 gene from *Capsicum annuum* L. enhances drought and osmotic tolerance modulating transpiration rate in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Canadian Journal of Plant Science* 95:227-235.

Aguilar-Meléndez, A., P. L. Morrel, M. Roose and K. Seung-Chul. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; *Solanaceae*) from Mexico. *American Journal of Botany* 96(6):1190–1202.

Akhtar, I. and N. Nazir. 2013. Effect of Waterlogging and Drought Stress in Plants. *Intl. J. Water Resources & Environ Sciences* 2(2):34-40.

Akula, R. y G. Aswathanarayana, R. 2011. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior* 6(11):1720-1731.

Alonso B. R. A., B. Zambrano C., P. Ponce, D., R. Quiroga, M. y M. A. Rosales, E. 2010. Análisis de las características morfométricas y del sitio con relación a la variabilidad del timpinchile (*Capsicum annuum* L. var *glabriusculum* sin *aviculare*). *Quehacer Científico en Chiapas* 1(9):37-50.

Araiza, N. L., E. Araiza, L. y J. G. Martínez, M. 2011. Evaluación de la germinación y crecimiento de plántula de chiltepín (*Capsicum annuum* L variedad *glabriusculum*) en invernadero. *Revista Colombiana de Biotecnología* XIII(2):170-175.

Armstrong, W., and M. Drew, C. 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (Eds.). In: *Plant Roots: the Hidden Half*. Marcel Dekker, New York, USA, pp. 729–761.

Battaglia, L. L., and R. R. Sharitz. 2006. Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia* 147(1):108-18.

Bosland, P. W. y Votava, E. J. 2012. Peppers: vegetable and spice *Capsicums*. 2ed. Department of Plant and Environmental Sciences, New Mexico State University, Las Cruces, New Mexico, USA.

Bran, R. A. A., B. Zambrano, C., R. Quiroga, M., M. A. Rosales, E. y P. Ponce, D. 2012. Caracterización morfológica y molecular de la variabilidad genética del timpinchile (*Capsicum annum* L. var. *glabriusculum* sin. *aviculare*) en Chiapas. Quehacer Científico en Chiapas 1(13):4-18.

Bran, R. A. A., C. Moya, P. Ponce, D., Marta Álvarez y M. Varela. 2007. Diagnóstico participativo de las condiciones socioculturales asociadas a la conservación de los chiles silvestres (*Capsicum* spp.) en la Depresión Central de Chiapas, México. Cultivos Tropicales 28(1):69-73.

Cano-Vázquez, A., M. C. López-Peralta, H. A. Zavaleta-Mancera, N. Cruz-Huerta, I. Ramírez-Ramírez, A. Gardea-Béjar y V. A. Gonzales-Hernández. 2015. Variación en grados de latencia en semillas entre colectas de chile piquín (*Capsicum annum* var. *glabriusculum*). Botanical Sciences 93 (1):175-184.

Castañón-Nájera, G., L. Latournerie-Moreno, J. M. Lesher-Gordillo, E. de la Cruz-Lázaro, M. Mendoza-Elos. 2010. Identificación de variables para caracterizar morfológicamente colectas de chile (*Capsicum* spp.) en Tabasco, México. Universidad y ciencia, Trópico Húmedo 26(3):225-234.

Castañón-Nájera, G., L. Latournerie-Moreno, M. Mendoza-Elos, A. Vargas-López, H. Cárdenas-Morales. 2008. Colección y caracterización de chile (*Capsicum* spp) en Tabasco, México. International Journal of Experimental Botany 77:189-202.

Castellón-Martínez, É., J. L. Chávez-Servia, J. C. Carrillo-Rodríguez y A. M. Vera-Guzmán. 2012. Preferencias de consumo de chiles (*Capsicum annum* L.) nativos en los valles centrales de Oaxaca, México. Revista Fitotecnia Mexicana 35 (5):27-35.

Cedron, J. C. 2013. La Capsaicina. Revista de Química PUCP. 27(1-2).

Centurión, H. D., M. Espinosa, J., C. Cazares, J. G. 2000. Catálogo de Plantas de Uso Alimentario Tradicional en la Región Sierra del Estado de Tabasco. Fundación Produce Tabasco, A.C.

Centurión. H. D., M. Espinoza, J., C. Cázares, J. G. 2004. Inventario de recursos fitogenéticos agroalimentarios de Tabasco. Fundación Produce Tabasco A.C., ISPROTAB, UJAT, SIGOLFO. 143 p.

Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodríguez, C. P. P. Ricardo, M. L. Osório, I. Carvalho, T. Faria and C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field: Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89:907-916.

CONABIO, 2016. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/bioseguridad/pdf/21864_sg7.pdf. (Consultado en 2016).

Cramer, G. R., K. Urano, S. Delrot, M. Pezzotti and K. Shinozaki. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biology* 11:163.

Else, M. A., F. Janowiak, C. Atkinson, J. and M. Jackson. B. 2009. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll a fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. *Annals of Botany* 103:313-323.

Eshbaugh, W. H. 1993. Peppers: History and exploitation of a serendipitous new crop discovery. 132-139. In: Janick, J. and J. E. Simon (eds.), *new crops*. Wiley, New York.

FAO, 2002. Food and Agriculture Organization of the United Nations. El Cultivo Protegido en Clima Mediterráneo. <http://www.fao.org/docrep/005/s8630s/s8630s00.htm#Contents>. (Consultado en 2016).

FAOSTAT, 2014. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/S>. (Consultado en 2016).

Folch-Mallol, J. L., A. Garay-Arroyo, F. Lledías, A. A. Covarrubias, R. 2004. La respuesta a estrés en la levadura *Saccharomyces cerevisiae*. Revista Latinoamericana de Microbiología 46(1-2):24-46.

Ge, X., J. Liu and R. Wang. 2013. Effects of flooding on the germination of seed banks in the Nansi Lake wetlands, China. Journal of Freshwater Ecology 28(2):225–237.

González-Cortés, N., R. Jiménez, V., E. C. Guerra, B., H. Silos, E. y E. Payro, de la C. 2015. Germinación del chile amashito (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) en el sureste mexicano. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 11:2211-2218.

Hernández-Verdugo, S., F. Porras, A. Pacheco-Olvera, R. G. López-España, M. Villarreal-Romero, S. Parra-Terraza y T. Osuna E. 2012. Caracterización y variación ecogeográfica de poblaciones de chile (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) silvestre del noroeste de México. Polibotánica 33:175-191.

Hirt, H. and K. Shinozaki. 2004. Plant Responses to Abiotic Stress. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Edition 1, 4:302.

Hurng, W. P., H. S. Lur, C-K Liao y C.H. Rao. 1994. Role of abscisic acid, ethylene and polyamines in flooding promoted senescence of tobacco leaves. Plant Physiology 143:102-105.

Ismail, M. R. and W. J. Davies. 1997. Water relations of *Capsicum* genotypes under water stress. Biologia Plantarum 39(2):293-297.

Jones, R. J. 2002. Effect of duration of flooding on germination and emergence of sown *Stylosanthes* seed. Tropical Grasslands 36:97-101.

Kozlowski, T. T. 1984. Plant responses to flooding. BioScience 34:162-167.

Kumutha, D., R. K. Sairam, K. Ezhilmathi, V. Chinnusamy, y R.C. Meena. 2008. Effect of waterlogging on carbohydrate metabolism in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.): Upregulation of sucrose synthase and alcohol dehydrogenase. Plant Science 175:706-716.

Laborde, J. A. C., O. Pozo, C. 1982. Presente y pasado del chile en México. SARH-INIA. Publicación especial No. 85. México. pp: 77.

Loaiza-Figueroa, F., K. Ritland., J.A. Laborde, C. and S.D. Tanksley. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (*Solanaceae*) in Mexico. *Plant Systematic and Evolution* 165:159-188.

Luna-Flores, W., Estrada-Medina, H., Jiménez-Osornio, J. J. M., Pinzón-López, L. L. 2012. Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. *Terra Latinoamericana* 30(4): 343-353.

Mahajan, S. y N. Tuteja. 2005. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 444:139-158.

Medina-Martínez, T., H. Villalón-Mendoza, J. M. Pérez-Hernández, G. Sánchez, R., S. Salinas-Hernández. 2010. Avances y perspectivas de investigación del chile piquín en Tamaulipas, México. *CienciaUAT* 4(4): 16-21.

Montes S. H. 2010. Recopilación y análisis de la información existente de las especies del género *Capsicum* que crecen y se cultivan en México. *Campo Experimental Bajío*, INIFAP. 74 p.

Montes, H. S., M. Ramírez, M.H. Villalón, M.T. Medina, M.A. Morales, C.E., Heredia, G.J.M., Soto. R.R., López de, L.A., Cardona, E. y Martínez T.H.L. 2006. Conservación y aprovechamiento sostenible de chile silvestre (*Capsicum* spp., *Solanaceae*) en México. En: López L.P y Montes H.S. (eds.). 2006. Avances de investigación de la red de hortalizas del SINAREFI. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Bajío. Celaya, Gto. México. 466 p. (Libro Científico Núm. 1). 71-134.

Moreno F. L.P. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. *Agronomía Colombiana* 27(2):179-191.

Nieto-Garibay, A., E. Troyo-Diéguez A, J. L. García-Hernández, B. Murillo-Amador, F. H. Ruíz-Espinoza, y E. Pimienta-Barrios. 2009. Efecto del estrés hídrico edáfico en emergencia

y desarrollo de plántula en las especies de Chile *Capsicum frutescens* L. y *Capsicum annuum* L. Tropical and Subtropical Agroecosystems 12: 353-360.

Nilsen, E.T. y D.M. Orcutt. 1996. Physiology of plants under stress. Abiotic factors. John Wiley and Sons, New York, NY.

Núñez, B. A., J. Ritchie, y A. J. M. Smucker. 1998. El efecto de sequía en el crecimiento, la fotosíntesis y la intercepción de luz en frijol común. Agronomía Mesoamericana 9(2):01-08.

Pérez-Ramos I.M. y T. Marañón. 2009. Effects of waterlogging on seed germination of three Mediterranean oak species: Ecological implications. Acta Oecologica 35:422-428.

Perry, L. y K. V. Flannery. 2007. Precolumbian use of chili peppers in the Valley of Oaxaca, Mexico. PNAS, 104(29):11905-11909.

Perry, L., R. Dickau, S. Zarrillo, I. Holst, D. M. Pearsall, D. R. Piperno, M. J. Berman, R. G. Cooke, K. Rademaker, A. J. Ranere, J. S. Raymond, D. H. Sandweiss, F. Scaramelli, K. Tarble, and J. A. Zeidler. 2007. Starch fossils and the domestication and dispersal of Chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. Science 315:986-988.

Pezeshki, S.R. y F.J. Sundstrom. 1988. Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of *Capsicum annuum* L. Scientia Horticulturae 35:27-35.

Pickersgill, B. 1969. The archeological record of chili peppers (*Capsicum* spp.) and the sequence of plant domestication in Peru. American Antiquity 34:54-61.

Quintal, O. W. C., A. Pérez-Gutiérrez, L. Latournerie, M., C. May-Lara, E. Ruiz, S. y A. J. Martínez, C. 2012. Uso de agua, potencial hídrico y rendimiento de Chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). Revista Fitotecnia Mexicana 35(2):155-160.

Rao, N. K. S., K. S. Shivashankara and R. H. Laxman. 2016. Abiotic stress physiology of horticultural crops. Springer India. Edition 1. pp. 368.

Restrepo, G. M. 2006. Oleorresinas de *Capsicum* en la industria alimentaria. Revista Lasallista de Investigación 3(2):43-47.

Reyes-Escogido, M. de L., E. G. Gonzalez-Mondragon y E. Vazquez-Tzompantzi. 2011. Chemical and pharmacological aspects of capsaicin. Review. *Molecules* 16: 1253-1270.

Rodríguez-del Bosque, L. A. 2005. Preferencia del consumidor por el chile piquín en comparación con otros chiles en el Noreste de México. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 11(2):279-281.

SAGARPA, 2015. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. <http://www.gob.mx/sagarpa/articulos/produccion-del-chile-mexicano>. (Consultado en 2016).

Salisbury, F. B., y C. W. Ross. 1992. *Fisiología vegetal*. 4ed. Grupo editorial Iberoamericana. Nebraska 199, México, DF.

SIAP, 2014. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. <http://www.siap.gob.mx/chile-verde/>. (Consultado en 2016).

Suzuki, N., L. Rizhsky, H. Liang, J. Shuman, V. Shulaev, and R. Mittler. 2005. Enhanced tolerance to environmental stress in transgenic plants expressing the transcriptional coactivator multiprotein bridging factor 1c. *Plant Physiology* 139:1313-1322.

Tambussi, E.A. 2004. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. Tesis. Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques Facultat de Biologia Departament de Biologia Vegetal. Universitat de Barcelona.

Trowbridge, W.B., S. Kalmanovitz y M. W. Schwartz. 2005. Growth of valley oak (*Quercus Lobata* Nee) in four floodplain environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology* 176:157–164.

Vázquez-Flota, F., M. de L. Miranda-Ham, M. Monforte-González, G. Gutiérrez-Carbajal, C. Velázquez-García y Y. Nieto-Pelayo. 2007. La biosíntesis de capsaicinoides, el principio picante del chile. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30(4):353-360.

Voesenek, L.A.C.J., T. D. Colmer, R. Pierik, F.F. Millenaar, A.J.M. Peeters. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytol.* 170: 213-226.

Watkins, J. T. and D. Cantliffe, J. 1983. Mechanical resistance of the seed coat and endosperm during germination of *Capsicum annuum* at low temperature. *Plant Physiology* 72:146-150.

CAPÍTULO III

GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO RADICULAR DE *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* BAJO ESTRÉS HÍDRICO

3.1. Introducción

En México, poblaciones silvestres o semidomesticadas de *C. annuum* se encuentran distribuidas en todo el país, incluyendo el estado de Tabasco (Pickersgill, 1971; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009), donde presentan una diversidad morfológica amplia que comprende a *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser y Pickersgill (Castañón-Nájera *et al.*, 2008). Esta variante de *C. annuum* es conocida en Tabasco como “chile amashito” (González-Cortés *et al.*, 2015) y forma parte de la cultura culinaria del estado y del sureste de México (Centurión *et al.*, 2004). Se puede localizar bajo sombra en sitios no perturbados de selva baja caducifolia, en traspatios, y bajo vegetación remanente a orillas de plantaciones o de cultivos anuales (Alonso *et al.*, 2010; Hernández-Verdugo *et al.*, 2012), y la diseminación y germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum* es dependiente de la escarificación al pasar por el tracto digestivo de numerosas especies de aves (Araiza *et al.*, 2011). Estas formas silvestres o semidomesticadas de *C. annuum* están sujetas, durante su germinación y crecimiento, a fluctuaciones en el nivel de agua, particularmente en duración y frecuencia que han sido agudizadas por las variaciones climáticas prevalecientes en los últimos años en el estado y que se estima se incrementen para el 2050 (Arreguín-Cortés *et al.*, 2014).

C. annuum es una especie que no tolera las condiciones húmedas y cálidas prevalecientes en las zonas bajas tropicales (Pickersgill, 2007), pero *C. annuum* var. *glabriusculum* germina y crece bajo estas condiciones climáticas tropicales, aunque se desconoce si las fluctuaciones en humedad del suelo tienen un efecto sobre la germinación de esta especie. Muchas especies vegetales responden a la inundación de manera similar a como lo hacen a la sequía; limitando la productividad (Castañeda-Castro *et al.*, 2015). En el caso de *C. frutescens*, una especie semidomesticada de zonas áridas y semiáridas de México, se ha observado que presenta adaptación a potenciales hídricos bajos durante la germinación (Nieto-Garibay *et al.*, 2010).

Aunado a los efectos del cambio climático, las poblaciones silvestres o semidomesticadas de *C. annuum* var. *glabriusculum* están siendo sometidas a una presión alta debido a la

recolección de frutos que son usados para consumo humano, los cambios en el uso del suelo, el uso de agroquímicos y la deforestación (Bran *et al.*, 2007; Alonso *et al.*, 2010), lo que puede tener consecuencias adversas en la regeneración de sus poblaciones. En este contexto es necesario comprender los efectos del estrés hídrico en la germinación de esta especie, para plantear alternativas sustentables que permitan mejorar la tasa de germinación para su manejo ecológico o agronómico. Los efectos de estrés por inundación o de déficit hídrico durante la germinación de esta especie no han sido estudiados. En base a lo anterior el objetivo de este trabajo fue determinar el efecto de diferentes periodos de inundación, así como de potenciales osmóticos simulando estrés por déficit hídrico, sobre la germinación y crecimiento radicular de *C. annuum* var. *glabriusculum*.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Material vegetal

Los frutos de chile fueron colectados durante el mes de mayo de 2015 en una población silvestre de *C. annuum* var. *glabriusculum* crecida bajo sombra de cacao, en el ejido Rafael Martínez de Escobar del municipio de Huimanguillo, Tabasco (17°43' .269" N, 93°22' .973" O). En el laboratorio de Fisiología Vegetal del CP-Campus Tabasco se extrajeron las semillas, se lavaron con agua destilada y secaron a temperatura ambiente. Previo al establecimiento de experimentos se realizó la prueba de viabilidad a las semillas, utilizando una solución al 1% de cloruro de tetrazolio. La viabilidad inicial de las semillas, así determinada, fue del 100%.

Experimento 1. Efecto de inundación sobre viabilidad, porcentaje de germinación y crecimiento radicular

Lotes de 70 semillas por triplicado se colocaron en charolas de plástico (24 cm largo, 7.5 cm alto, 15 cm ancho), utilizando arena como sustrato. A cada charola, se puso una capa de 4 cm de arena, y encima se colocó una malla plástica sobre la cual se colocaron las semillas (Figura 3.1). Estas fueron cubiertas con más arena (1 cm). Enseguida, a la charola se le adicionó agua destilada cubriendo todo hasta una altura de 2.5 cm sobre el nivel de la arena. Los tratamientos de inundación fueron 0, 5, 10 y 20 días.



Figura 3.1. Aspecto de siembra de semillas de chile amashito en la evaluación de tratamientos de inundación en charolas con arena como sustrato y malla plástica.

