



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS

RESPUESTA FISIOLÓGICA DE LA PLANTA, CALIDAD DE FRUTO Y DE SEMILLA DE TOMATES EXPUESTOS A TEMPERATURAS ALTAS

VICTORIA ABIGAIL DELGADO VARGAS

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2022

La presente tesis titulada: **RESPUESTA FISIOLÓGICA DE LA PLANTA, CALIDAD DE FRUTO Y DE SEMILLA DE TOMATES EXPUESTOS A TEMPERATURAS ALTAS** realizada por el (la) alumno (a): **VICTORIA ABIGAIL DELGADO VARGAS** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO

Dr. Oscar Javier Ayala Garay

ASESORA

Dra. Hilda Victoria Silva Rojas

ASESOR

Dr. Gabino García de los Santos

ASESOR

Dr. J. Jesús Magdaleno Villar

ASESORA

Dra. Hélène Gautier

Montecillo, Texcoco, Estado de México, febrero de 2022

RESPUESTA FISIOLÓGICA DE LA PLANTA, CALIDAD DE FRUTO Y DE SEMILLA DE TOMATES EXPUESTOS A TEMPERATURAS ALTAS

Victoria Abigail Delgado Vargas, D.C.
Colegio de postgraduados, 2022.

RESUMEN

Debido al cambio climático actual, los sistemas de producción agrícola se verán alterados; por lo que es necesario estudiar el efecto de la temperatura alta (TA) sobre la producción de los cultivos. En este sentido, en la presente investigación se evaluó el efecto de la temperatura alta en la fisiología de las plantas, y en la calidad de frutos y semillas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Este trabajo se desarrolló en cuatro etapas; en la primera se estudió la respuesta fisiológica de plantas de tomate, de una variedad nativa (C40) y una variedad comercial (Money Maker) como respuesta al flujo de fotones fotosintéticos producidas en una región tropical. En la segunda etapa se evaluaron las modificaciones morfológicas de la planta y distribución y acumulación de biomasa que se producen en la planta, al ser sometidas a (TA) (38.6 °C) comparada con una temperatura control (TC) (35.2 °C). En la tercera etapa se consideró la calidad postcosecha de frutos sometidos a TA durante diferentes fases de desarrollo de frutos del cuarto racimo. T1) plantas sometidas a TA en antesis, T2) plantas sometidas a TA 15 días después de antesis (DDA), T3) plantas sometidas a TA 30 DDA y T4) plantas sometidas a TA 45 DDA. En la segunda y tercera etapas, se emplearon las variedades “Money Maker” (MM), la variedad nativa, “Campeche 40” (C40) y un híbrido experimental L47 × L52 (CH-F1) y un parental del híbrido (L52). En la cuarta etapa se estudió el efecto en la calidad física y fisiológica de las semillas obtenidas de la tercera etapa de frutos del cuarto racimo de las mismas variedades, excepto semillas del híbrido experimental. Se observó que las modificaciones a nivel de planta, y calidad física y bioquímico de frutos, depende en gran medida del genotipo y la etapa de desarrollo del fruto a la que se le aplique la TA. La calidad física y fisiológica de la semilla se modificó según el genotipo en estudio y la etapa de desarrollo a la cual se aplicó la TA. En general la temperatura alta modificó negativamente múltiples variables con relación a la temperatura control.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum* L., Irradiancia, fisiología, postcosecha, calidad

PHYSIOLOGICAL RESPONSE ON TOMATO PLANT, QUALITY FRUIT AND SEED EXPOSED TO HIGH TEMPERATURE

Victoria Abigail Delgado Vargas, D.C.
Colegio de Postgraduados, 2022.

ABSTRACT

Due to current climate change, all agricultural production systems will be altered; therefore, it is necessary to study the effect of high temperature (HT) on crop production. In this sense, the present research evaluated the effect of high temperature on plant physiology, and on tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit and seeds quality. This research was developed in four stages; in the first stage, the physiological response of tomato plants, a native variety (C40) and a commercial variety (“Money Maker”) was studied in response to the flow of photosynthetic photons produced in a tropical region. In the second phase, the morphological modifications of the plant and distribution and accumulation of biomass were evaluated when the plant is subjected to (HT) (38.6 °C) compared to a control temperature (CT) (35.2 °C). The third stage considered the postharvest fruit quality subjected to HT during different phases of fruit development of the fourth cluster. T1) plants subjected to HT at anthesis, T2) plants subjected to HT 15 days after anthesis (DAA), T3) plants subjected to HT 30 DAA and T4) plants subjected to HT 45 DAA. The varieties “Money Maker” (MM), the native variety, “Campeche 40” (C40) and an experimental hybrid L47 × L52 (CH-F1) and a parent of the experimental hybrid (L52) were used. The fourth stage studied the effect on the physical and physiological seed quality, obtained from the third stage of fruits of the fourth cluster of the same varieties, except seeds of the experimental hybrid. It was observed that the modifications at the plant level, and the physical and biochemical quality of the fruit, depend to a large extent on the genotype and the stage of development of the fruit to which the HT is applied. The physical and physiological seed quality was modified according to the genotype under study and the stage of development to which the HT was applied. In general, the high temperature negatively modified multiple variables in relation to the control temperature.

Keywords: *Solanum lycopersicum* L., Irradiance, Irradiance, physiology, postharvest, quality

AGRADECIMIENTOS

Al **Colegio de Postgraduados, Recursos Genéticos y Productividad-Producción de semillas**, por brindar la oportunidad a jóvenes de continuar formándonos como profesionistas.

Al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (**CONACYT**) por el financiamiento otorgado para la realización de mis estudios de postgrado.

Al **Dr. Oscar J. Ayala Garay** por la dirección de este proyecto, por su tiempo, paciencia y confianza. Por compartir su guía y motivación, además de su valiosa amistad y valiosos consejos para el desarrollo de este proyecto.

A los miembros de mi consejo particular **Dra. Hilda Victoria Silva Rojas, Dr. J. Jesús Magdaleno Villar, Dr. Gabino García de los Santos** por la adecuada conducción y asesoramiento para la realización de este proyecto, por su apoyo y amistad durante mi estancia como estudiante, sus consejos, paciencia y confianza.

A la **Dra. Hélène Gautier** y su equipo de trabajo en INRA por todo el apoyo brindado para la realización de múltiples experimentos de este proyecto, por su asesoramiento, tiempo y por compartir su experiencia y conocimientos y la invitación a colaborar en su laboratorio en Francia.

A la **Dra. Lourdes Arevalo** por la transferencia de sus conocimientos y ayuda durante la fase experimental de la investigación y por permitirnos la utilización de sus equipos y laboratorio.

Al **Dr. René Hernández Garruña** y todo su equipo de trabajo del Instituto Tecnológico de Conkal, por el asesoramiento, y colaboración para la realización de experimentos de este proyecto, y por la invitación de colaborar con ustedes en Yucatán.

Al **Dr. Nicacio Cruz Huerta, M.C. Iván Ramírez Ramírez, Dr. Víctor A. González Hernández** por compartir su conocimiento y experiencia y valiosos consejos para la realización del proyecto y por las facilidades en el equipo de laboratorio y por permitirnos el uso de un material vegetal valioso para esta investigación.

Al **Dr. Enrique Rodriguez** del programa de mejoramiento genético de Horticultura Protegida de la Universidad Autónoma Chapingo por permitirnos hacer uso de su material vegetal para el desarrollo de estos experimentos.

A cada uno de mis profesores a lo largo de la vida y en especial a los profesores del Colegio de Postgraduados, por el entusiasmo de enseñar y compartir sus conocimientos, sus consejos y experiencias y a todos aquellos que hacen posible la libre difusión del conocimiento.

A los Dres. **F. Victor Conde Martínez** y **Juan Martínez Solís**, por la participación especial como sinodales en este trabajo, por sus valiosas aportaciones y buena disponibilidad.

Este proyecto es el resultado del esfuerzo conjunto de todos los que formamos un equipo de trabajo para el desarrollo de esta investigación; a mis compañeros de estudio, al personal de apoyo del Colegio, al personal que labora en el Laboratorio de Fisiotecnia Vegetal, Laboratorios Generales, Laboratorio de Semillas, Laboratorio de Ganadería y Trabajadores de Campo. En especial a la **Señora Alicia** por su magnífica labor en la coordinación de semillas y al **señor Juan Carlos** por su siempre amigable disponibilidad de apoyarnos a los estudiantes.

A mi hermanita **Susana Jaqueline Delgado Vargas** por regalarme su tiempo, paciencia y amistad en mis experimentos de campo y laboratorio para poder realizar todos estos múltiples experimentos.

A **Diana, Lucy, Lugo, Pita, Sigrid, Alejo, Evelia** por apoyarme con su sincera amistad y aportaciones para el desarrollo de mi trabajo y por brindarme palabra de apoyo y motivación.

¡A todos, de corazón gracias!

DEDICATORIA

Dedico esta tesis al forjador de mi camino, mi padre celestial artista de lo maravilloso y desconocido de la vida y creador de las personas que amo.

A mi madre: **Danyra Vargas** y hermana **Susana J**, inspiracion fundamental de mi vida, y pilares de ella.

A **Marcelo Zvaleta** y la familia que formaremos, por estar para mi en los peores momentos de crisis durante la finalización de esta etapa de mi vida.

A mi hermana **Olga** con cariño, y a mis sobrinos **Kevin** y **Angel** para un día poder motivarlos a seguir sus sueños ojalá se conviertan en futuros agrónomos.