Durante la aplicación de los tratamientos, las charolas fueron mantenidas en una cámara de crecimiento marca *Lumistell*^{MR} modelo ICP-18, a una temperatura de 25 °C y fotoperiodo de 10 h luz/14 h oscuridad (simulando el fotoperiodo de otoño). Al finalizar el tiempo de cada tratamiento (5, 10 y 20 días con inundación), más un testigo (0 días con inundación), se sacaron las semillas de las cajas con arena y se lavaron con agua destilada.

Al término de los tratamientos de inundación, del total, se tomaron 20 semillas por triplicado para realizar una prueba de viabilidad. Para ello se colocaron en un vaso de precipitado de 10 mL y se les agregó 1 mL de cloruro de tetrazolio al 1% durante 24 h. Estos vasos se forraron con aluminio y se mantuvieron en completa oscuridad a temperatura ambiente (26 °C). Paralelamente, de las semillas restantes, se tomaron lotes de 50 semillas por triplicado, los que se dividieron en dos grupos de 25 semillas cada uno. Un grupo fue tratado durante 24 h con ácido giberélico (AG) a una concentración de 500 ppm y otro grupo sin tratamiento de AG. Cada grupo fue puesto a germinar en cajas Petri entre capas de papel absorbente durante 20 días, a una temperatura de 25 °C y fotoperiodo de 10 h luz/14 h oscuridad. Diariamente se contabilizó el número de semillas germinadas. Se consideró semilla germinada cuando la radícula había emergido al menos 2 mm. Al final del experimento, se midió la longitud de las plántulas germinadas y radículas en cada grupo de muestras con un

vernier (precisión 0.1mm). Para medir el peso seco, las plántulas y radículas se secaron a 60 °C y se pesaron en una balanza analítica marca ADAM (precisión 0.0001g).

Experimento 2. Efecto del estrés hídrico sobre viabilidad, porcentaje de germinación y crecimiento radicular

Se prepararon soluciones de Polietilen Glicol 8000 (PEG 8000) para obtener potenciales osmóticos de -0.31, -0.46, -0.66, -1.06 y -1.46 MPa más un testigo sin PEG, de acuerdo a Michel *et al.* (1983); se disolvieron 0, 154, 191, 230, 297, y 350 g de PEG 8000 en 1 L de agua desionizada respectivamente. Previo a la aplicación de los tratamientos, lotes de 25 semillas por triplicado fueron tratados con y sin una solución de 500 ppm de AG por 24 h. Los dos lotes de semillas (con y sin AG) se colocaron en cajas Petri, entre papel absorbente humedecido con agua desionizada (0 MPa) o las soluciones de PEG 8000 correspondientes. Enseguida, se colocaron en una cámara de crecimiento marca *Lumistell*^{MR} a temperatura de 25 °C y fotoperiodo de 10 h luz/14 h oscuridad (simulando fotoperiodos de otoño). La germinación se contabilizó diariamente durante 28 días después de la siembra (dds). El riego con agua destilada o soluciones de PEG 8000 fue diario para mantenerlas húmedas. Trascurridos los 28 días después de la siembra (dds) se calculó el porcentaje y velocidad de germinación y se midió el crecimiento de la plántula y radícula con ayuda de un vernier (precisión 0.1mm). Se secaron a 60 °C para obtener el peso seco con una balanza analítica marca ADAM (precisión 0.0001g).

Al término del periodo de germinación, a las semillas no germinadas se les realizó la prueba de viabilidad con cloruro de tetrazolio al 1%. Estas fueron lavadas con agua destilada para eliminar el residuo de las soluciones de PEG 8000 y colocadas en un vaso de precipitado de 10 mL forrado con aluminio para evitar la entrada de luz, al que se le agregó 1 mL de cloruro de tetrazolio. Al término de 24 h se realizó el conteo de semillas viables.

En ambos experimentos, el porcentaje de germinación (PG) fue calculado con la formula:

$$PG = \frac{NSG}{NTSS} \times 100$$

Dónde: NSG = Número de semillas germinadas, NTSS = Número total de semillas sembradas. Los datos obtenidos fueron transformados con la función arcoseno para obtener una distribución normal.

La tasa de germinación (semillas día⁻¹) se calculó de acuerdo a la fórmula;

$$TG = \sum(ni)/t,$$

Dónde: ni= número de semillas germinadas en día; t= tiempo de germinación desde la siembra hasta la germinación de la última semilla.

Los datos resultantes fueron sometidos a análisis de varianza, considerando como tratamientos, el tiempo de inmersión en agua (0, 5, 10 y 20 días) y la aplicación de AG (con y sin) para el experimento 1; y el potencial osmótico (0, -0.31, -0.46, -0.66, -1.06 y -1.46 MPa), y la aplicación de AG (con y sin) para el experimento 2. Pruebas de medias de Tukey fueron aplicadas para distinguir diferencias entre tratamientos utilizando el programa estadístico SAS (SAS, 2010).

3.3. Resultados y Discusión

3.3.1. Efectos de la inundación en la germinación

El análisis de varianza mostró diferencias significativas en las variables porcentaje y tasa de germinación, con inundación (I) y ácido giberélico (AG) y la interacción de ambos (I*AG) (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Análisis de varianza del porcentaje y tasa de germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum* bajo inundación.

Factor de variación	Porcentaje de germinación	Tasa de germinación (semillas día ⁻¹)
	Cuadrado Medio	
Inundación (I)	0.41***	0.02**
Ácido giberélico (AG)	0.85***	5.63***
I*AG	0.68***	0.03***
Error	0.01	0.00012

** , *** P< 0.01, 0.0001

La inundación tuvo un efecto favorable promoviendo la germinación de semillas de chile amashito (Cuadro 3.2). En semillas inundadas durante 20 días, el porcentaje de germinación fue del 100% mientras que en el tratamiento sin inundación fue solo del 8%. En contraste a los 20 días, la germinación de semillas no inundadas, pero si tratadas con AG fue del 100% y el tiempo de inundación no cambió este porcentaje. Respecto a la tasa de germinación, aun cuando la inundación promovió la germinación este proceso fue lento, con sólo 0.37 semillas día⁻¹ a los 20 días de inundación. Esta tasa de germinación se aceleró en las semillas tratadas con AG (1.25 semillas día⁻¹) aún sin tratamiento de inundación.

Cuadro 3.2. Efecto del periodo de inundación y aplicación de ácido giberélico (AG) en el porcentaje y tasa de germinación en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Periodo de inundación (días)	Porcentaje de germinación		Tasa de germinación (semillas día ⁻¹)	
	Sin AG	Con AG	Sin AG	Con AG
0	8.0 b	100.0 a	0.08 c	1.25 a
5	93.3 a	96.0 a	0.28 b	1.20 a
10	89.3 a	100.0 a	0.29 b	1.25 a
20	100.0 a	96.0 a	0.37 b	1.20 a

Letras diferentes por variable indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

Como ya se mencionó, los periodos de inundación promovieron la germinación de las semillas de chile amashito (Figura 3.2), aunque en semillas sin AG el proceso fue lento, alcanzando el 100% de germinación de 67 a 82 días después de siembra, con un promedio de 63 días. En contraste la aplicación de AG a semillas después del tratamiento de inundación aceleró la tasa de germinación alcanzando el 100% a los 20 días después de siembra.

C. annuum var. *glabriusculum* presenta latencia fisiológica no profunda que es interrumpida por la acción del ácido giberélico, incrementando el porcentaje y tasa de germinación (Araiza *et al.*, 2011; Prado-Urbina *et al.*, 2015; Cano-Vázquez *et al.*, 2015), lo cual se confirma en este estudio, ya que semillas sin AG y sin inundación solo presentaron un 8% de germinación y con AG el 100% a los 20 dds. Pero la inundación tiene un efecto escarificador de las semillas, que parece incidir sobre la permeabilidad de la testa, lo cual podría tener implicaciones en la germinación de semillas de las poblaciones silvestres o

semidomesticadas de esta especie. Aunque Kozlowski (1984) indica que la inundación puede ser favorable o perjudicial para la germinación, dependiendo de la profundidad y duración. Estos efectos y sus interacciones deberán ser estudiados en *C. annuum* var. *glabriusculum* para un mejor entendimiento del efecto de la inundación sobre la germinación.

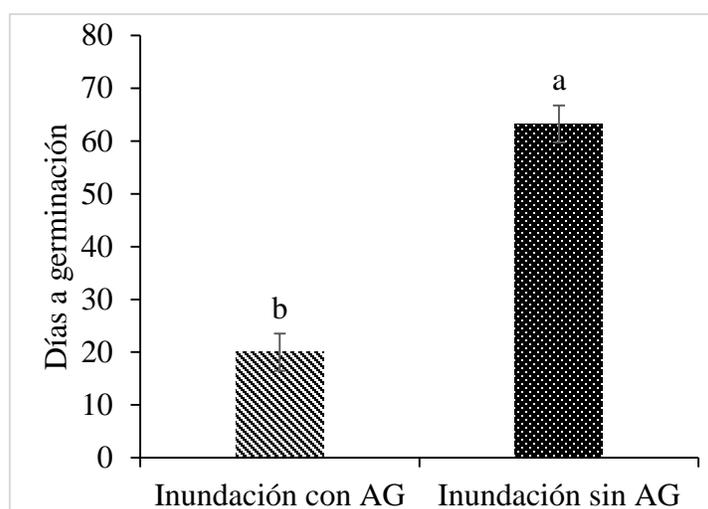


Figura 3.2. Efecto de la aplicación de ácido giberélico (AG) después del tratamiento de inundación sobre los días para alcanzar 100% de germinación de *C. annuum* var. *glabriusculum*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El análisis de varianza (Cuadro 3.3) mostró un efecto altamente significativo del efecto Inundación (I) y del ácido giberélico (AG) en la longitud de radícula y la relación longitud de radícula/hipocotilo. La interacción I x AG fue también altamente significativa. Sin embargo para el peso individual de plántula solo se observaron efectos altamente significativos de la interacción (I x AG).

Se observó que el peso individual de la plántula se incrementa por efecto de la inundación desde un periodo de 5 días (Cuadro 3.4). Pero sin inundación, la aplicación de AG incrementó el peso de la plántula. Con AG el efecto de inundación parece disminuir el peso de la plántula, aunque las diferencias entre periodos no fueron significativas. La longitud de plántula se incrementó por aplicación de AG sin tratamiento de inundación. Al aplicarse la inundación no se observaron diferencias significativas por efecto del tiempo en semillas sin y con AG.

La longitud de radícula se incrementa por efecto de AG, aún sin inundación (Cuadro 3.4). Pero el efecto de inundación incrementa la longitud de radícula desde el periodo de 5 días y se mantiene hasta los 20 días. Con AG e inundación también se incrementa la longitud de la radícula, aunque en menor grado que solo con la inundación.

Cuadro 3.3. Análisis de varianza de variables morfológicas relacionadas con la plántula de *C. annuum* var. *glabriusculum* después de inundación y aplicación de ácido giberélico (AG).

Factor de variación	Peso individual de plántula (mg)	Longitud plántula (cm)	Longitud radícula (cm)	Relación longitud radícula/hipocotilo
	Cuadrado medio			
Inundación (I)	0.18 ns	2.07 ns	3.26***	1.54***
Ácido giberélico (AG)	0.52 ns	0.07 ns	1.16*	1.63***
I*AG	3.62**	1.12 ns	1.25**	0.66***
Error	0.38	0.94	0.16	0.04

*, **, *** P<0.05, 0.01, 0.0001, significativo, muy significativo, altamente significativo, respectivamente. ns: no significativo.

La relación longitud de radícula/hipocotilo sin AG confirma este incremento mayor de la longitud de radícula, lo que puntualiza que el peso individual de plántulas se incrementa debido a que la inundación promueve el crecimiento de la radícula.

Cuadro 3.4. Efecto del periodo de inundación y aplicación de AG en el peso individual de la plántula, longitud de plántula, longitud de radícula y la relación de longitud radícula/tallo en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Periodo de inundación (días)	Peso individual de plántula (mg)		Longitud de plántula (cm)		Longitud radícula (cm)		Relación radícula/hipocotilo	
	Sin AG	Con AG	Sin AG	Con AG	Sin AG	Con AG	Sin AG	Con AG
	0	0.82b	2.85a	2.95a	4.33a	0.98c	1.85bc	0.34d
5	2.69a	1.53ab	4.74a	4.48a	3.08a	1.84bc	1.85ab	0.7d
10	2.69a	1.7ab	5.29a	4.74a	3.51a	2.68ab	1.98a	1.3bc
20	2.74a	1.69ab	4.71a	4.57a	3.1a	2.55ab	1.93a	1.27c

Letras diferentes por columna indican diferencias significativas entre tratamientos (p≤0.05).

El crecimiento menor de la radícula por el efecto combinado del periodo de inundación y la aplicación de AG, puede ser debido a un efecto de competencia entre el crecimiento de la plántula y el de la raíz, donde el AG al actuar sobre la división celular del embrión posiblemente incrementó la velocidad de división de la plúmula en detrimento de la proliferación de la raíz (Bohórquez-Sandoval *et al.*, 2011). Por otra parte también pudo ser debido a una interacción entre la inundación y el AG, donde los niveles de AG aportados indujeron el crecimiento del hipocotilo, como un mecanismo de escape a la inundación (Colebrook *et al.*, 2014).

3.3.2. Efectos del déficit hídrico en la germinación

El análisis de varianza mostró efecto altamente significativo y significativo del efecto de la aplicación de PEG 8000 para inducir déficit hídrico, y de AG en el porcentaje y tasa de germinación (Cuadro 3.5). La interacción PEG x AG fue significativa solo para velocidad de germinación.

Cuadro 3.5. Análisis de varianza del porcentaje y tasa de germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum* tratadas con PEG 8000 y ácido giberélico (AG).

Factor de variación	Porcentaje de germinación	Tasa de germinación (semillas día ⁻¹)
	Cuadrado medio	
PEG	1.21***	1.36***
AG	0.99**	1.87***
PEG*AG	0.08 ns	0.21*
Error	0.05	0.06

*, **, *** P<0.05, 0.01, 0.0001= significativo, muy significativo, altamente significativo, respectivamente. ns= no significativo. **PEG**: Polietilen glicol 8000, **AG**: ácido giberélico

La germinación es de las etapas más críticas y sensibles en el ciclo de una planta, donde factores ambientales como la sequía pueden comprometer seriamente la germinación de poblaciones naturales de *C. annuum* var. *glabriusculum*. El polietilen glicol ha sido usado para inducir déficit hídrico en plantas, debido a su movilidad, ausencia de toxicidad en células vegetales, y a que no presenta reacción con sustancias químicas ni biológicas (Castañeda-Castro *et al.*, 2015). En este estudio la modificación de los potenciales osmóticos con polietilen glicol 8000 (PEG 8000) para simular efecto de déficit hídrico en semillas de chile amashito (Figura 3.3), tuvo un efecto negativo en el porcentaje y tasa de germinación. En

semillas sin AG, la germinación disminuye desde el potencial osmótico de -0.31 MPa, para llegar a 0% de germinación a partir del potencial de -0.46 MPa. En contraste la aplicación de AG tuvo un efecto amortiguador sobre la disminución de la germinación inducida por el incremento en los potenciales osmóticos. La germinación también disminuyó gradualmente desde -0.31 MPa, para llegar a 0% de germinación al potencial de -1.46 MPa.

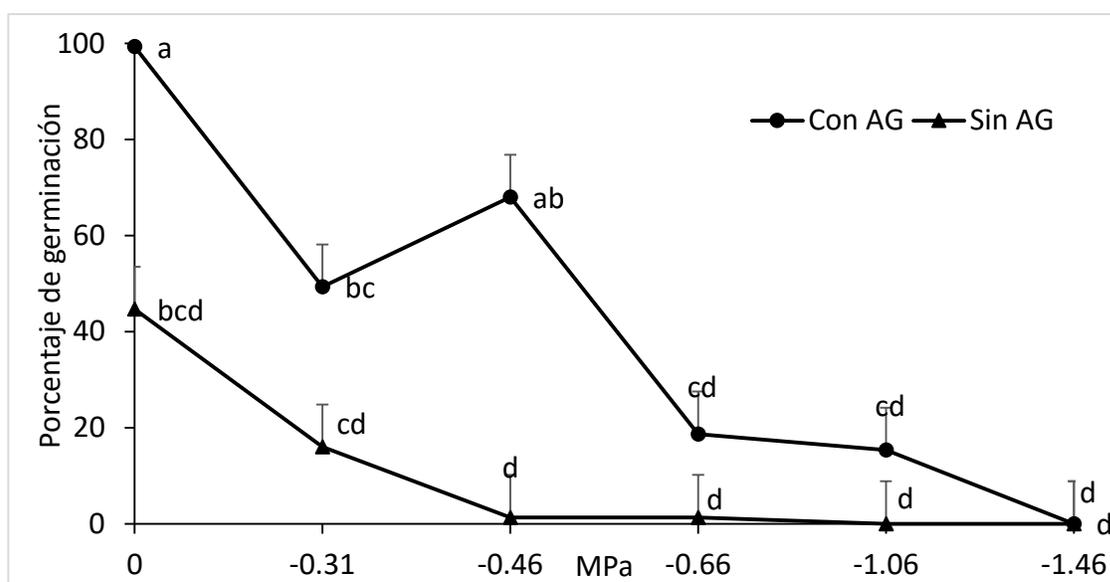


Figura 3.3. Efecto de 5 concentraciones de polietilen glicol (PEG 8000) en semillas tratadas con y sin AG, sobre el porcentaje de germinación en *Capsicum annum* var. *glabriusculum*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El estrés hídrico provocado por el polietilen glicol que reduce la germinación de chile amashito se ha observado en *C. annum* cv. Sera Demre (Demir y Mavi, 2008) y también en otras especies. Ahora bien el efecto positivo del ácido giberélico sobre la germinación de semillas de chile aún bajo estrés osmótico, pudo deberse a la activación de la multiplicación celular del embrión, debilitamiento de las paredes del endospermo al actuar sobre los galactomananos que la integran y a la movilización de las reservas almacenadas para apoyar el crecimiento (Deaquiz-Oyola y Burgos-Avila, 2013), lo que ejerció una presión mayor para la toma de agua, promoviendo la germinación. Se ha observado que en condiciones normales, sin estrés, las giberelinas estimulan la elongación de las células alterando las propiedades reológicas de las paredes celulares; causando una disminución en el potencial de agua de las células, lo que les permite la toma de agua y el consiguiente incremento en volumen (Jones y Kaufman, 1983). También durante la germinación, las paredes celulares del endospermo

se debilitan, antes de la protrusión de la radícula por la degradación enzimática de estas paredes celulares ricas en mananos, lo cual es inducido por el AG (Yan *et al.*, 2014).

La tasa de germinación de semillas de chile amashito (Figura 3.4) con soluciones de PEG 8000 tratadas con y sin AG, disminuye conforme se incrementan las concentraciones de PEG. El tratamiento 0 (agua) más AG muestra diferencias significativas en comparación con el de agua sin AG. En ambos casos, la tasa de germinación se ve afectada conforme los potenciales osmóticos se incrementan. La aplicación de AG aumenta la tasa de germinación.

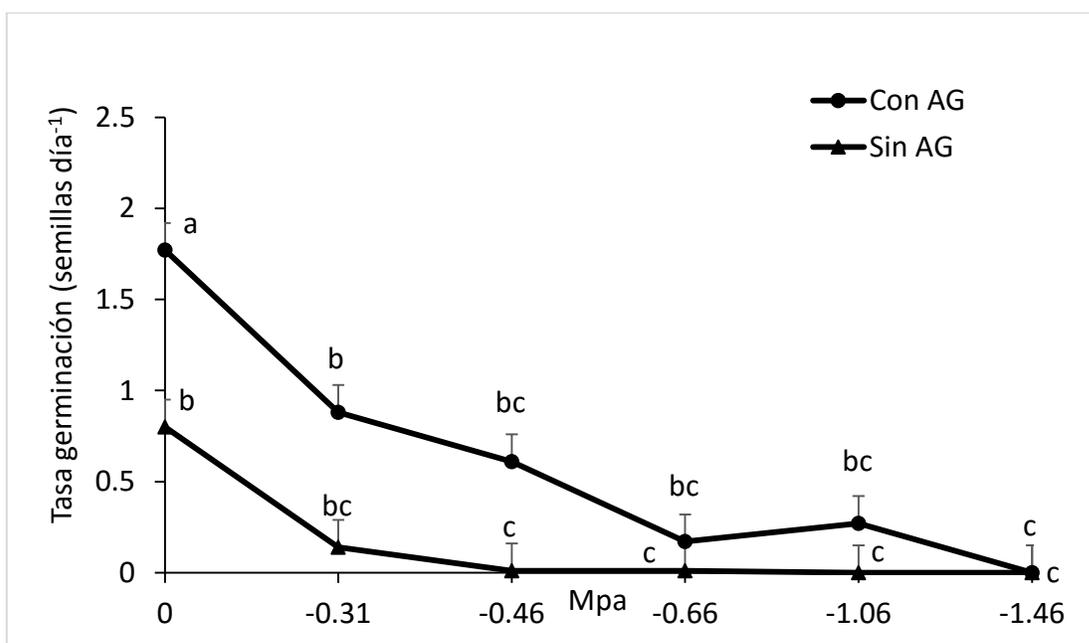


Figura 3.4. Efecto de 5 concentraciones de polietilén glicol (PEG 8000), en la tasa de germinación en semillas de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

La prueba de viabilidad en semillas no germinadas después de los tratamientos con PEG (Cuadro 3.6) mostró que aun cuando estas no germinan se encuentran viables, mostrando un 100% de viabilidad. El PEG indujo estrés por déficit hídrico que inhibió la germinación de las semillas de chile amashito, sin embargo las semillas que no germinaron, permanecieron viables. Esto debido a que las soluciones osmóticas podrían limitar la viabilidad del oxígeno inhibiendo la germinación (Hardegree y Emmrich, 1994), y esperando condiciones húmedas para iniciar el proceso.

Cuadro 3.6. Prueba de viabilidad en semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum* no germinadas después de 28 días bajo cinco concentraciones de PEG 8000.

Concentraciones de PEG 8000	No. Semillas	No. Semillas Teñidas	% Semillas Teñidas
Con ácido giberélico			
-0.46	8	8	100
-0.66	44	44	100
-1.06	34	34	100
-1.46	60	60	100
Sin ácido giberélico			
-0.31	48	48	100
-0.46	59	59	100
-0.66	59	59	100
-1.06	59	20	100
-1.46	58	58	100

El análisis de varianza (Cuadro 3.7) mostró efecto significativo del factor polietilen glicol 8000 (PEG) en el peso individual de plántula, la longitud de plántula y longitud de radícula. No se observó efecto del ácido giberélico sobre estas variables morfológicas. La interacción PEG x AG solo fue significativa para el peso individual de plántula.

Cuadro 3.7. Análisis de varianza de variables morfológicas de plántulas de *C. annuum* var. *glabriusculum* tratadas con diferentes concentraciones de PEG 8000, y AG.

FV	Peso individual de plántula (mg)	Longitud de plántula (cm)	Longitud de radícula (cm)	Relación radícula/hipocotilo
Cuadrado medio				
PEG	6.52***	29.13***	10.68***	2.54 ns
AG	2.35 ns	7.77 ns	3.48 ns	2.82 ns
PEG*AG	3.28**	0.8 ns	0.6 ns	1.18 ns
Error	0.56	2	0.95	1.33

, * P<0.01, 0.0001. muy significativo, altamente significativo, ns= no significativo, respectivamente. **FV**: Factor de variación. **PEG**: Polietilen glicol 8000, **AG**: ácido giberélico.

El peso individual de la plántula de chile amashito (Cuadro 3.8) mostró diferencias significativas con y sin ácido giberélico. Un incremento del peso individual de la plántula se observó en los potenciales -0.31 y -1.06 con AG, respecto al control.

Cuadro 3.8. Efecto de cinco concentraciones de polietilen glicol (PEG 8000) en el peso individual de la plántula, longitud de plántula, longitud de radícula y relación longitud de radícula/hipocotilo en semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum*.

PEG 8000	Peso individual de plántula (mg)		Longitud de plántula (cm)		Longitud radícula (cm)		Relación radícula/hipocotilo	
	Con AG	Sin AG	Con AG	Sin AG	Con AG	Sin AG	Con AG	Sin AG
0	1.91abc	3.01ab	6.21a	5.63ab	3.76a	3.51a	1.58a	1.71a
-0.31	3.23a	0c	3.2abc	2.2abc	1.76ab	0.95a b	1.17a	0.64a
-0.46	0c	0c	2.04bc	0.57c	0.9ab	0.2b	0.91a	0.18a
-0.66	0c	0c	0.5c	0c	0.28b	0.07b	0a	0a
-1.06	0.93bc	0c	2.02bc	0c	1.75ab	0b	2.24a	0a
-1.46	0c	0c	0c	0c	0b	0b	0a	0a

Letras diferentes por variable indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

En potenciales de -0.46 y -0.66, aunque se observó protrusión de la radícula, no se determinó el peso seco por la radícula muy pequeña. Ahora bien, con la aplicación de soluciones de PEG y sin AG al no registrarse germinación desde los potenciales de -0.46, tampoco hubo plántulas, a excepción del control.

La longitud de plántula con la aplicación de AG mostró un incremento en el potencial -0.31, -0.46 y -1.06 en comparación sin AG, donde solo se presentaron plántulas en los tres primeros potenciales osmóticos. Efectos similares fueron observados en la longitud de radícula con la aplicación de AG, la cual mostró un incremento en cada potencial en comparación sin AG. En la relación radícula/hipocotilo con AG aun cuando no hubo diferencias significativas, esta mostró un ligero incremento en relación sin la aplicación de AG.

Aun cuando se observó variación en el peso de la plántula entre potenciales, la longitud de radícula con y sin AG no mostró diferencia significativa. Se observa menor longitud de la radícula conforme disminuyen los potenciales osmóticos. Reducción en la longitud de raíz y en el contenido de agua de las plántulas por aplicación de PEG 6000 han sido observadas en otras especies (Muscolo *et al.*, 2014 y 2015). Sin embargo el incremento en la relación radícula/hipocotilo con AG pudo deberse a que la plántula cuando está sometida a estrés,

favorece el crecimiento de la radícula en busca de agua, ya que requiere una mayor zona de exploración (Blum, 2005), compensando el crecimiento aéreo.

Los resultados sugieren que en condiciones naturales las semillas de chile amashito no pierden la viabilidad después de periodos cortos de inundación y que al término pueden germinar. En contraste si existe déficit hídrico y ésta se prolonga, las semillas no germinarán, pero permanecerán viables hasta que las condiciones ambientales mejoren. Desde el punto de vista agronómico, el remojo prolongado de semillas de esta especie tiene un efecto escarificador, que puede ser sustituido con el uso de AG para incrementar germinación. Pero también el uso AG cuando existe falta de agua, podría amortiguar los efectos negativos de una sequía.

3.4. Conclusiones

Los efectos producidos por exceso de agua favorecieron la germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum* y en combinación con ácido giberélico (AG) aceleró la tasa de germinación, pero disminuyó el peso seco de la plántula.

En contraste, el efecto de déficit hídrico artificial inducido por diferentes concentraciones de polietilen glicol 8000 redujo el porcentaje y tasa de germinación de semillas de esta especie. La aplicación de AG contrarresta el efecto de déficit hídrico artificial, haciendo que la reducción en germinación sea menor a potenciales osmóticos menores, incrementa la longitud de la plántula y de la radícula.

3.5. Literatura citada

Aguilar-Meléndez, A., P. L. Morrel, M. Roose y K. Seung-Chul. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; *Solanaceae*) from Mexico. *American Journal of Botany* 96(6):1190–1202.

Alonso B. R. A., B. Zambrano C., P. Ponce, D., R. Quiroga, M. y M. A. Rosales, E. 2010. Análisis de las características morfométricas y del sitio con relación a la variabilidad del timpinchile (*Capsicum annuum* L. var *glabriusculum* sin *aviculare*). *Quehacer Científico en Chiapas* 1(9):37-50.

Araiza, N. L., E. Araiza, L. y J. G. Martínez, M. 2011. Evaluación de la germinación y crecimiento de plántula de chiltepín (*Capsicum annuum* L variedad *glabriusculum*) en invernadero. *Revista Colombiana de Biotecnología* XIII(2):170-175.

Arreguín-Cortés, F. I., H. Rubio-Gutiérrez, R. Domínguez-Mora, y F. de Luna-Cruz. 2014. Análisis de las inundaciones en la planicie tabasqueña en el periodo 1995-2010. *Tecnologías y Ciencias del Agua* (3):5-32.

Battaglia, L. L., y R. R. Sharitz. 2006. Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia* 147(1):108-18.

Blum, A. 2005. Drought resistance, water use efficiency, and yield potential- are they compatible, dissonant, or mutually exclusive. *Australian Journal of Agricultural Research* 56:1159-1168.

Bohórquez-Sandoval, C., J. G. Álvarez-Herrera, y R. C. Niño-Medina. 2011. Giberelinas y 6-bencilaminopurina en la plantulación de semillas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) híbrido Adrale RZ F1. *Temas Agrarios* 16 (2):42-53.

Bran, R.A.A., C. Moya, P. Ponce, M. Álvarez y M. Varela. 2007. Diagnóstico participativo de las condiciones socioculturales asociadas a la conservación de los chiles silvestres (*Capsicum* spp.) en la Depresión Central de Chiapas, México. *Cultivos Tropicales* 28(1):69-73.

- Cano-Vázquez, A., M. C. López-Peralta, H. A. Zavaleta-Mancera, N. Cruz-Huerta, I. Ramírez-Ramírez, A. Gardea-Béjar y V. A. Gonzalez-Hernández. 2015. Variación en grados de latencia en semillas entre colectas de chile piquín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*). *Botanical Sciences* 93 (1):175-184.
- Castañeda-Castro, O., F. C. Gómez-Merino, L. I. Trejo-Téllez, y M. C. Pastelín-Solano. 2015. Osmotic stress induced by polyethylene glycol alters macronutrient concentrations in sugarcane (*Saccharum* spp.) plants in vitro. *Agrociencia* 49(8):859-87.
- Castañón-Nájera, G., L. Latournerie-Moreno, M. Mendoza-Elos, A. Vargas-López, y H. Cárdenas-Morales. 2008. Colección y caracterización de chile (*Capsicum* spp) en Tabasco. *International Journal of Experimental Botany* 77:189-202.
- Centurión. H. D., M. Espinoza, J., y C. Cázares, J. G. 2004. Inventario de recursos fitogenéticos agroalimentarios de Tabasco. Fundación Produce Tabasco A.C., ISPROTAB, UJAT, SIGOLFO. 143 p.
- Colebrook, E. H., S. G. Thomas, A. L. Phillips y P. Hedden. 2014. The role of gibberellin in plant responses to abiotic stress. *The journal of Experimental Botany* 217:67-75.
- Cordero, R. A. S., y J. F. Di Stéfano, G. 1991. Efecto del estrés osmótico sobre la germinación de semillas de *Tecoma stans* (Bignoniaceae). *Revista de Biología Tropical* 39 (1):107-110.
- Cornaglia, P. S., G. E. Schrauf y V. A. Deregibus. 2009. Flooding and grazing promote germination and seedling establishment in the perennial grass *Paspalum dilatatum*. *Austral Ecology* 34:343-350.
- Deaquiz-Oyola, Y. A. y Y. E. Burgos-Avila. 2013. Efecto de la aplicación de giberelinas (GA3) sobre germinación de semillas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) variedad Santa Cruz. *Conexión Agropecuaria JDC* 3(2):29-36.
- Demir, I., y K. Mavi. 2008. Effect of salt and osmotic stresses on the germination of pepper seeds of different maturation stages. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51(5):897-902.

Ge, X., J. Liu y R. Wang. 2013. Effects of flooding on the germination of seed banks in the Nansi Lake wetlands, China. *Journal of Freshwater Ecology* 28(2):225–237.

González-Cortés N., R. Jiménez V., E.C. Guerra B., H. Silos E. y E. Payro de la C. 2015. Germinación del chile amashito (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) en el sureste mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 11:2211-2218.

Hardegree, S. P., and W. E. Emmerich. 1994. Seed germination response to polyethylene glycol solution depth. *Seed Science & Technology* 22:1-7.

Hernández-Verdugo, S., F. Porras, A. Pacheco-Olvera, R. G. López-España, M. Villarreal-Romero, S. Parra-Terraza y T. Osuna E. 2012. Caracterización y variación ecogeográfica de poblaciones de chile (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) silvestre del noroeste de México. *Polibotánica* 33:175-191.

Jones, R. L. y P. B. Kaufman. 1983. The role of gibberellins in plant cell elongation. *Critical Reviews in Plant Sciences* 1(1):23-47.

Kozlowski, T. T. 1984. Plant responses to flooding. *BioScience* 34:162-167.

Michel, B. E., O. K. Wiggins, and W. H. Ourlaw, JR. 1983. A guide to establishing water potential of aqueous two-phase solutions (Polyethylene Glycol plus Dextran) by amendment with Mannitol. *Plant Physiology* 72:60-65.

Muscolo, A., A. Junker, C. Klukas, K. Weigelt-Fischer, D. Riewe y T. Altmann. 2015. Phenotypic and metabolic responses to drought and salinity of four contrasting lentil accessions. *Journal of Experimental Botany*, DOI:10.1093/jxb/erv208.

Muscolo, A., M. Sidari, U. Anastasi, C. Santonoceto y A. Maggio. 2014. Effect of PEG-induced drought stress on seed germination of four lentil genotypes. *Journal of Plant Interactions* 9(1):354-363.

Nieto-Garibay, A., B. Murillo-Amador, E. Troyo-Diéguez A, J. L. García-Hernández y F. H. Ruíz-Espinoza. 2010. Water stress in two *Capsicum* species with different domestication grade. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 12:353-360.

- Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chilli peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25:683-691.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100:925-940.
- Pirdashti, H., Z. Sarvestani T., G. H. Nematzadeh, y A. Ismail. 2003. Effect of water stress on seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. *Pakistan Journal of Agronomy* 2:217-222.
- Prado-Urbina, G., L. C. Lagunes-Espinoza, C. C. Bautista-Muñoz, C., W. Camacho-Chiu, F. Mirafuentes G., V. H. Aguilar-Rincón. 2015. Germinación de semillas de chiles silvestres en respuesta a tratamientos pre-germinativos. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 2(5):139-149.
- SAS Institute. 2010. SAS System for Windows. Release 9.3. SAS Institute. Cary, North Carolina, USA.
- Trowbridge, W.B., S. Kalmanovitz y M. W. Schwartz. 2005. Growth of valley oak (*Quercus Lobata Nee*) in four floodplain environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology* 176:157–164.
- Yan, D., L. Duermeyer, C. Leoveanu, y E. Nambara. 2014. The functions of the endosperm during seed germination. *Plant Cell Physiology* 55(9):1521–1533.

CAPÍTULO IV

RESPUESTA FISIOLÓGICA DE *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* DURANTE EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO BAJO ESTRÉS HÍDRICO

4.1 Introducción

El estrés hídrico forma parte de los problemas más severos a los que se enfrenta la agricultura a nivel mundial (Akhtar y Nazir, 2013). Es considerado una de las principales causas de muerte en plantas (Luna-Flores *et al.*, 2012), que afecta la morfología, fisiología y metabolismo, y en consecuencia reduce el crecimiento y rendimiento vegetal (Taiz y Ziger, 2010; Jiménez *et al.*, 2012). La magnitud de estos efectos dependen del estado de desarrollo de la planta en el momento en que se presenta el estrés, la especie y la variedad dentro de una especie determinada; y de condiciones ambientales como la época del año, intensidad del estrés (ligera o severa), y su duración (días, semanas, meses) (Rosabal *et al.*, 2014).