A mi abuela **Felipa Reyes** por enseñarnos a tener carácter y no rendirnos.

A mi abuelo **Calletano Vargas** por transferirme su amor al campo y tenacidad.

A mi tío **Ricardo**, mi tía **Nery** y **Emanuel** por que se alegran de mis triunfos y comparten mi felicidad.

Y a todas esas personas que han representado una inspiración durante mi vida, me han aconsejado y animado a continuar aun cuando dude de mi capacidad.

Con mucho Cariño para ustedes Victoria

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
AGRADECIMIENTOS	v
DEDICATORIA	vii
LISTA DE CUADROS.....	xiii
LISTA DE FIGURAS.....	xv
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	4
Objetivos	4
Hipótesis.....	5
REVISIÓN DE LITERATURA	6
Componentes del clima	6
Factores Climáticos.....	8
Cambio climático en la agricultura	10
Incremento de temperatura.....	11
Vulnerabilidad de los cultivos al incremento de temperatura.....	12
Radiación solar.....	13
Espectro electromagnético	14
Radiación fotosintéticamente activa	16
Interacción temperatura alta e Irradiancia.....	18
El cultivo de tomate	19
Ecología del cultivo.....	20
Respuesta morfo-agronómica del tomate a altas temperaturas	21
Composición nutricional del fruto	22
Rendimiento biológico (Biomasa)	22
Fijación de Carbono como producto de la fotosíntesis	23
Fijación del carbono de tomate	25
Ciclo fenológico del tomate	26
Desarrollo de frutos de tomate	28
Maduración del fruto.....	29

Calidad de fruto.....	31
Firmeza.....	31
Componentes del sabor	32
Color.....	32
Compuestos funcionales.....	33
Metabolitos secundarios.....	33
Componentes de la fruta.....	33
Efecto de la temperatura sobre la calidad del fruto.....	34
Semillas de tomate	34
Morfología de la semilla	35
Germinación.....	37
Vigor de semillas de tomate.....	39
Efecto de la temperatura sobre la semilla de tomate.....	43
CAPTÍLO I. FISILOGIA Y MODIFICACIONES DEL METABOLOMA DE PLANTAS	
DE TOMATE MEDIANTE EL USO DE MALLA DE COBERTURA EN UNA REGIÓN	
TROPICAL.....	
1.1. RESUMEN.....	45
1.2. ABSTRACT.....	46
1.3. INTRODUCCIÓN	47
1.4. OBJETIVO.....	48
1.5. MATERIALES Y MÉTODOS	49
1.5.1. Sitio experimental y material vegetal.....	49
1.5.2. Establecimiento y manejo del cultivo	49
1.5.3. Tratamientos y caracterización de los microambientes.....	50
1.5.4. Variables morfológicas y distribución de biomasa	50
1.5.5. Fotoquímica de la hoja, intercambio de gases.....	51
1.5.6. Extracción y cuantificación de metabolitos	51
1.5.7. Diseño experimental y análisis estadístico.....	53
1.6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	53
1.6.1. Caracterización de los microambientes.....	53
1.6.2. Variables morfológicas y distribución de biomasa	57

1.6.3.	Fotoquímica de la hoja	60
1.6.4.	Intercambio de gases	63
1.7.	CONCLUSIONES	72
CAPÍTULO II. MODIFICACIONES EN LA DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN		
PLANTAS DE TOMATE DESARROLLADAS EN TEMPERATURA ALTA.....		
2.1.	RESUMEN.....	74
2.2.	ABSTRACT.....	75
2.3.	INTRODUCCIÓN	76
2.4.	OBJETIVO.....	79
2.5.	MATERIALES Y MÉTODOS	79
2.5.1.	Ubicación del sitio experimental y condiciones del cultivo.....	79
2.5.2.	Manejo del cultivo y material genético	79
2.5.3.	Tratamientos.....	81
2.5.4.	Distribución de materia seca en la planta.....	81
2.5.5.	Acumulación de biomasa total	82
2.5.6.	Respuestas morfo-anatómicas de las plantas	82
2.5.7.	Distribución porcentual de biomasa acumulada en la planta	82
2.5.8.	Diseño experimental y análisis estadístico.....	83
2.6.	RESULTADOS Y DISCUSIONES	83
2.6.1.	Condiciones experimentales.....	83
2.6.2.	Distribución de materia seca en la planta.....	85
2.6.3.	Acumulación de biomasa total de los genotipos	87
2.6.4.	Respuestas morfo-anatómicas de las plantas	89
2.6.5.	Distribución porcentual de biomasa acumulada en la planta de tomate	91
2.7.	CONCLUSIONES	92
CAPÍTULO III. INCREASING TEMPERATURE AFFECTS TOMATO FRUIT		
QUALITY AT HARVEST DEPENDING ON FRUIT DEVELOPMENTAL STAGE AND		
GENOTYPES		
3.1.	ABSTRACT.....	94
3.2.	RESUMEN.....	96
3.3.	INTRODUCTION.....	98

3.4.	OBJETIVE	100
3.5.	MATERIALS AND METHODS	100
3.5.1.	Plant material and location	100
3.5.2.	Crop management and experimental conditions	101
3.5.3.	Temperature treatments	101
3.5.4.	Fruit traits	103
3.5.5.	Biochemical analyses	104
3.5.6.	Statistical analyses	106
3.6.	RESULTS	106
3.6.1.	Diversity of tomato fruit physical quality traits linked to genotypes and ripening stage	106
3.6.2.	What are the effects of increased temperature on fruit physical traits	109
3.6.3.	Diversity of metabolites content linked to genotypes and ripening stages	112
3.6.4.	Genetic and environmental factors affecting fruit taste quality: Changes in sugars and acids content of the three genotypes with ripening stage and temperature treatments	114
3.6.5.	Genetic and environmental factors affecting the content of antioxidants and minerals as indicators of the nutritional quality of fruit	119
3.7.	DISCUSSION	131
3.8.	CONCLUSION	137
CAPÍTULO IV. INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA ALTA SOBRE LA CALIDAD DE SEMILLA DE TOMATE		138
4.1.	RESUMEN	138
4.2.	ABSTRACT	139
4.3.	INTRODUCCIÓN	140
4.4.	OBJETIVO	142
4.5.	MATERIALES Y MÉTODOS	142
4.5.1.	Ubicación del sitio experimental y material vegetal	142
4.5.2.	Manejo del cultivo y condiciones experimentales	143
4.5.3.	Calidad física de la semilla	144
4.5.4.	Calidad fisiológica de la semilla	145

4.5.5.	Análisis estadístico.....	146
4.6.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	146
4.6.1.	Condiciones de temperatura.....	146
4.6.2.	Calidad física de la semilla.....	147
4.6.3.	Germinación, respiración y conductividad eléctrica de la solución de imbibición.....	152
4.6.4.	Envejecimiento artificial y vigor de semilla	156
4.7.	CONCLUSIONES	159
	CONCLUSIONES GENERALES.....	160
	LITERATURA CITADA	161
	ANEXOS	172

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1. Altura, número de hojas y área foliar de dos genotipos (C40 y MM) de tomate a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar.	58
Cuadro 2.1. Condiciones ambientales de los dos tratamientos de temperatura donde se desarrollaron los cultivos. Los datos indican temperaturas y desviación estándar.	84
Cuadro 2.2. Cuadros medios y nivel de significancia estadística en el análisis de varianza de la variable altura, número de hojas, área foliar total y biomasa total a los 120 dds de cuatro variedades de tomate creciendo en dos condiciones de temperatura.	89
Cuadro 2.3. Respuesta de variables morfo-anatómicas de variedades de tomate creciendo en dos condiciones de temperatura.	90
Table 3.1. Air temperature recorded during fruit development according to the treatments (conditions). Data are average value \pm standard deviation.	103
Table 3.2. Physical characterization of tomato fruits of genotypes C40, MM and CH-F1 during ripening.	108
Table 3.3. Effect of the period of the temperature increase on fruit physical characteristics of C40, MM and CH-F1 tomato genotypes.	111
Table 3.4. Changes in sugars and acids content during fruit ripening of three tomato genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).	116
Table 3.5. Changes in sugars and acids content during fruit development at high temperature of tomato genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).	118
Table 3.6. Fruit antioxidant content during the ripening of three tomato genotypes (C40, MM and CH-F1).	120
Table 3.7. Fruit mineral content during the ripening of three tomato genotypes (C40, MM and CH-F1).	122

Table 3.8. Fruit antioxidant content during fruit development at high temperature of tomato genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).....	124
Table 3.9. Fruit mineral content depending on the temperature treatments applied during fruit development of genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).....	127
Cuadro 4.1. Cuadrados medios y nivel de significancia estadística, del análisis de varianza de las variables de calidad física de las semillas de tres genotipos de tomate (C40, MM y L52), sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo. ...	149
Cuadro 4.2. Comparación de medias por factor independiente de estudio para las variables de calidad física de las semillas de tres variedades de tomate (C40, MM y L52) sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.	151
Cuadro 4.3. Cuadrados medios y nivel de significancia estadística, del análisis de varianza en variables de calidad fisiológica de las semillas de tres genotipos de tomate (C40, MM y L52), sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.....	153
Cuadro 4.4. Comparación de medias por factor independiente de estudio para variables de calidad fisiológica de las semillas de tres variedades de tomate (C40, MM y L52), sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.	155
Cuadro 4.5. Interacción genotipo ambiente de; A) VE = velocidad de emergencia de radículas a los 14 d; B) R = respiración de semillas de la solución de imbibición a las 96 h; C) CE = conductividad eléctrica de la solución de imbibición a las 24 h; D) SM = porcentaje de semillas muertas. E) VEEA = velocidad de emergencia de la radícula a los 14 d de semillas después de envejecimiento acelerado.....	158