El estrés por déficit hídrico es considerado uno de los más relevantes para el crecimiento y desarrollo de plantas, dado que altera de manera transitoria o a nivel genético diversos procesos metabólicos en las plantas, limitando su establecimiento en una determinada región y su productividad (Tambussi, 2004; Bray, 2007; Canavar, 2015). En contraste, el estrés por exceso de agua, en la mayoría de los casos responde a eventos climáticos específicos (Opperman, 2014), y se produce cuando la cantidad de lluvia sobrepasa la capacidad de infiltración del suelo o de escorrentías y entonces se saturan los poros del suelo y disminuye la concentración de oxígeno, provocando una disminución en el crecimiento de las plantas por el cierre de estomas y daños en la raíz, lo que afecta su sobrevivencia (Akhtar y Nazir, 2013).

Capsicum annuum es una especie considerada sensible al exceso o déficit de agua (Ismail y Davies, 1997; Pickersgill, 2007; Pezeshki y Sundstrom, 1988; Gunawaderna y De Silva, 2014), lo que perjudica el crecimiento y desarrollo (Quintal *et al.*, 2012; Borella *et al.*, 2014). *C. annuum* var. *glabriusculum* es una especie presente en México y en particular, sus frutos son consumidos en platillos regionales en el Sureste del país (Salinas *et al.*, 2010). La obtención de estos frutos es a través de la recolecta de poblaciones naturales, ya que no se ha desarrollado su cultivo comercial, lo que puede poner en riesgo la sobrevivencia de dichas poblaciones (Alonso *et al.*, 2010). Aunado a lo anterior se presentan cambios en el uso del

suelo, deforestación, y los impactos del cambio climático. Bajo estas condiciones climáticas tropicales húmedas se desarrolla *C. annuum* var. *glabriusculum*, y escasos son los estudios que abordan el efecto de estreses climáticos durante su crecimiento. Por lo anterior el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del estrés por inundación y déficit hídrico sobre el crecimiento y desarrollo de *C. annuum* var. *glabriusculum*.

4.2 Materiales y Métodos

El estudio se desarrolló en el Invernadero del Colegio de Postgraduados Campus Tabasco, localizado en Cárdenas, Tabasco, México.

4.2.1. Material vegetal

Los frutos de chile fueron recolectados de plantas silvestres creciendo en una plantación de cacao, durante el mes de mayo de 2015, en el ejido Rafael Martínez de Escobar del municipio de Huimanguillo, Tabasco (17°43'.269" N, 93°22'.973" O). En el laboratorio de Fisiología Vegetal del Campus Tabasco se extrajeron las semillas de los frutos. Estas fueron lavadas con agua destilada y puestas a secar sobre papel absorbente a la sombra y temperatura ambiente. Antes del establecimiento de experimentos se realizaron pruebas de viabilidad utilizando cloruro de tetrazolio al 1% para determinar el porcentaje de viabilidad previo al establecimiento en invernadero.

Obtención de plántulas

Un lote de 100 semillas fue tratado con una solución de 500 ppm de Ácido Giberélico (AG) durante 24 h para promover germinación. Al término estas se sembraron en charolas de germinación, utilizando Peat Moss como sustrato, aplicando riegos diarios. Las plántulas fueron trasplantadas, 15 días después de la emergencia, en bolsas de vivero de 30 x 30 cm, llenadas con un sustrato compuesto por suelo del lugar de colecta, composta (estiércol bovino, cascarilla de cacao y cachaza) y vermiculita (Figura 4.1) en una proporción 10:2:1 v/v. Para conocer la fertilidad del sustrato utilizado, se realizó el análisis de fertilidad del suelo de recolecta y del sustrato utilizado en el ensayo, en el Laboratorio de Suelos Plantas y Aguas del CP-Campus Tabasco (Cuadro 4.1). Para conocer la curva de retención de humedad del sustrato, se determinó la misma en el Laboratorio de Física de Suelos del CP-Campus Montecillo.



Figura 4.1. Trasplante de plántulas de chile amashito 15 días después de emergencia, en un sustrato compuesto por suelo del lugar de colecta, composta (estiércol bovino, cascarilla de cacao y cachaza) y vermiculita en una proporción 10:2:1 (v/v).

El análisis del suelo del sitio de recolecta mostró un pH de 5.8. Al mezclarlo con la composta (estiércol bovino, cascarilla de cacao y cachaza) y vermiculita en una proporción 10:2:1, se incrementó a pH 6, obteniendo además mejor contenido de macro y micronutrientes.

Cuadro 4.1. Análisis de fertilidad del suelo de procedencia y del sustrato utilizado en el experimento.

Muestra de suelo	pH (H ₂ O)	CE	Nt	MO	P-Olsen	K	Ca	Mg	Na	CIC
	Rel. 1:2	dS/m	%	mg kg ⁻¹	cmol kg ⁻¹					
Suelo	5.87	0.0599	0.22	3.53	17.29	0.59	21.21	5.56	0.15	32.59
Sustrato	6.00	0.3745	0.32	5.80	191.44	2.34	22.09	8.36	0.47	33.73

Tratamientos de inundación

Los tratamientos de inundación fueron aplicados a diferentes edades de la planta: 20, 40, 80 y 120 días después del trasplante (ddt). En cada edad, el tratamiento de inundación se aplicó

durante 0, 5 y 10 días. Los periodos de inundación se mantuvieron a una lámina de agua 2.5 cm por arriba de la superficie del suelo. Las plantas fueron regadas con agua corriente durante el experimento para mantener el nivel de la lámina.

Tratamientos de déficit hídrico

Los tratamientos de déficit hídrico fueron aplicados a diferentes edades de la planta: 40, 80 y 120 días después del trasplante (DDT). En cada edad los tratamientos de déficit hídrico se aplicaron a diferentes porcentajes humedad aprovechable (100, 70, 50 y 25%), considerando como control el 100 % de CC. La humedad del sustrato fue ajustada en cada maceta y tratamiento con un medidor de pH y Humedad de suelo marca Kelway Soil^R, basándose en la curva de retención de humedad del sustrato previamente determinada. Las plantas fueron regadas con agua corriente.

Variables de respuesta

Al final de cada tratamiento, se midió la altura de planta (cm), biomasa aérea y radical. La tasa de fotosíntesis, la tasa de transpiración y la conductancia estomática fueron determinadas con un equipo portátil de fotosíntesis modelo LCi marca ADC BioScientific, Hoddesdon, UK, entre las 10:00 y 12:00 h. Para ello se seleccionó una hoja madura por repetición y tratamiento. El área foliar total por repetición y tratamiento fue determinada con un medidor de área foliar modelo LI-3100C. Para la determinación de la concentración de clorofila se tomaron muestras de 1 cm² de cada tratamiento por cuadruplicado y se colocaron en tubos de ensayo con 5 mL de N,N-Dimetilformamida y se mantuvieron en oscuridad durante 24 h. Al término se leyeron las absorbancias a 448, 647 y 664 nm en un espectrofotómetro UV-VIS marca Thermo Scientific modelo *Multiskan Go*. La concentración de clorofila a, b, total y carotenoides se hizo de acuerdo a Moran (1982).

Para el contenido relativo de agua (CRA) se tomaron seis muestra de hoja de 1 cm² por tratamiento de déficit hídrico. Para determinar peso túrgido (PT), dos muestras de hoja fueron colocadas en 5 mL de agua destilada a 5 °C por 24 h para rehidratarse, y al término tomar el peso túrgido. Dos muestras fueron utilizadas para determinar peso fresco (PF) en una balanza analítica (precisión 0.0001g) y las últimas dos muestras fueron secadas a 60 °C en una estufa

de aire forzado SHEL LAB[®] por 24 h para obtener el peso seco (PS). Se aplicó la fórmula de contenido relativo de agua (CRA) descrita por Thameur *et al.* (2011):

$$\text{CRA} = 100 \times (\text{PF-PS}) / (\text{PT-PS})$$

La concentración de ácido abscísico se determinó de acuerdo a Khadri *et al.* (2006) y Kishwar *et al.* (2011), después de la aplicación de los tratamientos de inundación. 0.5 g de material foliar fresco se maceró con 5 ml de solvente de extracción (metanol 80% y 10 mg L⁻¹ de butilatohidroxitolueno) y se incubaron a 4 °C durante 1 h. Transcurrido este tiempo, se centrifugaron a 10000 rpm durante 15 min. El sobrenadante se colectó. Se realizaron sucesivamente 2 extracciones más del precipitado con 1 mL de solvente de extracción. Los 3 sobrenadantes se juntaron y se les agregó 30 mg de Poly(vinyl-polypyrrolidone) (PVPP) para eliminar los pigmentos vegetales y otros compuestos no polares que podrían interferir con el inmunoensayo. El sólido obtenido se resuspendió en 0.5 mL de tampón Tris-HCl 25 mM pH 7.5, que contuvo NaCl 100 mM y cloruro de magnesio 1 mM.

La cuantificación del ácido abscísico (ABA) se realizó mediante inmunoensayo (ELISA), utilizando el kit de detección PGR-1 específico para esta hormona (Sigma No. PGR1-1KT). Alícuotas de 0.1 mL de muestra y 0.1 mL de solución trazadora se añadieron a cada pocillo y se incubaron a 4 °C durante 3 h. En este tiempo el ABA de la muestra compite con la molécula trazadora, que lleva enlazada la enzima fosfatasa alcalina, por unirse a los anticuerpos monoclonales específicos para ABA fijados a la placa ELISA. Transcurrido este tiempo, se realizaron dos lavados con 0.1 mL de solución PBS Tween de lavado, se añadieron 0.2 ml de solución sustrato (paranitrofenil fosfato), y las placas se incubaron a 37 °C durante 60 min, para que se produjera la reacción enzimática. La lectura de absorbancia se hizo a 405 nm con un lector de placas de ELISA. La cuantificación se realizó en base a una curva patrón de ABA (0-1000 pmol mL⁻¹).

El peso seco del área foliar, tallos, raíces y frutos de cada repetición y por tratamiento fue obtenido después del secado a 60 °C en una estufa de aire forzado SHEL LAB[®].

Análisis estadísticos

El arreglo experimental fue un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones por tratamiento, considerando cada planta como una repetición. Los datos obtenidos fueron sometidos a un análisis de varianza, considerando como tratamientos de inundación (20, 40, 80 y 120 ddt) y días de inundación (0, 5 y 10 días). Para el efecto de déficit hídrico fueron (40, 80 y 120 ddt) y los porcentajes de humedad (100, 70, 50 y 25%). Se realizaron pruebas de medias de Tukey ($P < 0.05$) para distinguir diferencias entre tratamientos utilizando el programa estadístico SAS (SAS, 2010).

4.3. Resultados y Discusión

4.3.1. Efecto de inundación

4.3.1.1. Acumulación y repartición de la biomasa

El análisis de varianza muestra un efecto significativo ($P > 0.05$ y $P \leq 0.01$) de la inundación (I) en la biomasa aérea total (BAT) y el área foliar específica (AFE), relación hoja/tallo (RH/Ta) y relación tallo/raíz (RTa/R); y un efecto altamente significativo ($p \leq 0.0001$) para biomasa hojas (BH), biomasa raíz (BR), área foliar (AF) (Cuadro 4.2). Para la edad (E) de la planta, el efecto de inundación fue altamente significativo para todas las variables evaluadas. La interacción Inundación (I)*Edad (E) fue significativa para todas las variables, con excepción de la BAT, BTA y la relación hoja/tallo (RH/Ta).

La biomasa aérea total en plantas de chile amashito sometidas a tratamientos de inundación (DI) durante 0, 5 y 10 días (Figura 4.2) mostró un incremento conforme al crecimiento de la planta, observándose sólo diferencias significativas entre tratamientos de inundación ($p < 0.05$) a los 120 ddt donde las plantas inundadas durante 10 días disminuyeron significativamente su biomasa. Esto no se observa en edades tempranas de la planta. A los 120 ddt las plantas estaban en floración e iniciaron fructificación.

La susceptibilidad de las plantas de chile amashito a la inundación a los 120 DDT fue posiblemente debido a que en esta etapa las plantas se encontraban en la fase de floración y fructificación, donde existe una mayor demanda de asimilados por los frutos en formación,

Cuadro 4.2. Análisis de varianza del efecto de inundación en las variables morfológicas evaluadas en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

FV	BAT	BH	BTa	BR	ALT	AF	RH/Ta	AFE	RBA/R	RTa/R
	Cuadrado medio									
I	96.97*	40.13***	0.87ns	12.75***	7176.71***	41052678***	1.20**	81443.65*	34.23**	11.64**
E	12063.17***	357.55***	5696.78***	301.76***	23382.09***	98800036***	6.80***	498580.7***	53.27***	32.29***
I*E	39.31ns	10.03**	3.55ns	7.07***	7711.36***	15656371.20***	0.31ns	304183.6***	66.35***	9.7***
Error	22.13	2.45	13.25	0.69	47.2	950472.23	0.14	25532.14	5.6	1.14

*, **, *** P < 0.05, 0.01, 0.0001. significativo, muy significativo, altamente significativo, ns= no significativo. **FV**: Factor de variación. **I**: Inundación. **E**: Edad. **BAT**: Biomasa aérea total. **BH**: Biomasa de hoja. **BTa**: Biomasa de tallo. **BR**: Biomasa de raíz. **ALT**: Altura. **AF**: Área foliar. **RH/Ta**: Relación hoja/tallo. **AFE**: Área foliar específica. **RBA/R**: Relación biomasa aérea/raíz. **RTa/R**: Relación tallo/raíz.

y la cual indujo un estrés extra al ya existente por efecto de inundación, dándose una senescencia más rápida de hojas.

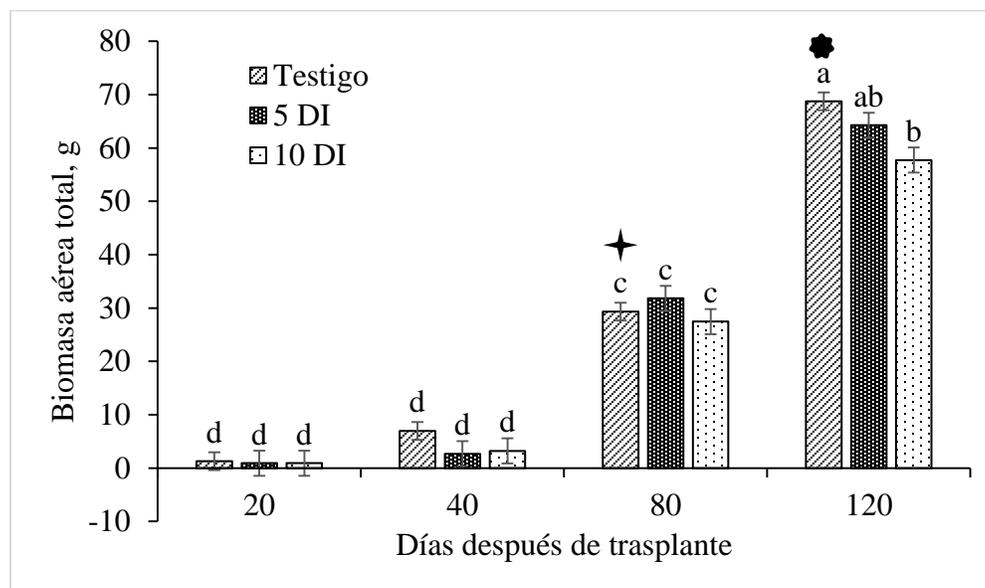


Figura 4.2. Efecto de tratamientos de inundación (DI) en la acumulación de biomasa aérea total en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ✦ Fecha de floración 80 ddt, 🌸 Fecha de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

Kozłowski (1984) indica que una de las respuestas de plantas sometidas a inundaciones es la supresión de la formación y la expansión de las hojas, y la abscisión prematura y senescencia de las hojas. En genotipos de tomate se ha observado un efecto negativo en el crecimiento de plantas inundadas por la ausencia de fotosíntesis (Ezin *et al.*, 2010).

Este efecto negativo sobre la biomasa aérea total a los 120 DDT, es también observado en la biomasa de hojas y raíz (Figura 4.3 a y c). Generalmente, el efecto de inundación produce muerte de raíces por anoxia (Akhtar y Nazir, 2013). En otras especies, como en trigo también se ha observado que periodos cortos de 10 días de inundación tienen un efecto negativo en el crecimiento y supervivencia del sistema radical (Ghobadi y Ghobadi, 2010). (Figura 4.3 b) La biomasa de tallo fue la menos afectada por los periodos de inundación.

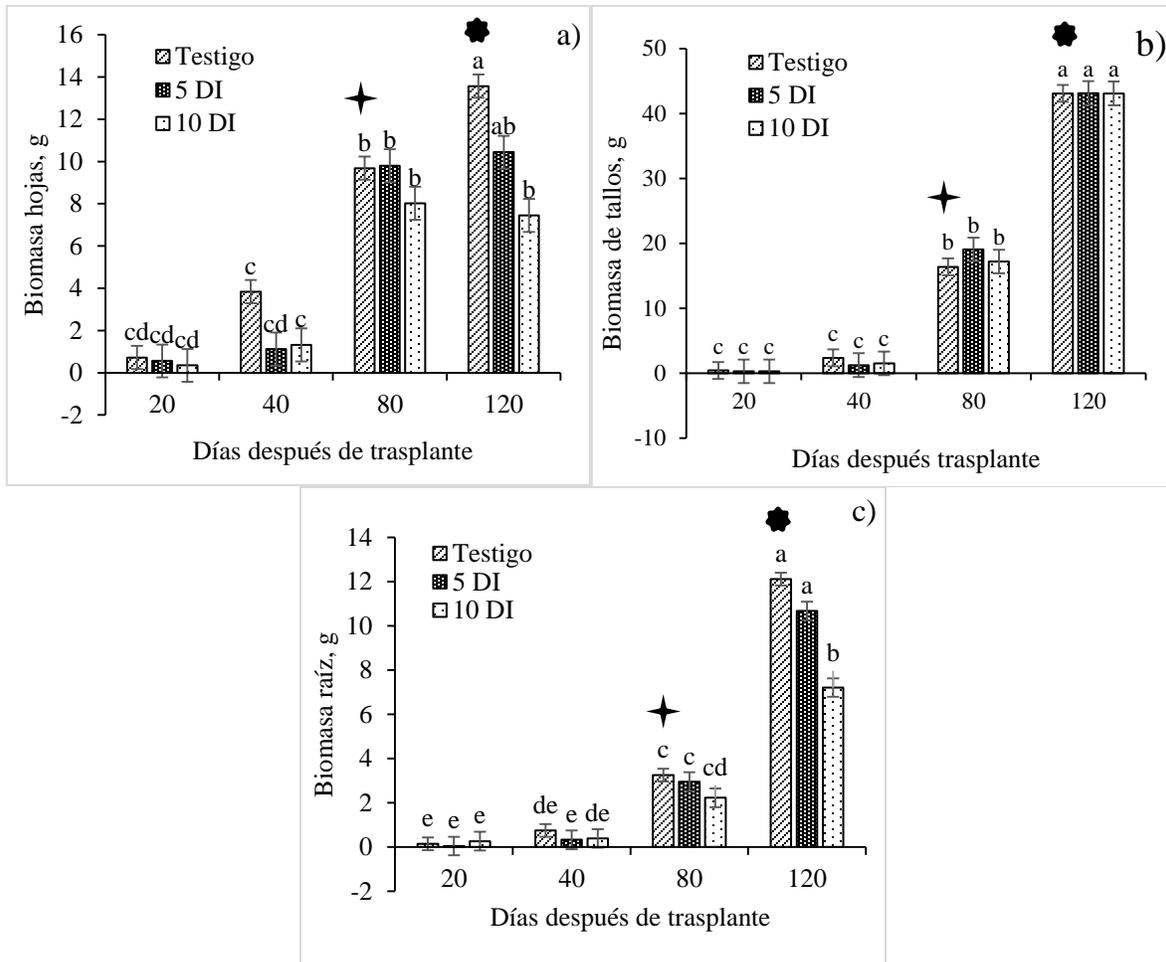


Figura 4.3. Efecto de tratamientos de inundación (DI) sobre la biomasa de hoja (a), biomasa de tallos (b) y biomasa de raíz (c), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El estrés por inundación no tuvo un efecto significativo en la altura de la planta (Figura 4.4), estos resultados concuerdan con la biomasa de tallo la cual tampoco mostró diferencias significativas. Sin embargo esto no concuerda con lo reportado por Amri *et al.* (2014), el cual menciona que la disminución de altura en la planta por la inundación en trigo está relacionado con el crecimiento limitado del tallo esto por una disminución en el crecimiento de la raíz bajo anoxia.

El área foliar y área foliar específica en plantas de chile amashito (Figura 4.5 a y b) no mostraron diferencias significativas bajo la inundación aplicada en diferentes edades después del trasplante, a excepción del área foliar a los 80 y 120 ddt con 10 DI. A estas edades se

observó una disminución en comparación con el testigo. Esto concuerda con la disminución de la biomasa de hoja a los 120 ddt en donde se observa una disminución significativa del área foliar, debida al enrollamiento y senescencia de las hojas.

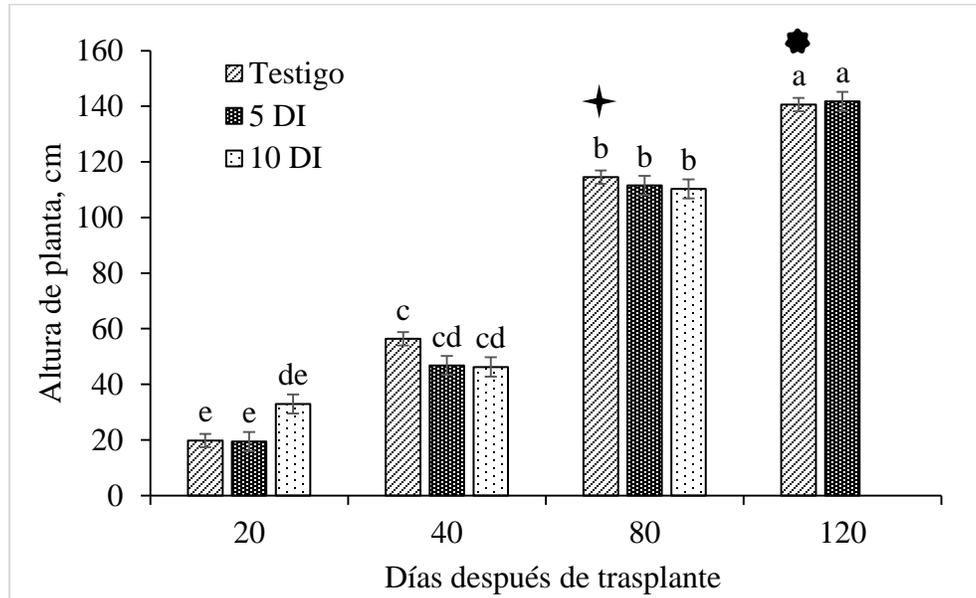


Figura 4.4. Efecto de tratamientos de inundación (DI) sobre la altura de planta en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ✦ Inicio de floración, ✪ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

Este efecto de senescencia de hojas fue observado desde los 80 ddt. Esta reducción pudo ser porque las hojas presentaron amarillamiento y abscisión. Resultados similares fueron observados por Aldana *et al.* (2014) en *Physalis peruviana* donde la falta de oxígeno en la rizosfera de las plantas provocó amarillamiento, epinastia, necrosis y abscisión. La reducción en la expansión del área foliar representa para la planta una estrategia para ahorrar energía durante el efecto de un estrés, reduciendo la respiración para mantener su metabolismo tan bajo, como sea posible (Jarma-Orozco *et al.*, 2015). En maíz se ha reportado que la inundación disminuye el área foliar (Meléndez *et al.*, 2006).

El área foliar específica mostró diferencias significativas a los 20 ddt con 10 DI, mostrando un incremento en comparación con el control. En otros estudios, se ha observado que el área foliar específica disminuye con la inundación, siendo mayor en hojas jóvenes que en adultas

(Herrera *et al.*, 2009). Este efecto fue observado en edades de 80 y 120 DDT en *C. annuum* var. *glabriusculum*. El incremento en área foliar específica está relacionado con una menor dureza de las hojas, pero en especies con AFE menor (generalmente por hojas más gruesas o más densas) tienden a tener, al menos parcialmente, una mayor longevidad de las hojas, debido a que el reforzamiento estructural (hemicelulosa, celulosas y ligninas) las hace menos susceptibles a la herbivoría o caída (Wright y Cannon, 2001).

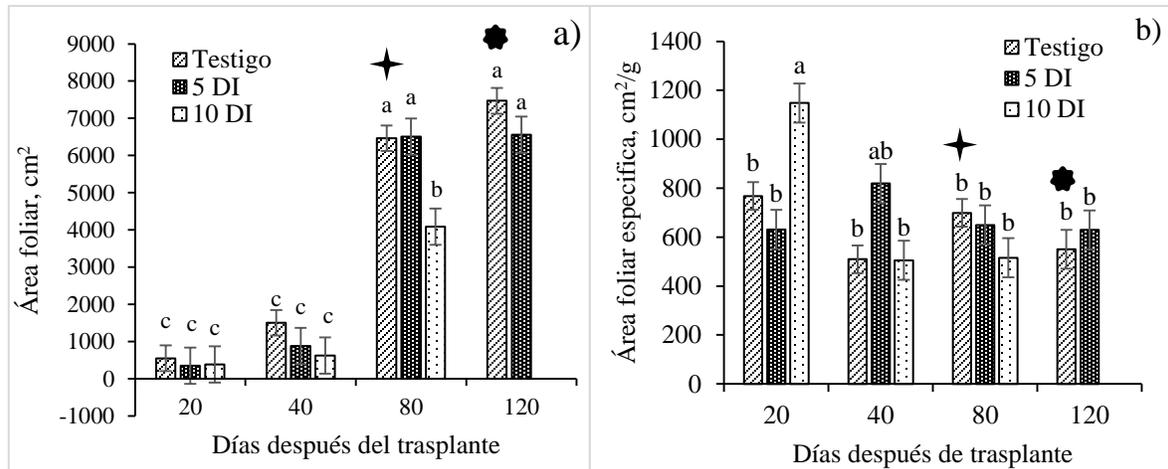


Figura 4.5. Efecto de tratamientos de inundación en el área foliar (a) y área foliar específica (b), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ✦ Inicio de floración, ✪ Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

La relación hoja/tallo y la relación tallo/raíz (Figura 4.6 a y b) no mostraron diferencias significativas por los periodos de inundación aplicados en diferentes edades después del trasplante. La relación hoja/tallo disminuye con la edad de la planta: a los 20 y 40 ddt se puede observar que a mayor proporción de hoja menos proporción de tallo, efecto contrario se mostró a los 80 y 120 ddt donde hay más presencia de tallo que de hoja. La relación tallo/raíz aumenta con la edad hasta los 80 ddt. La relación tallo/raíz mostró un incremento del tallo en comparación con la raíz a los 20 ddt y 5 DI, pero una disminución con 10 DI. Efecto contrario se observó a los 10 DI en la misma fecha, en donde esta relación disminuyó al incrementarse el peso de raíces posiblemente debido a presencia de raíces adventicias desde que las plantas se sometieron a 5 DI.

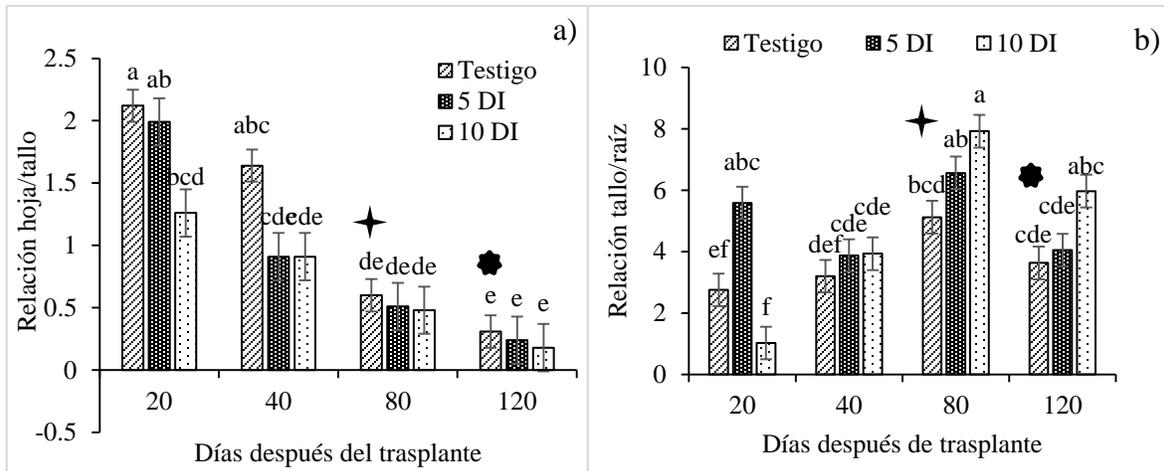


Figura 4.6. Efecto de tratamientos de inundación (DI) en la relación hoja/tallo (a) y relación tallo/raíz (b), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ✦ Inicio de floración, 🌸 Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

La relación biomasa aérea/raíz (Figura 4.7) no mostró diferencias significativas por efecto de edad de la planta, es decir conforme transcurre la edad de la planta, se mantiene esta relación, a excepción a los 20 ddt con 5 DI. Aquí se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la relación, incrementado la biomasa.

Esto pudo ser debido a que en la etapa de 20 ddt las plantas fueron menos susceptibles a la inundación, debido a que formaron raíces adventicias (Figura 4.8), como mecanismo de sobrevivencia para obtener oxígeno, el cual es deficiente por la saturación de agua. La formación de raíces adventicias como un mecanismo de escape a la inundación ha sido observada en *Solanum lycopersicum* por Baracaldo *et al.* (2014).

4.2.1.1. Concentración de pigmentos fotosintéticos

El análisis de la varianza mostró un efecto por inundación (I), edad (E) y la interacción de ambas (I*E) sobre la concentración de pigmentos fotosintéticos (Cuadro 4.3).

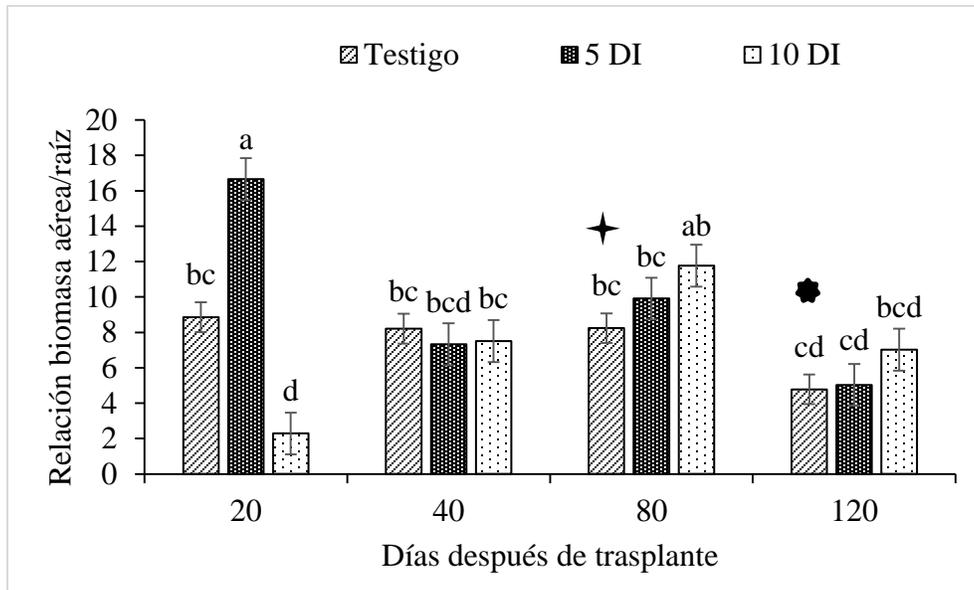


Figura 4.7. Efecto de tratamientos de inundación (DI) en la relación biomasa aérea/raíz en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ✦ Inicio de floración, 🌸 Inicio de fructificación. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).



Figura 4.8. Formación de raíces adventicias en *C. annuum* var. *glabriusculum* por efecto de 5 días de inundación, en plantas de 20 días después del trasplante.

Cuadro 4.3. Análisis de varianza del efecto de inundación y edad de la planta en la concentración de los pigmentos fotosintéticos en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Factor de variación	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total	Carotenoides
	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹
	Cuadrado medio			
Inundación (I)	2.36*	0.31*	4.36*	0.04*
Edad (E)	48.50***	2.42***	72.44***	1.70***
I*E	7.63***	0.69***	12.80***	0.30***
Error	0.53	0.05	0.81	0.01

*, *** P < 0.05, 0.0001. Significativo, altamente significativo.

La concentración de clorofilas a, b, total y de carotenoides (Cuadro 4.4) no mostró diferencias significativas bajo la inundación, a excepción a los 40 ddt con 10 DI donde se observa un incremento. A los 120 ddt se observa una reducción debido a los daños foliares que presentó la planta por consecuencia de la inundación, entre ellos senescencia y caída de hojas.

Cuadro 4.4. Concentración de clorofilas a, b, totales y carotenoides, sobre la aplicación de tratamientos en diferentes etapas (20, 40, 80 y 120 ddt), y tiempos de inundación (0, 5 y 10 DI) en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total	Carotenoides
	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹
20 DDT				
0 DI	1.98 cd	0.57 e	2.54 de	0.35 ef
5 DI	1.65 d	0.55 e	2.20 e	0.31 f
10 DI	1.64 d	0.64 de	2.27 e	0.33 ef
40 DDT				
0 DI	4.59 b	1.22 bc	5.81 b	0.87 bc
5 DI	4.94 b	1.17 bc	6.11 b	0.87 bc
10 DI	6.89 a	1.75 a	8.65 a	1.30 a
80 DDT	✦			
0 DI	4.78 b	1.44 ab	6.62 b	0.91 bc
5 DI	4.82 b	1.32 ab	6.15 b	0.99 b
10 DI	3.55 bc	0.99 bcde	4.54 bc	0.80 bcd
120 DDT	✦			
0 DI	3.39 bc	1.11 bcd	4.50 bcd	0.67 cd
5 DI	2.44 cd	0.81 cde	3.25 cde	0.57 de
10 DI	0 e	0 f	0 f	0 g

✦ Fecha de floración 80 DDT, ✦ Fecha de fructificación 120 DDT. Letras diferentes por variable indican diferencias significativas entre tratamientos (p ≤ 0.05).

Aparentemente, el estrés por inundación con la duración aplicada, no afectó los contenidos de clorofila de hojas en etapas tempranas (40 y 80 ddt), pero si el peso de las hojas como ya se mostró anteriormente. En maíz y en *Physalis peruviana*, el contenido de clorofila muestra una disminución en plantas inundadas por 6 y 8 días (Meléndez *et al.*, 2006; Aldana *et al.*, 2014).

4.2.1.2. Tasa de fotosíntesis (A), de transpiración (E) y conductancia estomática (gs)

El análisis de varianza mostró un efecto altamente significativo para el factor inundación (I), edad de la planta (E, días después del transplante), y la interacción Inundación*Edad de la planta para la tasa de fotosíntesis (A), tasa de transpiración (E) y conductancia estomática (gs), con excepción del efecto de la edad en A (Cuadro 4.5).

Cuadro 4.5. Análisis de varianza del efecto de inundación (I), edad de la planta (E) e interacción I x E en la tasa de fotosíntesis (A), tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (gs) en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Factor de variación	Fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
	Cuadrado medio		
Inundación (I)	210.2***	44.17***	0.31***
Edad (E)	1.46ns	6.77***	0.09***
I*E	8.21***	3.86***	0.05***
Error	1.31	0.14	0.0018

*** $P < 0.0001$ = altamente significativo, ns = no significativo

La tasa fotosintética no mostró disminución por efecto de la edad de la planta; mientras que la tasa de transpiración y conductancia estomática si mostraron reducción por efecto de la edad de la planta. Los tratamientos de inundación afectaron la tasa de fotosíntesis, tasa de transpiración y la conductancia estomática, mostrando una disminución (Figura 4.9 a, b y c). Esta disminución puede ser debida al efecto de una reducción significativa en gs lo que llevó al cierre estomático. El cierre estomático es inducido por una pérdida de la señalización de la raíz por efecto de inundación, donde la formación de raíces adventicias promueven la apertura estomatal (Else *et al.*, 2009).