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Esquema del espectro visible del espectro electromagnético. Imagen obtenida de Electromagnetic_spectrum_-de.svg 14
- Figura 2.** Ciclo fenológico del tomate según Jones (2013). Obtenida de: https://www.researchgate.net/figure/Demonstration-of-the-five-growth-stages-of-tomato-and-the-different-levels-of-fruit_fig4_323225604. 27
- Figura 3.** Etapas de desarrollo del fruto de tomate obtenido de Azzi *et al*, (2015). ddf: días después de antesis. 29
- Figura 4.** de maduración de frutos de tomate cv. M82, Fuente: tea.solgenomics.net..... 30
- Figura 5.** Semillas enteras y corte longitudinal donde se muestra la estructura anatómica de una semilla de jitomate (Chen, 2014). 37
- Figura 6.** Etapas de la germinación: Imbibición, elongación celular, División celular, diferenciación de células y tejidos (Berrie, 1984)..... 38
- Figura 1.1.** Comportamiento de las variables ambientales: **A)** Irradiancia total (Global radiation)) ($W\ m^{-2}$), **B)** Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ($\mu\text{mol}\ m^{-2}\ s^{-1}$) transmitidas por las mallas **C)** Temperatura promedio diurna ($^{\circ}C$), **D)** Humedad relativa (RH). Los valores A y C son promedios de evaluaciones de tres días consecutivos. Valores de B y D son valores de promedios diarios durante todo el experimento. 56
- Figura 1.2.** Acumulación de biomasa por órganos de dos genotipos de tomate (C40 y MM), a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar. Medias con la misma letra son estadísticamente iguales..... 60
- Figura 1.3.** A) Coeficiente de extinción fotoquímico (qP), B) coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) y tasa de transporte de electrones del FSII (ETR) de los genotipos de tomate C40 (C) y MM (D), a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar (100, 80, 75 y 50 %). Los datos son medias \pm error estándar. Literales diferentes en la misma columna y * entre líneas indican diferencias mínimas significativas (Tukey, $P \leq 0.05$). n= 9..... 62
- Figura 1.4.** Fotosíntesis a lo largo del día, curvas respuesta A/PPFD y A/C_i de los genotipos de tomate C40 (A, C y E, respectivamente) y MM (B, D y F, respectivamente),

<p>a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar (100, 80, 75 y 50 %). Los datos son medias \pm error estándar; n=9.....</p>	65
<p>Figura 1.5. Análisis de componentes principales (PCA, PC1 vs. PC2) de la variedad del tomate (MM y C40) y los tratamientos de intensidad de luz.</p>	66
<p>Figura 1.6. (A) Análisis discriminante de mínimos cuadrados parciales (PLS-DA, PC1 vs. PC2) y (B) Principales VIPs con mayor influencia sobre la variación del PC1 de las variedades contrastantes C40 y MM.</p>	68
<p>Figura 1.7. (A y B) Análisis discriminante de mínimos cuadrados parciales (PLS-DA, PC1 vs. PC2) y (C y D) Principales VIPs con mayor influencia sobre la variación del PC1 de dos variedades contrastantes C40 y MM.....</p>	70
<p>Figura 2.1. Comportamiento de la temperatura diurna promedio de (7:00 a 19:00 h) dentro de los dos ambientes TA= temperatura alta moderada y TC= temperatura control. La temperatura máxima promedio diurna fue de 38.6 ± 4.4 °C para TA y de 35.2 ± 4.0 °C para TC durante todo el experimento.</p>	85
<p>Figura 2.2. Distribución de materia seca en plantas de tomate; A) PSR= peso seco de raíz; B) PST= peso seco de tallo; C) PSH= peso seco de hoja; D) PSF= peso seco de fruto. Valores expresados en g planta⁻¹; dds= días después de la siembra. Medias con diferente letra son estadísticamente diferentes según prueba de Tukey (P < 0.05). Prueba de medias realizado por órganos independiente (n= 5). Barras verticales representan desviación estándar.</p>	87
<p>Figura 2.3. Acumulación de biomasa total en la planta de cuatro variedades de tomate (C40, L52, CH-F1 Y MM), creciendo en dos ambientes de temperatura contrastantes, temperatura alta y temperatura control.</p>	88
<p>Figura 2.4. Interacción genotipo ambiente de la variable altura de cuatro variedades de tomates creciendo en dos ambientes; temperatura alta y temperatura control, evaluadas a los 120 ddt. Medias con la misma letra son estadísticamente iguales según prueba de Tukey (P < 0.05). Las barras verticales representan desviación estándar.</p>	91
<p>Figura 2.5. Distribución porcentual de biomasa acumulada en la planta de cuatro variedades de tomate creciendo en dos ambientes; temperatura alta y temperatura control.</p>	92

Figure 3.1. A typical daily evolution of temperature (recorded on May 12, 2020) within the two greenhouse compartments depending on the two treatments applied: control treatment (CT); higher temperature (HT).	102
Figure 3.2. Principal component analysis (PCA) considering the metabolite content of tomato fruits of the genotypes MM, C40 and F1 at three ripening stages.	113
Figure 3.3. Principal component analysis (PCA) considering the metabolite content of red fruits depending on the temperature treatment. A: genotypes MM (M); B: genotype C40 (C); C: genotype CH-F1 (F); 0: control; 1: increased temperature from anthesis; 2: increased temperature from 15DAA; 3: increased temperature from 30DAA; 4: increased temperature from 45DAA. See figure 2 for variables correspondence.....	129
Figura 4.1. Comportamiento de la temperatura promedio de un día típico (12 de mayo 2020), dentro de los ambientes estudiados TA (temperatura alta) y TC (temperatura control).....	147
Figura 4.2. Efecto de la interacción genotipo × fases de aplicación de temperatura alta en variables de calidad física; A) Número de semilla por fruto; B) peso de mil semillas; C) largo de semilla; D) Ancho de semilla de tres variedades de tomate (C40, MM, L52).....	152

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las variaciones climáticas globales ocurren de manera constante a lo largo de la historia de la tierra; sin embargo, en las últimas décadas, la actividad humana ha rebasado la capacidad de cambio de los procesos naturales (Jarma-Orozco *et al.*, 2012). El incremento de la temperatura y la concentración de gases de efecto invernadero son fenómenos asociados con el cambio climático global (Moretti *et al.*, 2010). De modo que los modelos climáticos prevén un calentamiento global de 1.5 °C en los próximos años respecto a los niveles preindustriales, fenómenos que implican un aumento de la temperatura media en la mayoría de las regiones terrestres, así como episodios de calor extremo (IPCC, 2018).

La actividad agrícola depende directamente del clima y su variabilidad; cambios en los patrones de comportamiento de las temperaturas y precipitaciones o el incremento de la concentración del CO₂ atmosférico, afectan significativamente el desarrollo de los cultivos (Hoshikawa *et al.*, 2021). El cambio climático puede suponer oportunidades o riesgos para la agricultura según las características climáticas de la región, de los cultivos y de los cambios potenciales que puedan darse (FAO, 2015).

El incremento de temperatura es una limitante para la producción de cultivos (Hoshikawa *et al.*, 2021). Lo que amerita la exploración de parientes silvestre de plantas con atributos agronómicos y variabilidad genética capaces de adaptarse a los cambios futuros. Por ello una alternativa para mitigar los efectos negativos provocados por el cambio climático es recurrir a la exploración y uso de los recursos fitogenéticos (FAO, 2015; Delgado-Vargas *et al.*, 2018). En México se considera centro de diversidad de distintas especies, encontrándose numerosas poblaciones nativas en diversas partes del país. La capacidad de las plantas para tolerar los cambios del clima se debe a la diversidad genética que ellas poseen (FAO, 2015).

Entre los cultivos hortícolas más importantes se encuentra el tomate (*Solanum Lycopersicum* L.) que ocupa el segundo lugar de consumo a nivel mundial (FAOSTAT, 2018), siendo el estado de Sinaloa el líder productor al concentrar 17.2 % de la producción nacional, seguido de Zacatecas y Michoacán con 10.8 % y 9.0 %, respectivamente; en conjunto aportan una tercera parte del total nacional (SIAP, 2020). México cuenta con una gran diversidad de tomate por ser uno de los centros de origen y domesticación de esta especie (Delgado-Vargas *et al.*, 2018).

El cultivo de tomate requiere un óptimo de temperatura entre 23 y 26 °C para su crecimiento y producción (Adams *et al.*, 2001) y se considera como una especie sensible a las temperaturas altas (Boote *et al.*, 2012). En general las reacciones bioquímicas de las plantas son sensibles a la temperatura, pues influye en los procesos de crecimiento y desarrollo; el estrés por calor a la que una planta es sometida se define como una serie de daños irreversibles en el metabolismo y el desarrollo de esta que pueden causar las altas temperaturas y es un fenómeno complejo que involucra la duración del estrés, la tasa de incremento y la temperatura máxima alcanzada (Porch y Hall, 2013). Sin embargo, los cultivos despliegan una amplia plasticidad estructural y fisiológica que les permite adaptarse a diferentes temperaturas. La exposición a altas temperaturas desencadena una señalización y activación genética que puede culminar con la estabilización de proteínas y membranas, acompañada por la producción de enzimas antioxidantes y desintoxicantes que contrarrestan a las toxinas producidas durante el estrés térmico (Iba, 2002; Almeselmani *et al.*, 2006).

La crisis climática actual es la consecuencia de una crisis ecológica de mayor dimensión originada por la sobreexplotación de recursos naturales debida al crecimiento demográfico de la especie humana que desembocó en la pandemia que actualmente vivimos. Los alcances

de la presente tesis se vieron de hecho afectados por dicha pandemia ya que las medidas tomadas para enfrentarla (cierre de laboratorios, confinamiento de personas y cierre de fronteras) se dieron precisamente en esos dos años durante los cuales esta se fue gestando. Lo anterior provocó modificaciones en el proyecto original, así como la cancelación de la estancia de investigación internacional que estaba planeada.

Basados en la importancia de conocer los mecanismos fisiológicos involucrados en la respuesta del tomate a las temperaturas altas (TA) durante su crecimiento y etapa reproductiva, los resultados de esta investigación se presentan en cuatro capítulos y un capítulo introductorio:

En el **Capítulo II** de este documento se estudia el efecto de diferentes niveles de irradiancia solar sobre la respuesta fisiológica de dos variedades de tomate cultivadas en una zona tropical con clima cálido. En este capítulo se muestran resultados de variables fotosintéticas, de asimilación del carbono y del metaboloma en días específicos del desarrollo de las plantas de dos variedades contrastantes respecto a su origen, una variedad originaria de clima templado (MM) y una variedad de clima tropical (C40). El estudio se desarrolló en 2019 en el sitio Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán.

Los **Capítulos III, IV y V** son producto de un mismo experimento instalado en el Colegio de Postgraduado en el año 2020, donde se estudiaron 4 genotipos: la variedad “Money maker” (MM) de origen europeo, la variedad nativa “Campeche 40” (C40) originaria de una región cálido-húmeda, proveniente del programa de mejoramiento genético del Colegio de Postgraduados, el híbrido experimental “CH-F1” y su línea materna “Línea 52” (L52) ambos productos del programa de mejoramiento genético de tomate de la Universidad Autónoma

Chapingo. En el **Capítulo III**, se presentan los resultados del efecto de TA sobre las modificaciones morfológicas de la planta de tomate durante su desarrollo, expresadas por la acumulación de materia seca en los diferentes órganos de la planta.

En el **Capítulo IV** se evaluó en las variedades (MM y C40) y el híbrido CH-F1, la calidad física y bioquímica de los componentes de calidad nutricional y de sabor de tomates sometidas a TA incidiendo en diferentes fases del desarrollo del fruto. La mayoría de las variables se evaluaron en el Instituto Nacional de Investigaciones para la Agricultura, la Alimentación y el Ambiente de (INRA), en Aviñon, Francia.

En el **Capítulo V** se evaluó en las variedades MM, C40 y la línea L52, el efecto de TA incidiendo en diferentes etapas de desarrollo de frutos sobre la calidad física y fisiológica de su semilla.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivos

- i. Evaluar las respuestas fisiológicas y perfil metabolómico de dos variedades de tomate cultivadas en cuatro intensidades de irradiación en una zona tropical con clima cálido-húmedo.
- ii. Evaluar las respuestas morfo-agronómicas de la planta, acumulación de biomasa y distribución de biomasa porcentual de cuatro variedades de tomate en dos ambientes de temperatura contrastantes.
- iii. Estudiar la respuesta de la calidad física postcosecha, los componentes de sabor y componentes nutricionales de frutos de tres variedades contrastantes de tomate producidos en TA durante diferentes etapas de desarrollo.

- iv. Evaluar la calidad física y fisiológica de semillas de tres variedades de tomate contrastantes producidas en TA durante diferente etapa de desarrollo del fruto.

Hipótesis

- i. La respuesta fisiológica de la planta, fruto o semilla de al menos un genotipo de tomate se verá modificado por la temperatura alta.
- ii. La temperatura alta provocará efectos negativos en al menos un genotipo sobre los parámetros fisiológicos de la planta, la distribución de materia seca, la calidad de fruto y la calidad de semilla de tomate.

REVISIÓN DE LITERATURA

Componentes del clima

El clima es un recurso natural que afecta todas las actividades de la producción agrícola y rige casi todas las actividades humanas (Bita y Gerats, 2013). Su influencia en los cultivos determinados depende de las características de la localidad geográfica y de las condiciones de producción, no depende sólo de las características climáticas de la localidad en que esté situado, sino también en gran medida de las condiciones en que se desarrolla la producción. Es decir, tiene tanta importancia el nivel de exposición del cultivo al clima, como el nivel de vulnerabilidad (IPCC, 2013). El clima entonces se puede conceptualizar como el conjunto de promedios del tiempo atmosférico que guarda un carácter muy estable, en un periodo relativamente largo que puede ser 30 años, por lo cual ejerce su influencia sobre las demás condiciones ambientales, es decir para establecer el clima de una determinada región geográfica o lugar tienen que realizarse observaciones por varios periodos para luego establecer promedios de temperatura, humedad, precipitaciones etc. El tiempo atmosférico es la combinación de los siguientes parámetros cuales se denominan elementos del clima (IPCC, 2013; OMM, 2017).

Temperatura: Es la cantidad de energía calorífica que posee el aire en un momento determinado. Se mide mediante termómetros, habitualmente en grados Celsius (°C) y determina las sensaciones de calor y frío. En Estados Unidos la unidad de medida utilizada es el grado Fahrenheit (°F) (Picquart y Morales, 2017). Debido a sus repercusiones en la vida, se considera a la temperatura como el principal elemento del clima (IPCC, 2013), además sirve de base para establecer los diferentes tipos de clima. Al empezar el día, el suelo recibe la radiación solar y se calienta, al calentarse el suelo, se va calentando el aire que se encuentra

sobre él, así el aire se calienta con la energía solar; pero no directamente, sino luego de ser absorbida por la superficie terrestre. La energía solar pasa del suelo al aire de tres maneras: por irradiación, conducción y convección (Días, 2018).

Precipitación: Es la caída al suelo del agua contenida en la atmósfera. Puede ser en forma de agua, de nieve, de brumas o de rocío y se produce cuando la atmósfera no puede contener más agua y esta se condensa y precipita. Se mide en litros por metro cuadrado de superficie, o su medida equivalente milímetros de altura del agua caída (MM). El instrumento de medición es el pluviómetro (OMM, 2017).

Viento: Es el movimiento del aire en la atmósfera, que se desplaza desde las zonas de altas presiones a las de bajas presiones. Aunque este movimiento tiene lugar en las tres dimensiones del espacio, en meteorología se mide sólo la velocidad y dirección de su componente en el plano horizontal. La velocidad la mide el anemómetro, habitualmente en m/s o km/h. La dirección se mide mediante una veleta, en grados desde el norte, y nos indica de dónde viene el viento: del norte, del nordeste, del este, etc. (OMM, 2017).

Humedad: La humedad absoluta es la cantidad de vapor de agua presente en el aire y se mide en g/m^3 . La humedad relativa es la relación entre la cantidad de vapor de agua que contiene el aire y la máxima cantidad de vapor de agua que puede contener a una determinada temperatura. Cuanto mayor es la temperatura del aire, más cantidad de vapor de agua disuelto admite. La humedad relativa se mide en porcentaje: un valor de 100 % indica que el aire está saturado de vapor de agua y ya no puede retener más, lo que da lugar a la formación de nubes, nieblas, rocío o si la temperatura es lo suficientemente baja, escarcha. El instrumento de medición de la humedad relativa es el higrómetro (OMM, 2017).

Presión atmosférica: Es el peso de la columna de aire sobre una unidad de superficie. Se expresa en pascales (Pa), unidad equivalente al newton por metro cuadrado (N/m²). Como esta unidad resulta pequeña, habitualmente se utiliza el hectopascal (hPa) o su equivalente el milibar (mbar). La presión atmosférica desciende con la altitud (OMM, 2017).

Nubosidad: Es la fracción del cielo cubierta por nubes observada en un lugar determinado. Se divide la bóveda celeste en ocho partes y la nubosidad se mide en octas. Va desde 0/8 que indica un cielo completamente despejado hasta 8/8 para un cielo completamente cubierto (OMM, 2017).

Factores Climáticos

Esos elementos pueden diferir en dos sentidos: temporal y espacialmente, estas diferencias dependerán de los denominados factores climáticos que son conformados por:

Latitud: Distancia angular que hay desde un punto en la superficie de la tierra hasta el ecuador. Se mide en grados, minutos y segundos (OMM, 2017).

Cuanto más cerca se encuentre un lugar del ecuador menos variación habrá en la duración de los días y la energía solar incidirá más vertical y con más intensidad sobre él, por lo que más cálidas serán las temperaturas (zonas tropicales). Cuanto más lejos se encuentre ese punto del ecuador la energía solar le alcanzará con un ángulo menor, además durante el invierno los días serán cortos acentuando el frío. Si el punto se encuentra cerca de los polos los rayos solares le llegarán con un ángulo muy pequeño y solo durante algunos meses ya que en invierno allí no sale el sol. Esto hará que las temperaturas sean muy bajas todo el año. La latitud determina las cinco grandes franjas climáticas de la Tierra:

- a) Una zona cálida o tropical a ambos lados del ecuador entre los trópicos de Cáncer y Capricornio.
- b) Dos zonas templadas norte y sur, entre estos trópicos y los círculos polares ártico y antártico respectivamente.
- c) Dos zonas frías o polares en torno a los polos norte y sur.