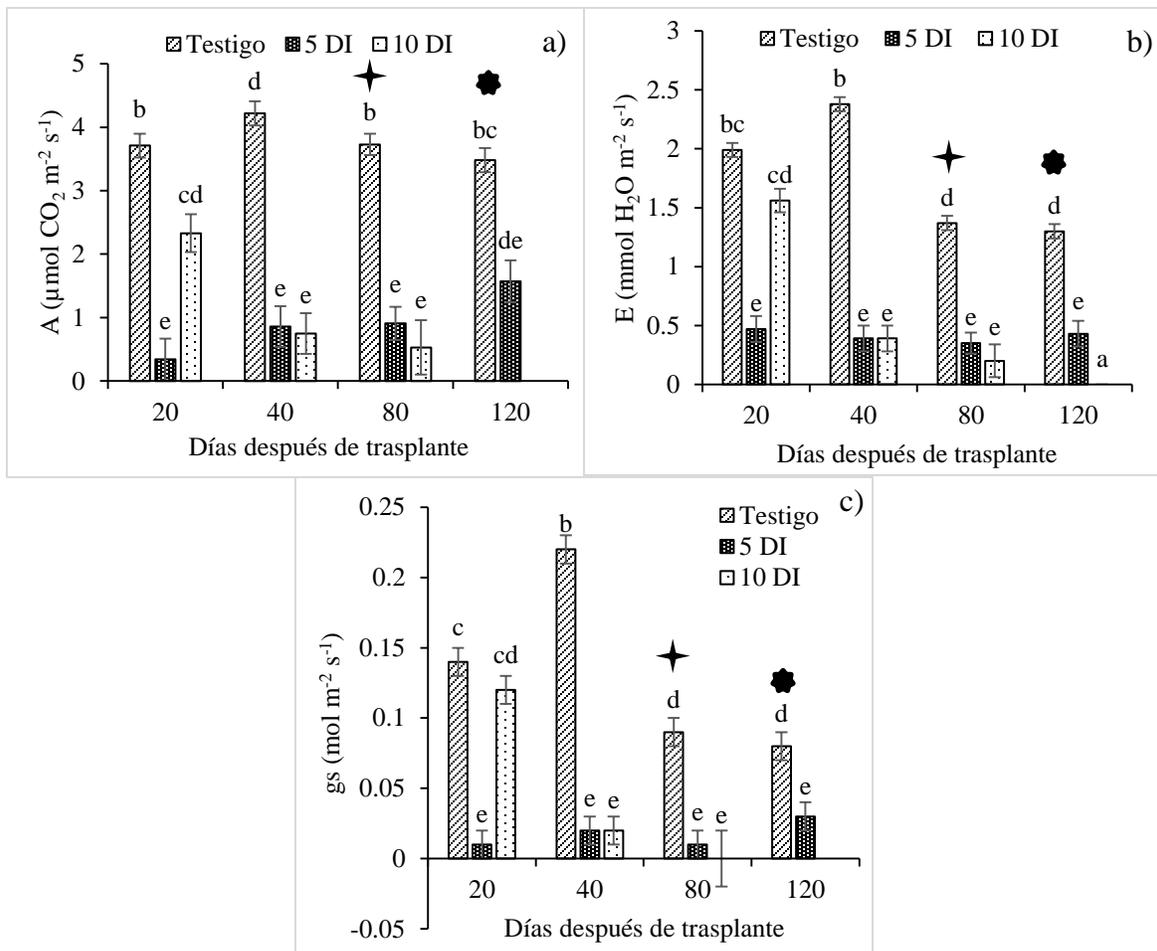


Figura 4.9. Efecto de tratamientos de inundación en la tasa de fotosíntesis (a), transpiración (b) y conductancia estomática (c), en cuatro etapas de crecimiento de plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. ★ Inicio de floración 80 ddt, ♣ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

La inundación de plantas de chile amashito aplicada en diferentes edades de la planta, tuvo efectos negativos, sobre la conductancia estomática, fotosíntesis y transpiración, lo que redujo el crecimiento, afectando principalmente hojas y raíces, teniendo un efecto más negativo en la edad de 120 ddt. De acuerdo a Akhtar y Nazir (2013), la inundación al saturar los poros del suelo disminuye la concentración de oxígeno, y como consecuencia se disminuye el crecimiento de las plantas por el cierre de estomas, dando como resultado efectos negativos en la sobrevivencia de las plantas. En tomate se ha reportado que la respuesta de las plantas al cierre estomático es para evitar cualquier reducción en el potencial hídrico de las hojas (Bradford y Hsiao, 1982). Estudios realizados en *C. annuum* cv. Resistant

Giant No. 4 indican una reducción de la conductancia estomática y la tasa fotosintética después de 24 h de inundación (Pezeshki y Sundstrom, 1988). Estos efectos también fueron observados por Ismail y Davies (1997) en *C. annuum* cv. Bell Boy en condiciones de invernadero. La inundación indujo cierre estomático, reducción en el crecimiento de las hojas e incremento en el contenido de ácido abscísico en flores y hojas.

4.2.1.3. Concentración de ácido abscísico

El análisis de varianza mostró diferencias significativas en la concentración de ácido abscísico por efecto de la inundación y de la interacción inundación*edad después del trasplante (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.6. Análisis de varianza de la concentración de ácido abscísico en hojas de *C. annuum* var. *glabriusculum* por efecto de inundación durante 5 días, aplicada a los 40 y 80 días después del trasplante.

Factor de variación	GL	Ácido abscísico
		Cuadrado medio
Inundación (I)	1	1.24**
Edad (E)	1	0.002 ns
I*E	1	0.24*
Error	3	0.03

ns=no significativo; *P<0.05; **P<0.001

El efecto de la inundación en la concentración de ácido abscísico (ABA) (Figura 4.10) mostró un incremento a los 40 y 80 DDT con respecto al control, indicando el efecto del estrés. Incrementos en ABA en hojas por efecto de inundación han sido observados en *C. annuum* por Ismail y Davies (1997).

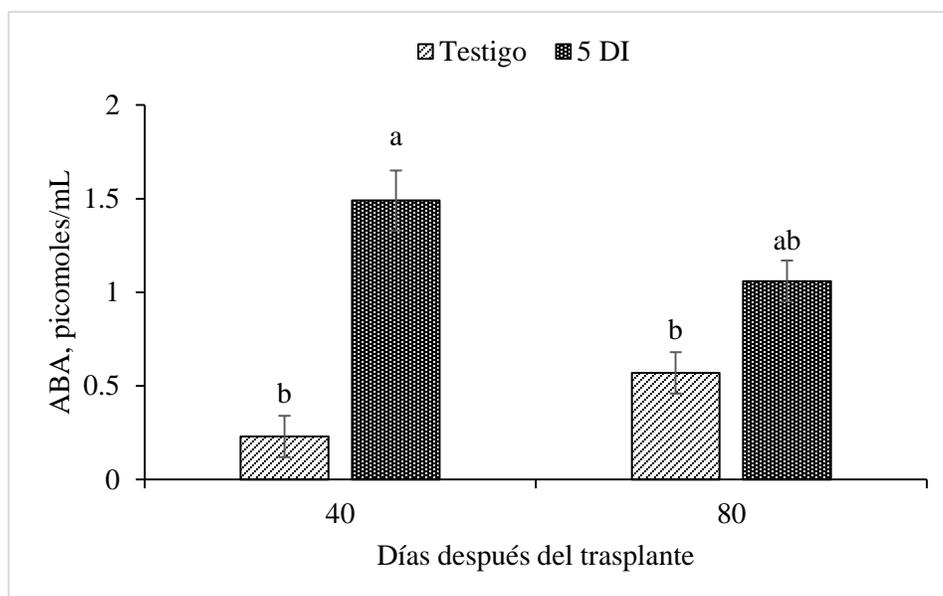


Figura 4.10. Efecto de cinco días de inundación en la concentración de ácido abscísico (ABA) en hojas de *C. annuum* var. *glabriusculum*, a los 40 y 80 días después del trasplante de *C. annuum* var. *glabrisuculum*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

4.2.2. Efecto de déficit hídrico

4.2.2.1. Acumulación y distribución de la biomasa

El análisis de varianza mostró diferencias significativa en las variables evaluadas en *C. annuum* var. *glabriusculum* por efecto de la humedad (H) del sustrato, edad (E) de la planta y la interacción H x E (Cuadro 4.7), a excepción del contenido relativo de agua (CRA) y de la relación tallo/raíz (RTa/R) en la interacción H x E.

El estrés por déficit hídrico tuvo un efecto significativo en la biomasa aérea total, a los 80 y 120 ddt, cuando la humedad aprovechable del sustrato presentó 100, 70, 50 y 25% (Figura 4.11). En el testigo (100% de capacidad de campo), la biomasa total mostró un incremento con la edad de la planta. Con la aplicación de los tratamientos de reducción de humedad, se observó una disminución en la biomasa total, lo cual se mantuvo conforme avanzó la edad de la planta. El déficit hídrico también tuvo un efecto significativo en la biomasa de hojas a los 40, 80 y 120 ddt con 70, 50 y 25% de humedad aprovechable.

Cuadro 4.7. Análisis de varianza de las variables morfológicas y contenido relativo de agua (CRA) en *C. annuum* var. *glabriusculum* por efecto de tratamientos de inundación.

FV	BAT	BH	BTa	BR	ALT	AF	AFE	CRA	RH/Ta	RTa/R	RBA/R
Cuadrado medio											
H	2385.61***	186.25***	651.86***	95.53***	3273.03***	48919864.22***	20911.09*	877.98***	0.91**	3.45**	43.94***
E	8407.59***	340.67***	2028.1***	821.59***	7280.9***	10743301.28***	917976.77***	1232.37***	8.23***	8.41***	122.13***
(H*E)	760.56***	20.75***	251.23***	56.87***	549.76***	12199389.41***	177096.03***	276.79ns	1.01***	0.55ns	24.24***
Error	9.73	0.49	7.24	0.89	30.4	156437.11	5831	78.1	0.12	0.38	0.97

*, **, *** P < 0.05, 0.01, 0.0001. Significativo, muy significativo, altamente significativo. ns=no significativo. **FV**: Factor de variación.

H: Humedad. **E**: Edad. **BAT**: Biomasa aérea total. **BH**: Biomasa de hoja. **BTa**: Biomasa de tallo. **BR**: Biomasa de raíz. **ALT**: Altura.

AF: Área foliar. **AFE**: Área foliar específica. **CRA**: Contenido relativo de agua. **RH/Ta**: Relación hoja/tallo. **RTa/R**: Relación tallo/raíz.

RBA/R: Relación biomasa aérea /raíz.

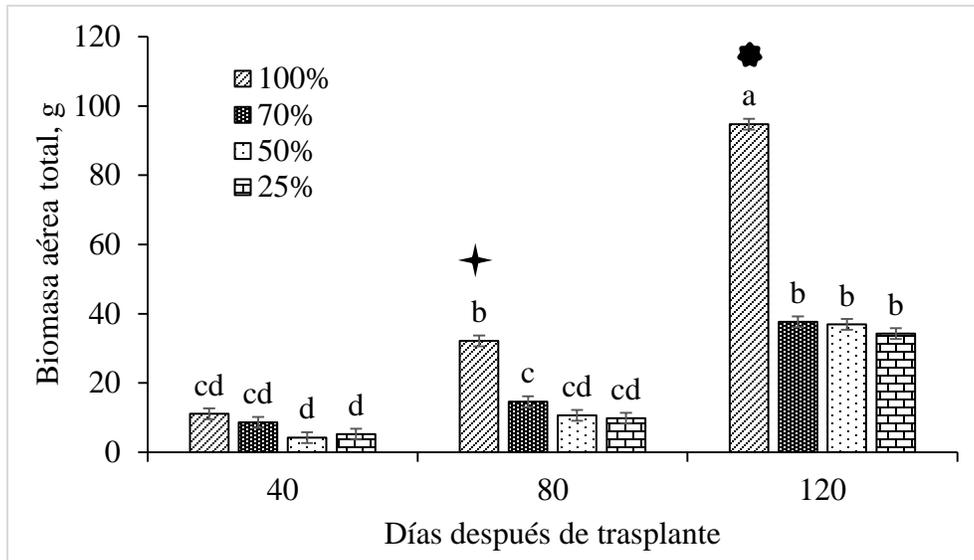


Figura 4.11. Efecto del déficit hídrico sobre la biomasa aérea total en diferentes edades después del trasplante de *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

La biomasa de tallo y raíz mostraron reducciones significativas a los 80 y 120 ddt con 70, 50 y 25% de humedad aprovechable (Figura 4.12 a, b y c). El efecto del déficit hídrico fue mayormente observado en plantas adultas, debido a que estas presentaron menor crecimiento como una forma de adaptación al estrés. Diversos autores han observado que plantas sometidas a este tipo de estrés, desarrollan adaptaciones tanto a nivel morfológico como anatómico y celular, y cuando el déficit hídrico se desarrolla lentamente, se dan cambios en procesos de desarrollo que tienen varios efectos sobre el crecimiento, entre ellos la limitación específica de la expansión foliar y la modificación del crecimiento radicular (Nilsen y Orcutt, 1996; Moreno, 2009; Quintal *et al.*, 2012). En *Rubus* spp., bajo estrés hídrico las células permanecen más pequeñas teniendo menor desarrollo en las hojas y, en consecuencia, se reduce el área foliar. Aunque también disminuye el peso seco de tallo y raíz (Parra *et al.*, 1999). En diferentes cultivares de *C. annuum* en India, se ha observado una reducción en el peso de raíces por efecto de un déficit hídrico (Kulkarni y Phalke, 2009).

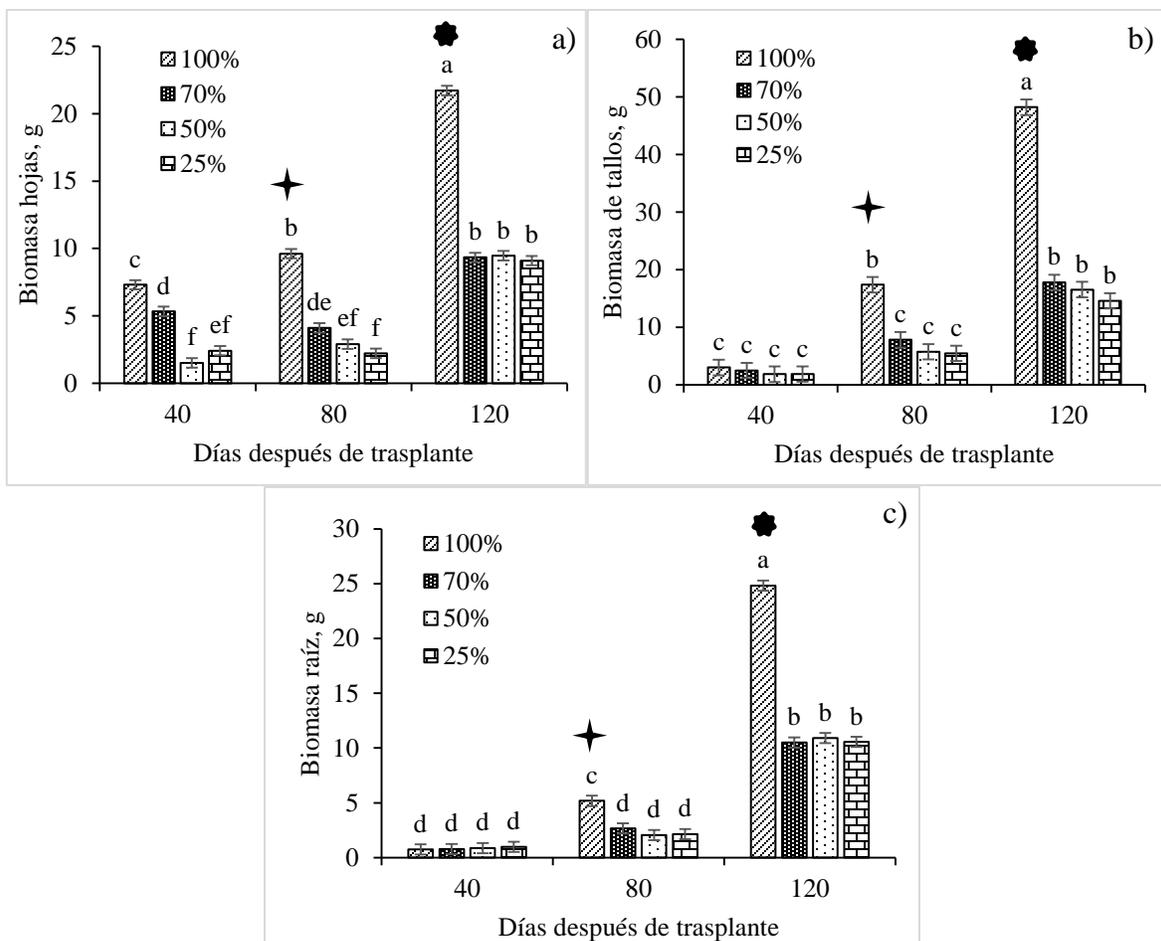


Figura 4.12. Efecto del déficit hídrico en la biomasa de hoja (a), tallo (b) y raíz (c) a diferentes edades después del trasplante en *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El déficit hídrico mostró diferencias significativas en altura de planta con la edad. Esta se incrementó con la edad de la planta en todos los tratamientos, principalmente en el testigo (100% de humedad aprovechable). Pero la aplicación de los tratamientos de reducción de humedad en el sustrato, redujo significativamente la altura de planta a los 80 y 120 ddt con respecto al testigo (Figura 4.13). Estos mismos efectos fueron observados en el área foliar y área foliar específica (Figura 4.14 a y b). Este efecto sobre la altura de planta como consecuencia de la disminución del 50% de la humedad aprovechable en el suelo se ha observado en *Capsicum chinense* (Quintal *et al.*, 2012). Aunque en *C. annuum* y *C. chinense* con diferentes niveles de pungencia, no fueron observadas diferencias en altura de planta por efecto de una reducción en el porcentaje de humedad del suelo (Phimchan *et al.*, 2012).

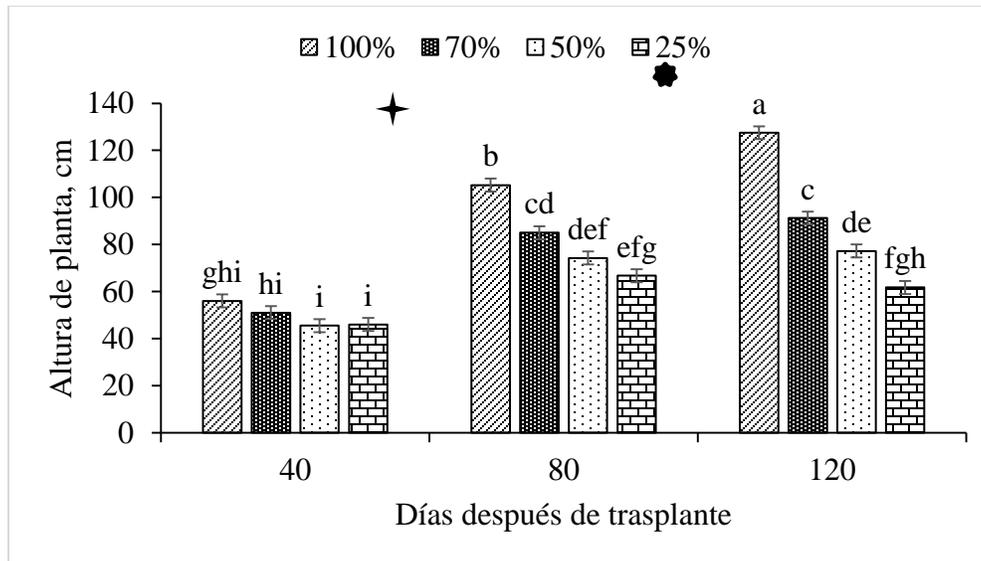


Figura 4.13. Efecto del déficit hídrico sobre la altura de planta a diferentes edades después del trasplante en *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El área foliar se incrementa con la edad de la planta, y por efecto del déficit hídrico se redujo significativamente en todas las edades de *C. annuum* var. *glabriusculum* (Figura 4.14 a). El área foliar específica no mostró diferencias significativas a los 40 y 80 DDT, a excepción de los 120 DDT donde disminuyó (Figura 4.14 b). La disminución en el área foliar es debido a la reducción en la expansión de las hojas, puesto que bajo estrés por déficit hídrico estas disminuyen su tamaño para evitar la transpiración, aunado que el déficit acelera el proceso de senescencia de las hojas maduras perdiendo así material vegetal (Parra *et al.*, 1999). Además, cuando el déficit hídrico se desarrolla lentamente, se dan cambios en procesos de desarrollo que tienen varios efectos sobre el crecimiento, algunos de ellos es la limitación específica de la expansión foliar (Moreno, 2009). En *C. chinense* se observa también una reducción del área foliar por efecto del déficit hídrico (Quintal *et al.*, 2012) y en *C. annuum* se reduce el potencial hídrico foliar (Ismail, 2010).

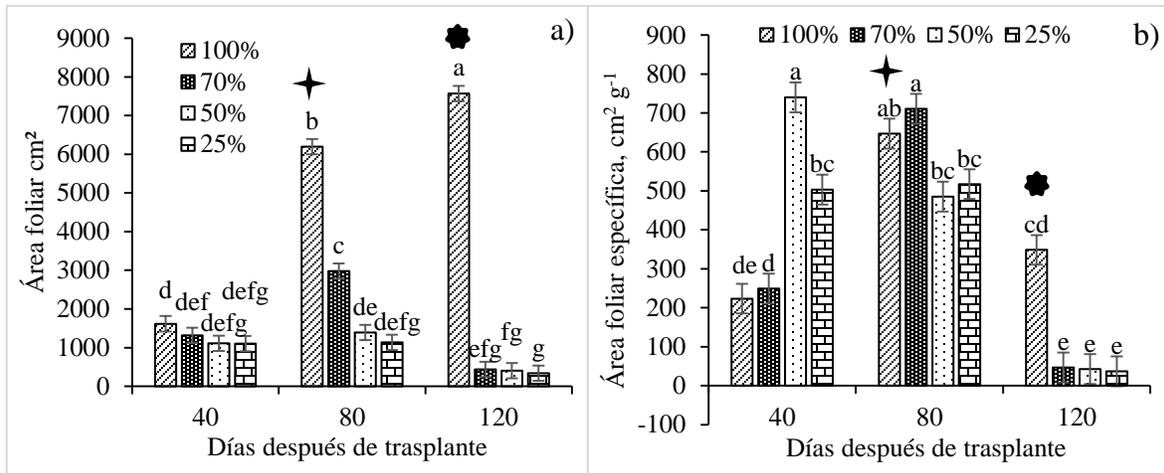


Figura 4.14. Efecto del déficit hídrico en el área foliar (a) y área foliar específica (b), aplicados a diferentes edades después del trasplante en *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✿ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El efecto del déficit hídrico mostró diferencias significativas en el contenido relativo de agua (CRA) (Figura 4.15). A partir de los 80 ddt el CRA se redujo con 50 y 25% de humedad aprovechable y a los 120 ddt con 70, 50 y 25% de su humedad aprovechable. Efecto contrario se observó a los 40 ddt donde no se observaron reducciones en el CRA en hojas de *C. annuum* var. *glabriusculum*.

El estrés por déficit hídrico no mostró diferencias significativas en la relación hoja/tallo, y la relación tallo/raíz (Figura 4.16 a y b), a excepción de los 40 ddt. Esto pudo ser debido a que el déficit hídrico redujo en proporciones similares la biomasa del tallo y raíz. De acuerdo a Parra *et al.*, (1999), uno de los procesos más sensibles al déficit de agua es el crecimiento celular, reduciendo crecimiento del tallo y de las raíces, y cuando el déficit es más severo, se acelera la senescencia de hojas maduras. Phimchan *et al.* (2012) observaron que la relación tallo/raíz disminuyó en cultivares con bajo grado de pungencia mientras que en los de alto nivel, esta se mantuvo.

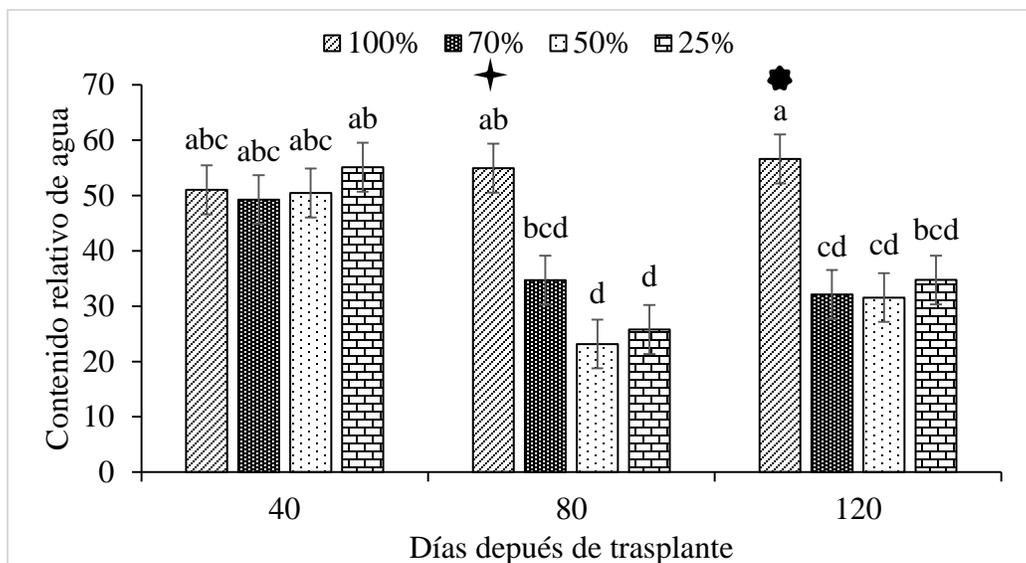


Figura 4.15. Efecto del déficit hídrico en el contenido relativo de agua, aplicado a diferentes edades después del trasplante en *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✨ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El estrés por déficit hídrico no mostró diferencias significativas en la relación biomasa aérea/raíz (Figura 4.17), a excepción de los 40 ddt debido probablemente a una mayor proporción de hojas y tallos que de raíz. Esta relación disminuyó con la edad de la planta en el tratamiento testigo (100%) y 70% de humedad aprovechable en el suelo, pero se mantuvo similar al testigo en los niveles más bajos de humedad aprovechable en el suelo (50 y 25%). Moreno (2009) menciona que la disponibilidad de agua afecta la relación entre el crecimiento de la parte aérea y la raíz, mientras la raíz continúa su desarrollo la parte aérea deja de crecer por causa del estrés, pero si el déficit es más severo, se acelera la senescencia de hojas maduras (Parra *et al.*, 1999)

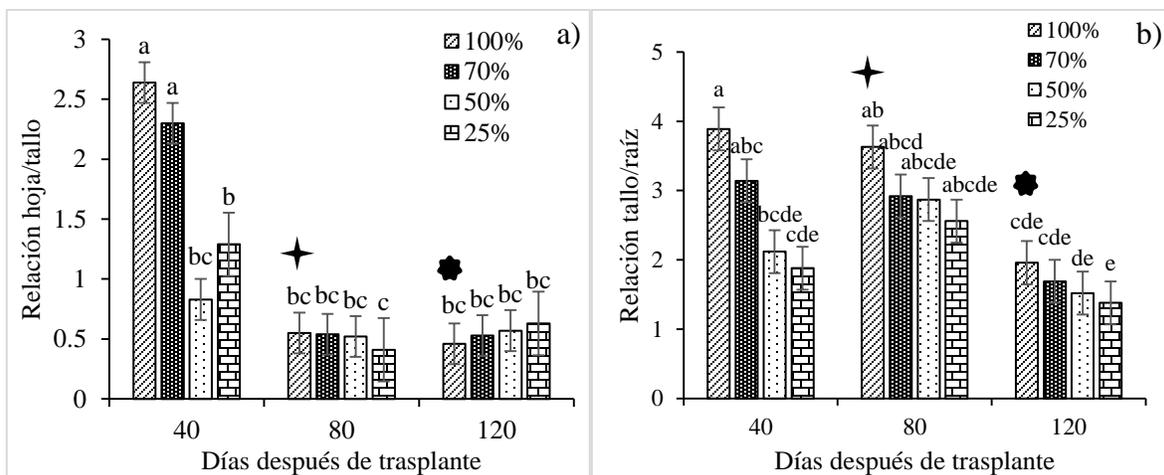


Figura 4.16. Efecto del déficit hídrico en la relación hoja/tallo (a) y la relación tallo/raíz (b), aplicados a diferentes edades después del trasplante de *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

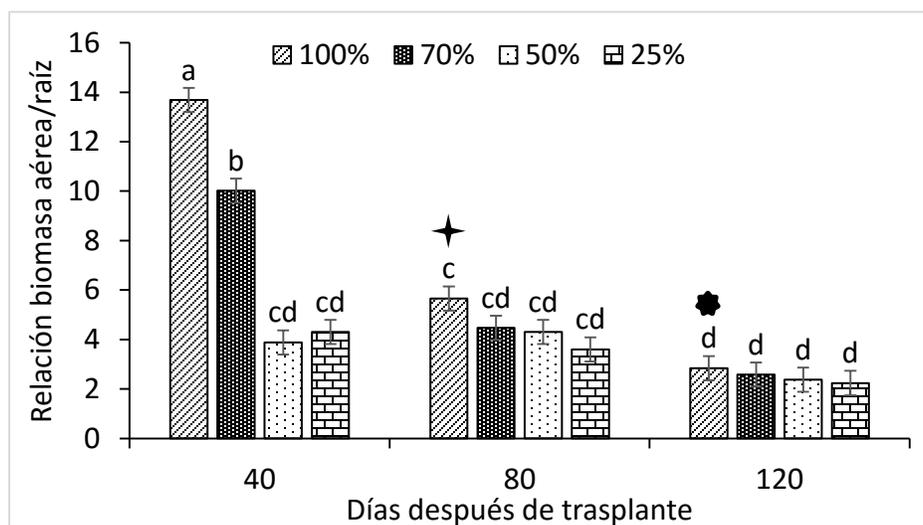


Figura 4.17. Efecto del déficit hídrico sobre la relación de biomasa aérea/raíz en diferentes edades después del trasplante de *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

4.2.2.2. Concentración de pigmentos fotosintéticos

El análisis de varianza del déficit hídrico (H) solo mostró efecto significativo ($p > 0.05$) para la concentración de clorofila b (Cuadro 4.8). La edad de la planta (E) tuvo un efecto significativo en todos los pigmentos fotosintéticos evaluados y la interacción H x E solo fue significativa para la concentración de carotenoides totales.

Cuadro 4.8. Análisis de varianza del déficit hídrico en la concentración de pigmentos fotosintéticos en *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Factor de Variación	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total	Carotenoides
	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹
	Cuadrado medio			
Humedad (H)	1.18ns	0.48**	1.49ns	0.05ns
Edad (E)	3.41*	1.13***	8.25**	0.08*
(H*E)	1.25ns	0.15ns	2ns	0.05*
Error	0.76	0.07	1.26	0.02

*, **, *** $P < 0.05, 0.01, 0.0001$. Significativo, muy significativo, altamente significativo. ns=no significativo.

El efecto del déficit hídrico no mostró diferencias significativas en la concentración de clorofila a, b, total y carotenoides en las diferentes edades de la planta (Cuadro 4.9).

Cuadro 4.9. Efecto del déficit hídrico en la concentración de pigmentos fotosintéticos

	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total	Carotenoides
	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹	mg g ⁻¹
40 DDT				
100%	5.72 a	1.68 a	7.4 a	1.12 a
70%	5.78 a	1.52 ab	7.31 a	1.12 a
50%	5.86 a	1.43 abc	7.28 a	1.16 a
25%	5.56 a	1.35 abcd	6.91 a	1.08 a
80 DDT				
100%	5.16 a	1.48 abc	6.64 a	0.99 a
70%	4.32 a	1.14 abcd	5.46 a	0.89 a
50%	6.15 a	1.51 abc	7.66 a	1.18 a
5%	4.62 a	0.86 cd	5.48 a	0.96 a
120 DDT				
100%	4.42 a	1.37 abcd	5.8 a	0.86 a
70%	4.53 a	0.86 cd	5.39 a	0.9 a
50%	4.88 a	0.73 d	5.6 a	0.99 a
25%	5.56 a	0.9 bcd	6.45 a	1.2 a

Letras diferentes por variable indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

El estrés por déficit hídrico puede dañar la estructura de la molécula de clorofila lo que reduce la tasa de fotosíntesis en las plantas al producirse el cierre estomático (Akhtar y Nazir, 2013). Bajo estrés por sequía la disminución en el contenido de clorofila se ha considerado un síntoma distintivo de estrés oxidativo por efecto de la degradación de la clorofila y foto-oxidación (Anjum *et al.*, 2011). Una reducción en concentración de clorofila se observa a los 80 y 120 ddt, pero no fue significativo.

La falta de disminución de clorofila durante el crecimiento de chile amashito por efecto de déficit hídrico pudo deberse a que las plantas redujeron el tamaño foliar, tratando de conservar su contenido de clorofila.

4.2.2.3. Tasa de fotosíntesis (A), de transpiración (E) y conductancia estomática (gs)

El Análisis de varianza de estas variables fisiológicas mostró efecto significativo del factor humedad aprovechable (HA), edad de la planta (E) y de la interacción de ambas en la tasa de fotosíntesis (A), tasa de transpiración (E) y conductancia estomática (gs) (Cuadro 4.10).

Cuadro 4.10. Análisis de varianza de variables fisiológicas por efecto de déficit hídrico durante el crecimiento de *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Fuente de variación	Tasa de fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Tasa de transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
	Cuadrado medio		
Humedad aprovechable (HA)	22.95***	10.95***	0.06***
Edad planta (E)	142.37***	11.4***	0.05***
(H*E)	19***	1.72***	0.01***
Error	1.37	0.07	0.00042

*** $P < 0.0001$.

La tasa de fotosíntesis y tasa de transpiración, se mantienen por efecto de la edad de la planta en el tratamiento testigo (100% de humedad aprovechable). En contraste la conductancia estomática disminuye con la edad de la planta en el mismo tratamiento (Figura 4.18 a, b y c). El efecto del déficit hídrico mostró una reducción significativa de A y E desde los 80 ddt en todos los niveles de reducción de humedad aprovechable. Pero en conductancia estomática se observaron desde los 40 ddt en todos los niveles de reducción de humedad aprovechable.

Diferentes procesos fisiológicos pueden ser afectados por la falta de agua tales como la conductancia estomática que se reduce a medida que aumenta el estrés hídrico causando en hojas cierre de estomas. De igual forma tiende a reducirse la transpiración foliar y aumentar la resistencia estomática; el potencial hídrico de la hoja disminuye al incrementar el estrés hídrico, y por ende menor crecimiento vegetativo y producción de biomasa (Quintal *et al.*, 2012).