En general se puede decir que la zona tropical tiene temperaturas elevadas (excepto en las regiones de mucha altitud) y que varían poco a lo largo del año, que las zonas templadas tienen cuatro estaciones y que las zonas polares tienen siempre temperaturas muy bajas (OMM, 2017).

Altitud: Es la distancia vertical de un punto de la tierra respecto al nivel del mar. Al aumentar la altitud la temperatura disminuye aproximadamente un grado cada 154 metros (cada 180 en la zona intertropical), esto es debido a que conforme ascendemos la presión es menor y un gas al perder presión pierde temperatura. El aire por tanto al estar a menos presión está más frío que en las zonas bajas (OMM, 2017).

Vientos planetarios: Son los vientos que predominan en la Tierra. Recorren grandes distancias y soplan casi siempre en la misma dirección, definidos por vientos Alisios, del Oeste y vientos polares (OMM, 2017).

Corrientes marinas: Son masas de agua que se desplazan a lo largo de los océanos y recorren grandes distancias. Tienen una influencia muy importante en los climas de la Tierra ya que contribuyen a repartir el calor del trópico por el resto del planeta (OMM, 2017).

Distancia al mar: El mar no se calienta tan deprisa como la tierra en verano y se enfría lentamente en invierno por lo que modera el clima de las costas, haciéndolo más templado

que el del interior y con menor diferencia entre las temperaturas del mes más cálido y del más frío (OMM, 2017).

Relieve: El relieve tiene mucha influencia en los climas que se dan en una región ya que las cadenas montañosas son barreras naturales al movimiento del aire. Cuando los vientos soplan del mar cargados de humedad y se encuentran con ellas se ven obligados a ascender, con lo que se enfrían, el vapor de agua que contienen se condensa formando nubes y se producen precipitaciones en las laderas expuestas a esos vientos (barlovento). A las laderas opuestas (sotavento) el aire llega con menos humedad, al descender aumenta su presión y por tanto su temperatura y las nubes desaparecen lo que da lugar a un clima más seco a ese lado de la cordillera (OMM, 2017).

De acuerdo a la latitud la Tierra se divide en cinco zonas principales, según la clasificación de Köppen (1884): una zona tropical, dos zonas templadas y dos zonas polares. A su vez cada zona templada se puede dividir en dos, una zona subtropical a continuación del trópico y otra zona de latitudes medias.

Cambio climático en la agricultura

El cambio climático es una gran amenaza para la seguridad alimentaria mundial (Hoshikawa *et al.*, 2021). La expresión cambio climático hace referencia a cambios en el estado del clima que pueden ser identificados (normalmente mediante pruebas estadísticas) a través de cambios en la media y/o la variabilidad de diferentes propiedades que perduran durante periodos largos de tiempo (IPCC, 2018). El cambio climático global se compone de una serie de eventos meteorológicos que tienen influencia en el funcionamiento de los sistemas alimentarios; se manifiesta en alteraciones en la biodiversidad de los ecosistemas naturales,

en la productividad y fuentes de alimentos al reducir la producción y la diversidad genética de especies silvestres, por consiguiente, en la cotidianidad humana futura (Hoshikawa *et al.*, 2021).

Dentro de los fenómenos asociados al cambio climático se encuentran; aumento en concentraciones de gases de efecto invernadero CO₂ principalmente; aumento de la temperatura como consecuencia del forzamiento radiactivo de los gases de efecto invernadero; alteración de los patrones de precipitación. El forzamiento radiactivo calienta la superficie de la atmósfera y, por tanto, aumenta la evaporación del agua, alterando también la sensación de calor en los seres vivos. La humedad atmosférica, las precipitaciones y la circulación atmosférica generan cambios que afectan todos los sistemas (Hoshikawa *et al.*, 2021; IPCC, 2018).

Incremento de temperatura

La temperatura es uno de los principales controladores de la distribución y productividad de las plantas, con efectos importantes en la actividad fisiológica en todas las escalas temporales y espaciales (Porch y Hall, 2013). Las variaciones climáticas globales ocurren de manera constante a lo largo de la historia de la tierra. El incremento de la temperatura y la concentración de gases de efecto invernadero son fenómenos asociados con el cambio climático global (Moretti *et al.*, 2010). Se ha registrado un aumento en la temperatura global de 0.3 °C por década, se estima que a finales del presente siglo la temperatura media global tendrá un aumento entre 1.4 y 4.8 °C (IPCC, 2013).

Vulnerabilidad de los cultivos al incremento de temperatura

El cambio climático global y la creciente demanda de alimentos se han convertido en dos de los principales desafíos enfrentados por los humanos en los últimos años (Hoshikawa *et al.*, 2021). El aumento previsto del calentamiento global plantea un gran riesgo para la productividad de los cultivos e impone el desarrollo urgente de estrategias para mejorar sustancialmente la preservación de especies y mantenimiento de los recursos fitogenéticos (Porch and Hall, 2013). La temperatura alta es el estrés abiótico de mayor importancia que compromete la productividad y la estabilidad de los cultivos, principalmente debido a la modificación de las etapas del ciclo de vida de las plantas (Ruggieri *et al.*, 2019).

El estrés por calor en las plantas se define como la elevación de la temperatura por un período lo suficientemente prolongado como para causar daños irreversibles en el metabolismo y el desarrollo de las plantas, un fenómeno complejo que involucra la duración del estrés, la tasa de incremento, temperaturas y radiación máximas alcanzadas (Porch y Hall, 2013). Si se aumenta la temperatura del aire, incluso en un grado por encima de un nivel umbral óptimo de un cultivo, se considera estrés térmico en plantas (Teixeira *et al.*, 2013).

El estrés por calor en la mayoría de los cultivos subtropicales y tropicales es cuando las temperaturas aumentan por encima de 32 °C o 35 °C (Bita y Gerats, 2013). La temperatura óptima para el cultivo de tomate es de 21 °C a 25 °C con temperatura mínima mensual promedio de 18 °C y temperatura máxima mensual de 27 °C. Para la etapa de fructificación es entre 18 °C y 20 °C. Temperaturas por debajo de 16 °C puede causar abscisión floral y temperaturas superiores a 30 °C puede provocar agrietamiento de frutos y maduración con manchas, abortos florales y malformaciones en los órganos reproductivos (masculinos y

femeninos) (Islam, 2011). A temperaturas más altas puede ocasionar una producción más rápida de racimos frutales, por lo tanto, se pueden encontrar más frutos (Islam, 2011).

La vulnerabilidad de los cultivos provocado por altas temperaturas puede variar dependiendo de la especie y el estado fenológico de la planta, además las respuestas de las plantas varían si el estrés es transitorio o permanente. Algunos estudios realizados en diferentes cultivos coinciden en que la etapa de floración y de llenado de semilla son las más sensibles al incremento de temperatura (Bita y Gerats, 2013). Provocando así bajos índices de calidad en frutos y poniendo en riesgo la disponibilidad de semillas de alta calidad. Sin embargo, existen pocos estudios sobre el efecto de la alta temperatura durante el desarrollo de la semilla y sobre su calidad.

Radiación solar

Otro factor que influye en el proceso de desarrollo de las plantas es la radiación solar, es el principal factor que determina el microclima de un cultivo, su energía condiciona la temperatura del aire y del suelo, el movimiento del viento, la evapotranspiración y la fotosíntesis, de tal manera que la intensidad de la radiación, el grado de interceptación y la eficiencia en el uso de la energía radiante son determinantes en la tasa de crecimiento de las plantas (Jaramillo *et al.*, 2006). La unidad práctica que describe la radiación solar que llega a la tierra es la irradiancia, o unidad de potencia por metro cuadrado (W/m^2).

El sol suministra aproximadamente el 99 % de la energía requerida para los procesos físicos y biológicos que ocurren en el sistema terrestre, es uno de los elementos que determinan el microclima de los cultivos, la radiación solar está compuesta por ondas electromagnéticas de diferentes longitudes de onda (Bonhomme, 1993). La longitud de onda y la frecuencia de las

ondas electromagnéticas, son importantes para determinar su energía, el conjunto de todas las longitudes de onda se denomina espectro electromagnético, son de diferentes frecuencias y aproximadamente la mitad de las que se reciben en el sistema terrestre están entre los rangos de longitud de onda de 0.4 μm y 0.7 μm , y pueden ser detectadas por el ojo humano, constituyendo lo que conocemos como luz visible. De la otra mitad, la mayoría se sitúa en la parte infrarroja del espectro y una pequeña parte en la ultravioleta. Se conoce que el 100 % de la radiación que llega a la tierra el 9 % es UV, el 42 % es luz visible y el 49 % es de radiación infra roja (Ebadi *et al.*, 2016) (Figura 1).

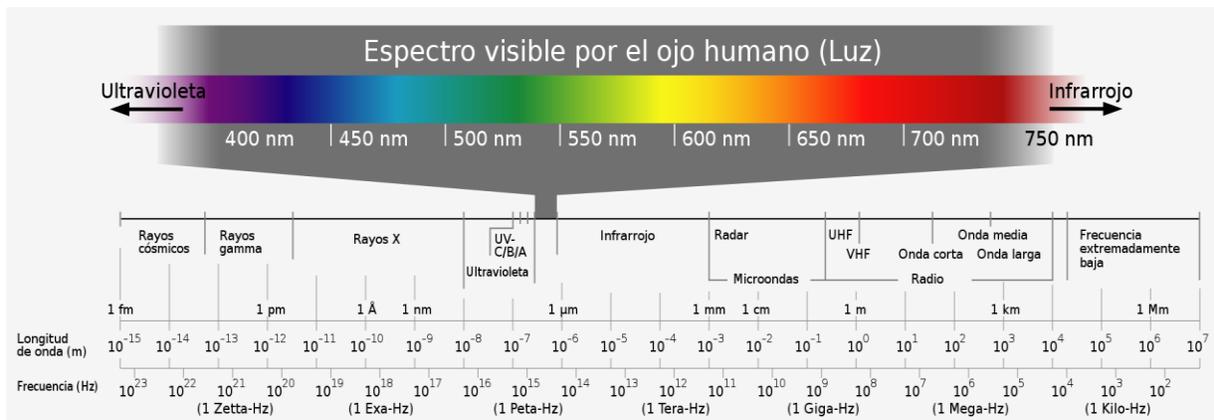


Figura 1. Esquema del espectro visible del espectro electromagnético. Imagen obtenida de Electromagnetic_spectrum_-de.svg

Espectro electromagnético

El espectro electromagnético se divide en regiones espectrales, clasificadas según los métodos necesarios para generar y detectar los diversos tipos de radiación. Es por eso que estas regiones no tienen una frontera definida y existen algunos solapamientos entre ellas (Ebadi *et al.*, 2016) y son las siguientes;

- a) **Ondas de radio y microondas:** son de baja frecuencia y poco energéticas. Se obtienen a partir de corrientes eléctricas oscilantes. Se emplean en microondas y sistemas de comunicación (Ebadi *et al.*, 2016).
- b) **Luz infrarroja:** radiación que se percibe como calor. Hasta los cuerpos más fríos emiten radiación infrarroja. La fuente primaria de la radiación infrarroja es el calor o radiación térmica (Ebadi *et al.*, 2016).
- c) **Rayos ultravioletas:** son radiaciones de poca energía, pero su incidencia directa en nuestros ojos puede producir importantes daños. Además, son responsables de la coloración de la piel y causan daños al exponerse prolongadamente a ellos (Ebadi *et al.*, 2016).
- d) **Rayos X:** se originan en reacciones atómicas fuera del núcleo, por decaimiento de electrones. Son muy energéticos y se les utiliza para obtener radiografías del cuerpo (Ebadi *et al.*, 2016).
- e) **Rayos gamma:** se originan en reacciones del núcleo atómico. Tienen alta frecuencia, por lo que son muy penetrantes y altamente energéticos. Pueden destruir células orgánicas. Por lo que se utilizan para destruir células cancerosas (Ebadi *et al.*, 2016).
- f) **Luz visible:** la luz visible, ya sea de origen solar, o generada por un foco incandescente o fluorescente, está formada por un conjunto de radiaciones electromagnéticas que está contenida dentro de un determinado rango de frecuencias, al que se lo denomina espectro visible. La intensidad de la radiación luminosa varía con la frecuencia (Ebadi *et al.*, 2016).

Radiación fotosintéticamente activa

La radiación solar es la fuente de energía para el crecimiento y desarrollo de las plantas y el principal insumo de bio-productividad vegetal. La parte de la radiación solar útil para la fotosíntesis de las plantas es designada como “Radiación fotosintéticamente activa” o PAR (siglas en inglés) y se encuentra dentro del espectro de la luz visible, comprendida entre los 400-700 nm de longitud de onda o también conocida como luz de crecimiento, formada por longitudes de onda de la radiación solar que pueden ser absorbidas por la clorofila y otros órganos foto cromáticos de las plantas, posibilitando todos los procesos fotosintéticos variando el efecto de la longitud de onda según las horas del día y los estadios de crecimiento de un cultivo (Wunsche., *et al* 1996; Ayala- Tafoya *et al.*, 2011).

La radiación PAR además de influir en la fotosíntesis también se relaciona con el desarrollo de las plantas dependiendo de la respuesta de los cultivos a los procesos de foto morfogénesis, fototropismo o fotoperiodismo incluye efectos sobre la elongación del tallo, expansión foliar, desarrollo de cloroplastos, síntesis de clorofila, y muchos otros metabolitos secundarios, en respuesta a la incidencia de luz azul (400 a 500 nm), roja (600 a 700 nm) y roja lejana (700 a 800 nm), percibidas por foto receptores biológicos, principalmente fitocromos y citocromos, presentes en pequeñas cantidades en las plantas. La luz solar intensa no suele dañar el cultivo a menos que éste también este sometido a estrés por temperatura o sequía (Ayala- Tafoya *et al.*, 2011).

Existe una dependencia es la radiación PAR con respecto a la radiación solar, los valores más altos ocurren durante el verano para los trópicos mientras que durante el invierno los valores disminuyen y varían más. La radiación PAR captada por una planta determina la cantidad de

materia seca producida y la calidad de su producción (Raffo y Iglesias, 2004). Altos valores transmitidos de radiación PAR son importantes para la fotosíntesis, hasta umbrales de saturación a partir de los cuales, nuevo incremento de la radiación no se traduce en aumento de la tasa fotosintética de la planta (Iglesias y Muñoz, 2007).

La radiación PAR puede subdividirse a su vez en las siguientes bandas:

- i. De 400 a 510 nm (fuerte absorción de luz por la clorofila, con alto efecto morfogenético).
- ii. De 510 a 610 nm (débil absorción de luz por la clorofila, sin efectos morfogenéticos)
- iii. De 610 nm a 720 nm (fuerte absorción de luz por la clorofila, grandes efectos morfogenéticos y ontogenéticos).

Como la absorción del PAR está regulada por los pigmentos del cloroplasto, los máximos del espectro de absorción coinciden con los máximos de absorción de la clorofila y los carotenoides: la clorofila y algunos pigmentos son los receptores de la radiación para la fotosíntesis, mientras que los fitocromos regulan los procesos inducidos por la luz como la germinación, floración, caída de las hojas, etc. (Larcher, 2003).

Las plantas responden a cambios que ocurren en la radiación del espectro electromagnético a las cuales son expuestas a través de alteraciones en la morfología, funciones que resultan de la adaptación a diferentes condiciones ambientales (Larcher, 2003). Cuyas alteraciones están mediadas por pigmentos, conocidos como fitocromos los cuales tienen picos de absorción en las regiones del espectro, azul, rojo y ultravioleta, estos fotorreceptores son capaces de detectar variaciones en la composición de la luz, e induce respuestas fotomorfogénicas (Kim *et al.*, 2010).

Interacción temperatura alta e Irradiancia

La radiación PAR es un elemento importante para el control climático de un ambiente de producción ya que afecta de manera significativa la temperatura. Cuando la irradiancia en el interior de un dosel aumenta, igual aumenta la energía que se traduce en temperatura (Gent, 2007; Fischer y Pérez, 2012). El término irradiancia se refiere al flujo de energía incidente por unidad de superficie, es el término radiométrico correcto para lo que comúnmente se llama “intensidad de luz” (Gómez de Enciso, 2012).

La alta radiación, temperaturas elevadas y estrés hídrico, aumentan la fotorrespiración de la planta lo que afecta su productividad debido al consumo de los carbohidratos fijados en la fotosíntesis (Gómez de Enciso, 2012).

Con el cambio climático y el aumento de gases en la atmósfera la radiación PAR, se ve modificada afectando los procesos fotobiológicos sobre la superficie terrestre con el aumento de los niveles de radiación solar debido a acciones antropogénicas se supone un impacto negativo en las plantas, provocando una disminución de la fotosíntesis y de la producción de biomasa alterando todas las funciones específicas de la planta y el rendimiento (Fischer y Pérez, 2012).

En la agricultura se implementa el uso de plásticos o cubiertas plásticas en los cultivos de diversas texturas y colores. El uso de la malla sombra es una herramienta utilizada para proteger las plantas de la radiación solar directa, con objetivo de reducir la temperatura del dosel y evitar quemaduras en los frutos por el sol.

Mediante el empleo de mallas sombra, se puede reducir entre 10 a 95 % del total de la radiación solar directa. La cantidad de luz que se deja pasar al interior depende de la especie

que se tenga en cultivo y el calibre de la malla a utilizar, con la cual se busca disminuir la intensidad de la radiación, para evitar altas de temperatura durante los períodos cálidos, o para el ahorro de energía en invierno (Anglés-Marin, 2001). También tiene como finalidad evitar el exceso de temperatura. Si se considera que el calor es producido por la radiación infrarrojo cercano del espectro electromagnético o energía radiante del sol, una malla sombra ideal debería ser un filtro selectivo que detuviera esa radiación sin afectar la parte visible o útil para la fotosíntesis (Anglés-Marin, 2001).

El cultivo de tomate

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es la hortaliza de mayor importancia económica y con mayor producción a nivel mundial, con una producción anual de alrededor de 233.46 millones de toneladas en 2018 (FAOSTAT, 2018), en México es uno de los principales cultivos de exportación. Esta hortaliza presenta mayor demanda debido a su color atractivo, valor nutricional, aroma y versatilidad de uso. El fruto de tomate es una fuente importante de compuestos funcionales que aportan los frutos, como licopeno (71.6 %), vitamina C (12 %), β -caroteno (17.2 %), vitamina E (6 %), fenoles, entre otros (Raffo *et al.*, 2003; Bhandari y Lee, 2016).

En tomate la radiación solar directa puede causar el sobrecalentamiento de los frutos, con temperaturas mayores que aquellos sombreados que, a su vez, resulta en una degradación del licopeno (Pék *et al.*, 2011). En tomates expuestos a pleno sol y con temperaturas de la epidermis más alta se encontraron cambios en la concentración de los antioxidantes con una disminución del contenido de licopeno, pero con un aumento en los niveles de polifenoles y ácido ascórbico, comparado con frutos completamente sombreados (Pék *et al.*, 2011).