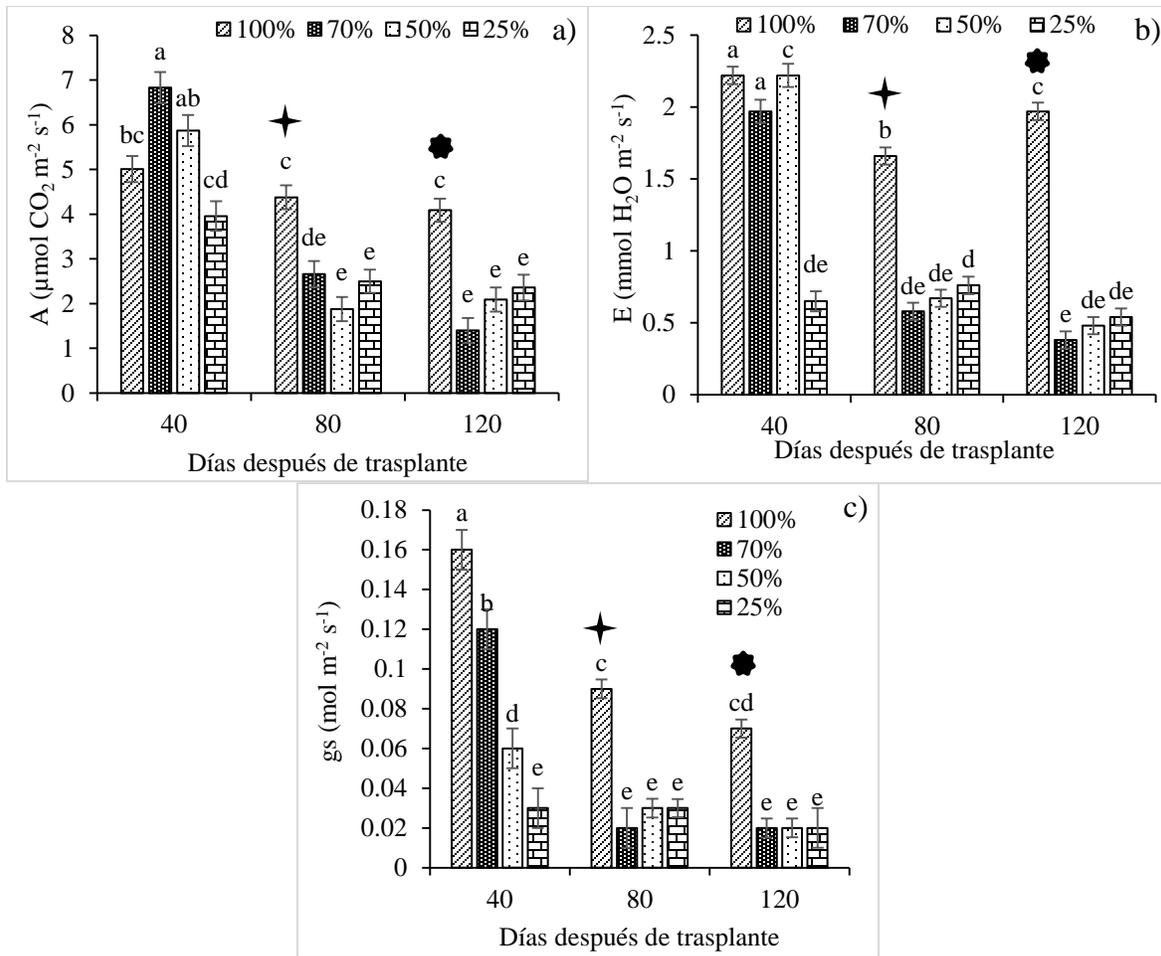


Figura 4.18. Efecto del déficit hídrico sobre la tasa de fotosíntesis (a), transpiración (b) y conductancia estomática (c), en diferentes etapas después de trasplante en *C. annuum* var. *glabriusculum*. 100, 70, 50 y 25% de humedad aprovechable en el suelo. ✦ Inicio de floración 80 ddt, ✪ Inicio de fructificación 120 ddt. Literales diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$).

4.2.2.4. Concentración de ácido abscísico

El efecto del déficit hídrico en la concentración de ABA (Figura 4.19) mostró diferencias significativas entre el testigo y 70 y 50% de humedad aprovechable a los 80 días después del trasplante.

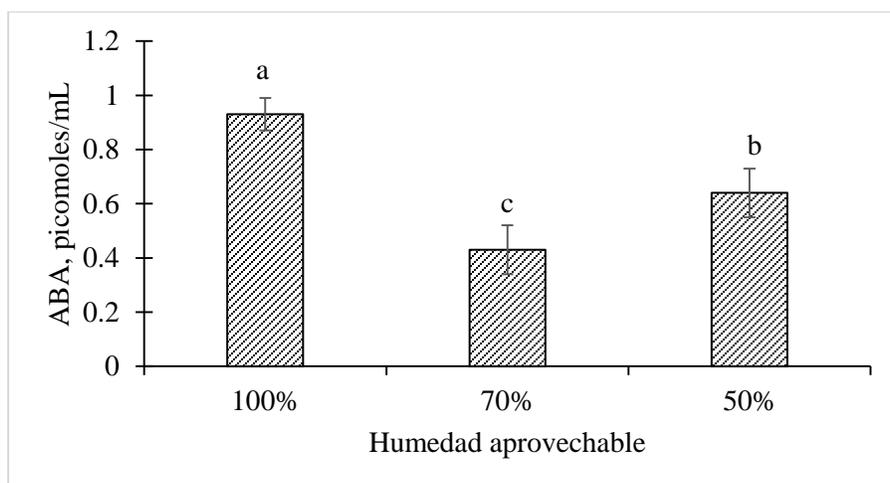


Figura 4.19. Efecto del déficit hídrico sobre la concentración de ácido abscísico a los 80 días después del trasplante.

La mayoría de las respuestas al estrés hídrico están reguladas por el ácido abscísico, sin embargo también se han descrito vías de regulación independientes de ABA. Esta hormona está involucrada en el proceso de adaptación de la planta a diferentes tipos de estrés ambiental, y se ha comprobado que durante este estrés, los niveles de ABA se incrementan en los tejidos vegetativos (Moreno, 2009), dando como respuesta el cierre estomático y reducción en la transpiración (Akhtar y Nazir, 2013).

4.3. Conclusiones

El estrés por inundación mostró un efecto negativo en el desarrollo vegetativo plantas de chile amashito, afectando la biomasa de hoja y raíz, pero no la biomasa de tallo a los 120 ddt. La conductancia estomática se vio afectada por la inundación mostrando cierre estomático, disminución en la tasa de fotosíntesis y transpiración, afectando el crecimiento de la biomasa aérea.

De manera similar el estrés por déficit hídrico en plantas de chile amashito mostró un efecto negativo en el desarrollo vegetativo, afectando la biomasa de hoja, tallo y raíz. La conductancia se vio afectada, disminuyó la tasa de fotosíntesis y de transpiración, Sin embargo a comparación de la inundación, el efecto de déficit de agua aplicado no provocó la muerte de las plantas, pero si redujo significativamente su producción de biomasa y fenología reproductiva.

4.4. Literatura citada

- Akhtar, I. and N. Nazir. 2013. Effect of Waterlogging and Drought Stress in Plants. Intl. J. Water Resources & Environ Sci. 2(2):34-40.
- Aldana, F., P. Nel, G., G. Fischer. 2014. Effect of waterlogging stress on the growth, development and symptomatology of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) plants. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 38(149):393-400.
- Alonso, B. R. A., B. Zambrano, C., P. Ponce, D., R. Quiroga, M. y M. de los A. Rosales, E. 2010. Análisis de las características morfológicas y del sitio con relación a la variabilidad del timpinchile (*Capsicum annuum* L. var *glabriusculum* sin *aviculare*). Quehacer Científico en Chiapas 1(9):37-50.
- Amri, M., M. H. El Ouni, and M. B. Salem. 2014. Waterlogging affect the development, yield and components, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence of six bread Wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). Bulgarian Journal of Agricultural Science 20(3):647-657.
- Anjum, S. A., X. Xiao-Yu, W. L. Chang, M. F. Saleem, C. Man and W. Lei, 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. Afri. J. Agric. Res. 6(92):026-2032.
- Arreguín-Cortés, F. I., H. Rubio-Gutiérrez, R. Domínguez-Mora, y F. de Luna-Cruz. 2014. Análisis de las inundaciones en la planicie tabasqueña en el periodo 1995-2010. Tecnologías y Ciencias del Agua V(3):5-32.
- Baracaldo, A., R. Carvajal, Á. Patricia, R., A. Marcela, P., F. J. García, G. Fischer y D. Miranda. 2014. El anegamiento afecta el crecimiento y producción de biomasa en tomate chonto (*Solanum lycopersicum* L.), cultivado bajo sombrero. Rev. Colomb. Cienc. Hortic. 8(1):92-102.
- Borella, J., L. do, A., D. dos S. Colares, de O., A. C. Barneche, de O., E. J. Bolacel, B. 2014. Waterlogging-induced changes in fermentative metabolism in roots and nodules of soybean genotypes. Sci. Agric. 71(6):499-508.

Bradford, K. J., and T. C. Hsiao. 1982. Stomatal Behavior and Water Relations of Waterlogged Tomato Plants. *Plant Physiol.* 70:1508-1513.

Bray, E. A. 2007. Molecular and physiological responses to water-deficit stress. Chapter 6. In: M.A. Jenks et al. (eds.). *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops.* pp. Springer, New York. pp. 121-140.

Canavar, Ö. 2015. Efectos del déficit hídrico en el intercambio de gases en hojas de diferentes edades y contenido de solutos en tallo y hojas de girasol. *Agrociencia* (49): 6:651-667.

Damián, A. N., I. Ramírez, R., C. B. Peña, V., G. Díaz, V., V. A. González, H. 2009. Características del intercambio de gases en hojas de guayabo (*Psidium guajava* L.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 15(2):119-126.

Else, M. A., F. Janowiak, C. J. Atkinson y M. B. Jackson. 2009. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll a fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. *Annals of Botany* 103: 313-323.

Ezin, V., R. De la pena, A. Ahanchede. 2010. Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. *Braz. J. Plant Physiol* 22(1):131-142.

Ghobadi, M. E. and M. Ghobadi. 2010. Effect of Anoxia on Root Growth and Grain Yield of Wheat Cultivars. *International Scholarly and Scientific Research & Innovation* 4(10):729-732.

Gunawardena, M. D. M. y C. S. De Silva. 2014. Identifying the Impact of Temperature and Water Stress on Growth and Yield Parameters of Chilli (*Capsicum annum* L.). *OUSL Journal* 17: 25-42.

Herrera, A., M. Escala, y E. Rengifo. 2009. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 21: 301-330.

Ismail S. M. 2010. Influence of deficit irrigation on water use efficiency and bird pepper production (*Capsicum annum* L.). *Meteor. Environ. Arid Land Agric. Sci.* 21:29-43.

Ismail, M. R. and W. J. Davies. 1997. Water relations of Capsicum genotypes under water stress. *Biologia Plantarum* 39(2):293-297.

Jarma-Orozco, A., T. Mercado-Fernández, J. A. Cleves-Leguizamo. 2015. Efecto de la inundación sobre parámetros de crecimiento de stevia (*Stevia rebaudiana Bertoni*). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 18 (2):393-399.

Jiménez, S. J. C., L. P. Moreno, F., S. Magnitskiy. 2012. Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. *Revista colombiana de ciencias hortícolas* 6(1):96-109.

Khadri, M., N. A. Tejera, and C. Lluch. 2006. Alleviation of salt stress in common bean (*Phaseolus vulgaris*) by exogenous abscisic acid supply. *J Plant Growth Regulation* 25:110-119.

Kishwar, A., R. Singh, G., R. Niwas, M. Gopal and A. Tyagi. 2011. A rapid method for estimation of abscisic acid and characterization of ABA regulated gene in response to water deficit stress from rice. *Am. J. Plant Physiol.* 6(3):144-156.

Kozłowski, T. T. 1984. Plant responses to flooding. *BioScience* 34:162-167.

Kulkarni, M. y S. Phalke. 2009. Evaluating variability of root size system in hot pepper *Capsicum annum* L. under water stress. *Scientia Horticulturae* 120:159-166.

Luna-Flores, W., H. Estrada-Medina, J. J. M. Jiménez-Osornio, L. L. Pinzón-López. 2012. Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. *Terra Latinoamericana* 30(4):343-353.

Meléndez, L., A. Hernández y S. Fernández. 2006. Efecto de la fertilización foliar y edáfica sobre el crecimiento de plantas de maíz sometidas a exceso de humedad en el suelo. *Bioagro* 18(2):107-114.

Moran, R. 1982. Formulae for determination of chlorophyllous pigments extracted with N,N-Dimethylformamide. *Plant Physiol.* 69:1376-1381.

Moreno F. L.P. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. *Agronomía Colombiana* 27(2):179-191.

Nilsen, E.T. y D.M. Orcutt. 1996. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors*. John Wiley and Sons, New York, NY.

Opperman, J. J. 2014. *A Flood of Benefits: Using Green Infrastructure to Reduce Flood Risks*. The Nature Conservancy, Arlington, Virginia. 27 p.

Parra, Q. R. A., J. L. Rodríguez, O., V. A. González, H. 1999. Transpiración, potencial hídrico y prolina en zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra Latinoamericana* 17(2):125-130.

Pezeshki, S. R. and F. J. Sundstrom. 1988. Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of *Capsicum annuum* L. *Scientia Horticulturae* 35:27-35.

Phimchan, P., S. Techawongstien, S. Chanthai, y P. W. Bosland. 2012. Impact of drought stress on the accumulation of capsaicinoids in *Capsicum* cultivars with different initial capsaicinoid levels. *HortScience* 47(9):1204-1209.

Pickersgill, B. 2007. Domestication of Plants in the Americas: Insights from Mendelian and Molecular Genetics. *Annals of Botany* 100:925-940.

Quintal, O. W. C., A. Pérez-Gutiérrez, L. Latournerie, M., C. May-Lara, E. Ruiz, S. y A. J. Martínez, C. 2012. Uso de agua, potencial hídrico y rendimiento de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). *Rev. Fitotec. Mex.* 35 (2):155 –160.

Rosabal, L. A., L. G. Martínez, Y. G. Reyes, J. R. Dell'Amico y M. V. Núñez. 2014. Aspectos fisiológicos, bioquímicos y expresión de genes en condiciones de déficit hídrico. Influencia en el proceso de germinación. Revisión bibliográfica. *Cultivos Tropicales* 35(3):24-35.

Salinas, H. R. M., E. A. Liévano L., F. Ulín Montejo, J. N. Mercado, D. Petit J. 2010. Caracterización morfológica y cambios durante la vida postcosecha de cuatro tipos de chile amashito (*Capsicum annuum* L.) var. *glabriusculum* (Duna) Heiser & Pickersgill. *Revista Iberoamericana de Tecnología de Postcosecha* 11(1):92-100.

SAS Institute. 2010. SAS System for Windows. Release 9.3. SAS Institute. Cary, North Carolina, USA.

Taiz, L. y E. Zeiger. 2010. Plant physiology. 5th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Tambussi E.A. 2004. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. Tesis. Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques Facultat de Biologia Departament de Biologia Vegetal. Universitat de Barcelona.

Wright, I. J., y K. Cannon. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15:351-359.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES GENERALES Y RECOMENDACIONES

5.1. Conclusiones generales

El estrés por inundación favoreció la germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum*, pero la tasa de germinación fue lenta. El 100% de germinación se obtuvo a los 63 días con 20 días de inundación.

El tratamiento con ácido giberélico (AG) produjo el 100% de germinación a los 20 días después de la siembra y con el estrés de inundación, no se modificó el porcentaje de germinación. Este tratamiento aceleró la tasa de germinación, sin embargo disminuyó el peso seco de la plántula.

El estrés por déficit hídrico inducido por diferentes concentraciones de polietileno glicol 8000 redujo el porcentaje y tasa de germinación de semillas de *C. annuum* var. *glabriusculum*. La adición de ácido giberélico (AG) disminuye el efecto del déficit hídrico haciendo que la reducción en la germinación sea menor a potenciales osmóticos menores, así como también se incrementa la longitud de la plántula y de la radícula. Aun cuando las semillas no germinan a causa de los potenciales osmóticos estas no se ven afectadas en su viabilidad y una vez que el periodo de déficit hídrico termina estas continúan viables.

El estrés por inundación mostró un efecto negativo en el desarrollo vegetativo, afectando la biomasa de hoja y raíz, pero no la biomasa de tallo a partir de los 120 ddt. Esto a consecuencia de la disminución en la conductancia estomática, en la tasa de fotosíntesis y de transpiración, afectando el crecimiento de la biomasa aérea. Se observó la formación de raíces adventicias en plantas inundadas por cinco días a los 20 ddt.

El estrés por déficit hídrico en plantas de chile amashito mostró un efecto negativo en el desarrollo vegetativo, afectando la biomasa de hoja, tallo y raíz. Esto a consecuencia de la conductancia estomática baja, así como también disminuyó la tasa de fotosíntesis y de transpiración. Sin embargo a comparación de la inundación, el efecto del déficit de agua aplicado no provocó la muerte de las plantas, pero si redujo significativamente su producción de biomasa y fenología reproductiva.

5.2. Recomendaciones

En base a los resultados obtenidos se recomienda:

Evaluar el efecto de la inundación y déficit hídrico en el rendimiento de *C. annuum* var. *glabriusculum*.

Caracterizar el ciclo fenológico de esta especie en campo y en invernadero.

APENDICE VI

6.1. Floración y fructificación en plantas durante estrés hídrico

La floración se presentó a los 80 ddt, 40 días después (120 ddt) se obtuvieron los frutos. Bajo las condiciones del invernadero del CP-Campus Tabasco, la fructificación fue muy baja. El peso seco de los frutos (g/planta) y el número de frutos por planta se tomó en plantas tratadas con inundación 0, 5 y 10 días a los 120 ddt (Cuadro 6.1). En sequía (Cuadro 6.2) solo se presentó floración y fructificación en plantas con 100% de humedad aprovechable, debido a que plantas sometidas a sequía no mostraron floración ni fructificación.

Cuadro 6.1. Peso seco de frutos y número de frutos por planta de *C. annuum* cv. *glabriusculum* a los 120 ddt, sometidas a periodos de cinco y 10 días de inundación.

120 ddt	Peso seco de frutos (g/planta)			Número de frutos/planta		
	Control	5 DI	10 DI	Control	5 DI	10 DI
<i>Planta 1</i>	0.63215	0.7258	0.3775	33	50	25
<i>Planta 2</i>	0.4882	0.8682	0.1788	24.5	47	16
<i>Planta 3</i>	0.80955	0.1507	0.4293	43.5	10	31
<i>Planta 4</i>	0.33145	0.4019	0.7866	28	21	41

Cuadro 4.10. Peso seco de frutos y número de frutos en plantas de *C. annuum* cv. *glabriusculum* a los 120 ddt a 100 % de humedad aprovechable.

120 ddt	Fructificación	
	Peso seco de fruto (g/planta)	Número de frutos/planta
Planta 1 (100%)	0.0741	4
Planta 2 (100%)	0.712	27
Planta 3 (100%)	0.7316	37
Planta 4 (100%)	1.612	72