Actualmente en la producción de especies hortícolas y ornamentales se ha probado el uso de mallas sombra con el objetivo de filtrar selectivamente la radiación solar para valorar su efecto sobre el crecimiento, desarrollo de las plantas, longitud del tallo, longitud de las ramas, nivel de ramificación, tamaño de hojas, forma, pigmentación y calidad (Pék *et al.*, 2011). Las mallas sombra de color negro reducen la cantidad de radiación que incide sobre las plantas, pero no cambia el espectro de la radiación solar (Oren-Shamir *et al.*, 2001; Shahak, 2006).

Ecología del cultivo

Los procesos fisiológicos de crecimiento y desarrollo del tomate dependen de las condiciones del clima, del suelo y de la genética de la variedad (Gómez *et al.*, 2010).

Para el cultivo de tomate la temperatura óptima es de 25 °C durante el periodo diurno y de 15 °C para la noche (Adams *et al.*, 2001), la planta de tomate es considerada sensible a las temperaturas altas por encima de sus niveles óptimos (Wahid *et al.*, 2007). Estas temperaturas pueden tener un efecto adverso en su crecimiento vegetativo, fotosíntesis, respiración, absorción de agua y estabilidad de las membranas, lo que puede reducir la calidad nutricional de los frutos, provocando pérdidas en la producción al reducir los atributos de calidad.

El régimen luminoso es otro factor importante en la producción de la especie. Los efectos de la intensidad luminosa sobre el crecimiento de las plantas, están relacionados principalmente con la fotosíntesis y la transpiración vegetal (Gómez *et al.*, 2010). La planta de tomate, necesita condiciones de muy buena luz de lo contrario se verá afectado el proceso de crecimiento y desarrollo, así como la floración, polinización y la maduración de los frutos (Casanova *et al.*, 2007). Se ha demostrado que las plantas de tomate sometidas a altas intensidades de luz, generalmente presentan enrollamiento fisiológico de las hojas inferiores

y sus frutos contienen altos niveles de vitamina C. La calidad de los frutos de tomate se ve afectada por la acción de la luz, la cual tiene un marcado efecto sobre la formación de pigmentos carotenoides y sustancias colorantes (Hemaprabha y Balasarawathi 2008).

Respuesta morfo-agronómica del tomate a altas temperaturas

Al igual que en otros cultivos, en el tomate, los órganos reproductivos son generalmente más sensibles al calor que los órganos vegetativos (Bita *et al.*, 2011). El incremento de las temperaturas en tomate afecta casi todas las etapas de desarrollo del polen, tanto en órganos femeninos como masculinos, pero sin duda la mayor afectación se produce en la fase de meiosis, donde se dificultan, tanto la viabilidad como la cantidad de polen producido (Bita *et al.*, 2011).

Durante el desarrollo del polen, los carbohidratos solubles presentes en las esporas pueden consumirse inmediatamente o ser polimerizados y transformados en otras moléculas, por lo que, en presencia de estrés de calor, una disminución de la concentración de almidón tres días antes de la anthesis, provoca disminuciones en la concentración de azúcares en los granos de polen maduros, lo que puede contribuir a una disminución de la viabilidad del polen. De igual modo estas pueden afectar la receptividad del estigma y son causa de fallos en su fructificación del incremento de la partenocarpia en los frutos de tomate (Comlekcioglu *et al.*, 2010).

A las temperaturas altas también se le atribuye un efecto en la formación del endospermo y el desarrollo del embrión, lo que provoca disminución de frutos por planta. El número de frutos por planta constituye uno de los principales componentes del rendimiento y se encuentra correlacionado con el mismo y con la capacidad de cuajado, de ahí que se ha

destacado la importancia de este indicador en la selección para incrementar los rendimientos del tomate en las siembras de cultivares tolerantes al calor, aunque la mayor afectación del tomate a temperaturas altas es la disminución de amarre de frutos (Abdelmageed *et al.*, 2003).

Composición nutricional del fruto

Más del 90 % del peso fresco de tomate es agua y la disponibilidad de agua por la planta puede influir en el tamaño del fruto. A lo largo del desarrollo del fruto se produce una disminución en el contenido de sacarosa, mientras que aumenta el contenido de almidón y azúcares reductores. El tomate es un alimento poco energético que aporta 0.2 KCal g⁻¹. Es una fuente importante de fibra, minerales como el potasio y el fósforo, magnesio, hierro y de vitaminas C, E, provitamina A y vitaminas del grupo B, en especial B1 y B3. Además, presenta un alto contenido de carotenos como el licopeno (Debjit *et al.*, 2012).

Rendimiento biológico (Biomasa)

El rendimiento de un cultivo está dado por la capacidad de acumular biomasa como materia fresca y seca en los órganos que se destinan a la cosecha y un incremento proporcional de la biomasa destinada a estos órganos garantiza un incremento del rendimiento. De esta manera la distribución de materia seca entre los diferentes órganos de la planta tiene un papel fundamental en la producción de un cultivo. En tomate los órganos son (raíz, tallo, hoja, flores y frutos). Los asimilados o foto-asimilados (glúcidos, proteínas, lípidos y carbohidratos) producidos por la fotosíntesis en los órganos "fuente" (principalmente las hojas), pueden ser almacenados o distribuidos vía floema entre los diferentes órganos "demanda" de una planta (Barrientos *et al.*, 2015).

La distribución de materia seca entre los diferentes órganos de una planta es el resultado final de un conjunto ordenado de procesos metabólicos y de transporte que gobiernan el flujo de asimilados a través de un sistema fuente/demanda. Las actividades involucradas en este proceso no son estáticas y pueden cambiar diariamente y a lo largo del período de desarrollo de la planta. La acumulación y distribución de biomasa en los vegetales son características genotípicas fácilmente afectadas por el ambiente y su interacción. Así, la proporción de biomasa asignada a hojas, tallos y raíces en cada momento del desarrollo, depende de la cinética de crecimiento y de la tasa de distribución, que están gobernadas por el área foliar, clima y disponibilidad de nutrimentos (Barrientos *et al.*, 2015).

Fijación de Carbono como producto de la fotosíntesis

Todos los organismos vivos están compuestos de carbono (C) el cual es el resultado de su proceso metabólico durante su crecimiento y desarrollo ya que constituye entre el 40 y 50 % del peso seco de un organismo (Yepes y Buckeridge, 2011).

El carbono que entra en las plantas, después del proceso de fotosíntesis, puede ser transformado en carbohidratos estructurales y en carbohidratos no estructurales. El efecto más destacado de las altas concentraciones de CO₂ con respecto a los metabolitos es un incremento en las concentraciones de carbohidratos no estructurales como almidón, sacarosa, glucosa y fructosa. La relación entre las concentraciones (pool) de metabolitos en las hojas y el crecimiento de las hojas es complejo, pero al final determina el área foliar y el crecimiento vegetal. Los carbohidratos son utilizados como sustratos para procesos de crecimiento tales como extensión de la pared celular y para la respiración que proporciona energía para procesos metabólicos involucrados en el crecimiento. La glucosa es la llave metabólica

porque es la unidad estructural de la celulosa, del almidón y es el sustrato de la respiración. Las concentraciones de glucosa, de fructosa y de sacarosa están intercomunicadas, ya que representan la forma de transporte central entre fuente y vertedero: la disminución de la concentración de glucosa puede afectar los procesos celulares y de expansión.

La fotosíntesis, definida en forma sencilla, es la transformación del CO_2 de la atmósfera en compuestos orgánicos (sacarosa, almidón, celulosa), gracias a la energía lumínica. Los procesos primarios de la fotosíntesis ocurren en el cloroplasto, donde se distinguen tres pasos (Taiz y Zeiger, 2009):

1. Absorción de fotones por pigmentos, principalmente clorofilas;
2. Transporte de electrones derivados del rompimiento de una molécula de agua, con la producción simultánea de oxígeno, a lo largo de la cadena transportadora de electrones, lo que produce moléculas donadoras de electrones: NADPH y ATP;
3. Ciclo de Calvin: uso de las moléculas de NADPH y ATP en la reacción de reducción de CO_2 , lo que lleva a la síntesis de compuestos de tres carbonos, triosas fosfato, que se intercambian entre el cloroplasto y el citosol por Pi (fósforo inorgánico) y dan lugar por diferentes rutas metabólicas a la producción de polisacáridos como almidón o celulosa, así como de esqueletos de carbono para otras reacciones de biosíntesis. La reducción del CO_2 junto con una molécula del trisacárido RuBP (ribulosa bifosfato) es catalizada por la enzima Rubisco (Ribulosa1,5-bifosfato carboxilasa-oxigenasa), siendo esta proteína una de las moléculas más estudiadas y un indicador del desempeño fotosintético de la planta.

Fijación del carbono de tomate

Por su ruta metabólica las plantas se clasifican en C3, C4 y CAM. El tomate es una planta C3. Las plantas C3 representan alrededor del 89 % de las plantas vasculares del planeta (Taiz y Zeiger, 2009). Reciben el nombre de plantas C3 debido a que, durante la segunda etapa del proceso de la fotosíntesis, en las reacciones de carboxilación del ciclo de Calvin, el primer compuesto formado es el ácido fosfoglicérico (3-PGA), que está formado por 3 carbonos, producto de la combinación entre la ribulosa difosfato (5C) con el CO₂. La enzima responsable de esta reacción es la ribulosa-bifosfato, mejor conocido como Rubisco. Aunque la principal función de esta enzima es fungir como catalizador para la carboxilación, también puede actuar como oxigenasa; esto significa que, en presencia de luz, el oxígeno compite con el dióxido de carbono por los sitios activos de la enzima, provocando una pérdida de CO₂ (fotorespiración), lo cual reduce la capacidad fotosintética de la planta. La fotorespiración es un fenómeno relacionado con el cierre estomático parcial o total de la planta y es un proceso que impacta en la productividad de los cultivos debido a que la enzima que fija el carbono en el ciclo de Calvin (Rubisco), fija O₂ en lugar del CO₂, lo que significa un desperdicio de energía (ATP). La fotorespiración se ve favorecida cuando la planta está sometida a estrés por alta temperatura, saturación de luz, estrés hídrico o estrés salino entre otros (Taiz y Zeiger, 2009).

El crecimiento en las plantas está íntimamente ligado con el balance en las rutas metabólicas que controlan, por ejemplo, la producción de sacarosa (transporte para crecimiento) o la producción de almidón (reserva), sincronizadas entre sí y con su ritmo circadiano. Así, alteraciones en las condiciones ambientales (Luz, temperatura y humedad) suelen producir cambios en los modelos de crecimiento de las plantas (Yepes y Buckeridge, 2011).

El crecimiento vegetal, entendido como un aumento irreversible en tamaño de los organismos, implica a nivel fisiológico una serie de cambios y reacciones de tipo bioquímico, de las cuales dependerá finalmente el comportamiento agronómico y el rendimiento potencial del cultivo. Generalmente, el crecimiento se determina mediante medidas directas (altura de la planta, diámetro del tallo, número de hojas, área foliar, masa seca) e indirectas como la tasa de asimilación neta, tasa de crecimiento del cultivo, tasa relativa de crecimiento, etc (Barraza *et al.*, 2004).

Ciclo fenológico del tomate

El microclima óptimo para la producción de tomate depende de sus diferentes etapas de crecimiento y condiciones de luz, también del tipo de cultivar, la variedad, su tipo de crecimiento, y región de producción. También está determinado por su tipo de producción; producción a cielo abierto, donde generalmente se utilizan variedades de crecimiento determinado o producción bajo invernadero donde generalmente se utilizan variedades de crecimiento indeterminado (Shamshiri *et al.*, 2018).

Según Jones (2013) el ciclo fenológico del crecimiento general del tomate se describe en cinco etapas:

- 1) Germinación y crecimiento temprano con hojas iniciales, entre 25 y 35 dds.
- 2) Periodo vegetativo, duración de 20 a 25 días.
- 3) Floración duración de 20 a 30 días.
- 4) Etapa temprana de fructificación, formación de frutos de 20 a 30 días,
- 5) Maduración, 15 a 20 días,

Los días exactos dentro de cada etapa dependen de las variedades y otros factores ambientales como la temperatura del aire, las condiciones de luz, las condiciones del suelo y los nutrientes. La duración promedio para alcanzar la etapa de maduración (desde el trasplante) para la mayoría de las variedades de tomate de invernadero, dependiendo del cultivar, diferentes niveles de madurez y maduración, es de 65 a 100 días después del trasplante. El tiempo estimado desde la siembra hasta la madurez comercial es de 50 a 65 días para una variedad temprana y de 85 a 95 días para una variedad tardía (Figura 2.).

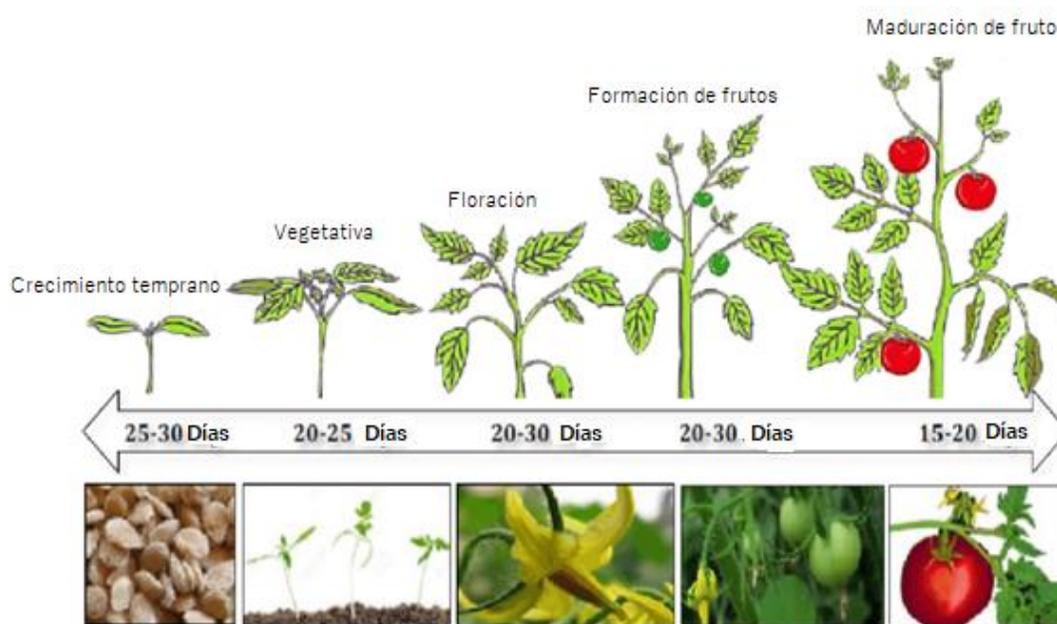


Figura 2. Ciclo fenológico del tomate según Jones (2013). Obtenida de: https://www.researchgate.net/figure/Demonstration-of-the-five-growth-stages-of-tomato-and-the-different-levels-of-fruit_fig4_323225604.

Desarrollo de frutos de tomate

El desarrollo de frutos se origina a partir del ovulo, tiene lugar después de la antesis y sólo si la polinización y fecundación son exitosas. En tomate, El crecimiento del fruto sigue típicamente una curva sigmoide:

- i.** Existe una primera fase de crecimiento muy activo, donde esta principalmente implicada los procesos de división celular e inicia con el cuajado de los frutos, que puede durar de 10 a 6 d (Azzi *et al.*, 2015).
- ii.** En una posterior fase lineal tienen lugar procesos de elongación celular y de acumulación de compuestos, donde las paredes del ovario comienzan a desarrollar en un pericarpio formado por exocarpio, mesocarpio y endocarpio (Azzi *et al.*, 2015).
- iii.** Fase de desaceleración del crecimiento, después de que el fruto alcanzo un tamaño máximo.

El crecimiento de los frutos de tomate es la fase más larga de su desarrollo, ya que varía de 5 a 8 semanas dependiendo el genotipo (Azzi *et al.*, 2015).

Finalmente, el desarrollo del fruto culmina con el proceso de maduración de consumo, fase que se caracteriza por lento crecimiento e intensos cambios metabólicos (Stikić *et al.*, 2015) (Figura 3.).

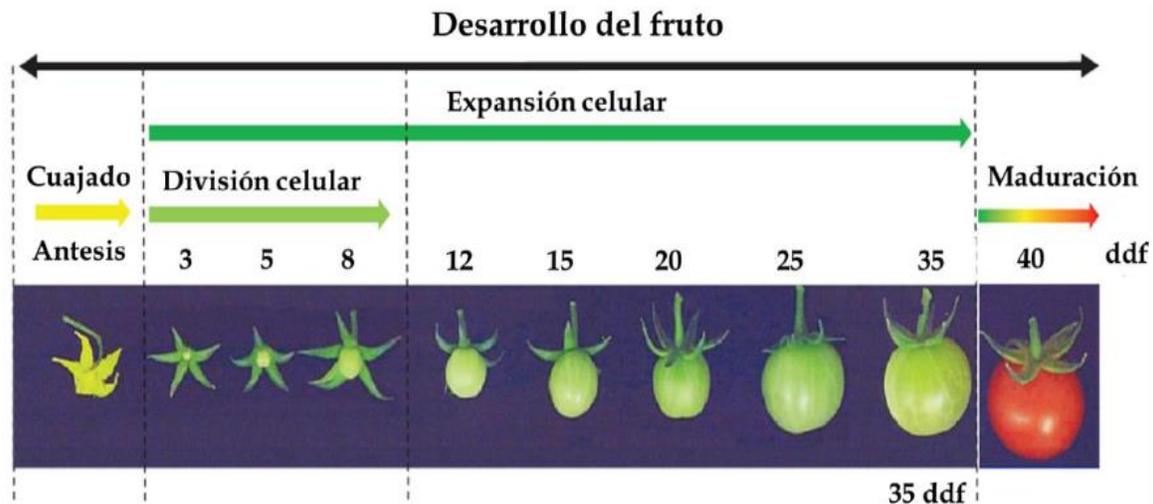


Figura 3. Etapas de desarrollo del fruto de tomate obtenido de Azzi *et al.*, (2015). ddf: días después de antesis.

Maduración del fruto

La maduración del fruto supone la fase final del desarrollo del fruto en la que se producen una serie de cambios fisiológicos, bioquímicos y estructurales, tales como son la degradación de clorofila, la síntesis de carotenoides y otros compuestos, junto con cambios en el color, sabor y firmeza de los frutos, por lo que el análisis de diferentes características de calidad, compuestos funcionales en su apariencia, sabor y textura que conducen finalmente a la senescencia y abscisión (Ilahy *et al.*, 2011) (Figura 4.).

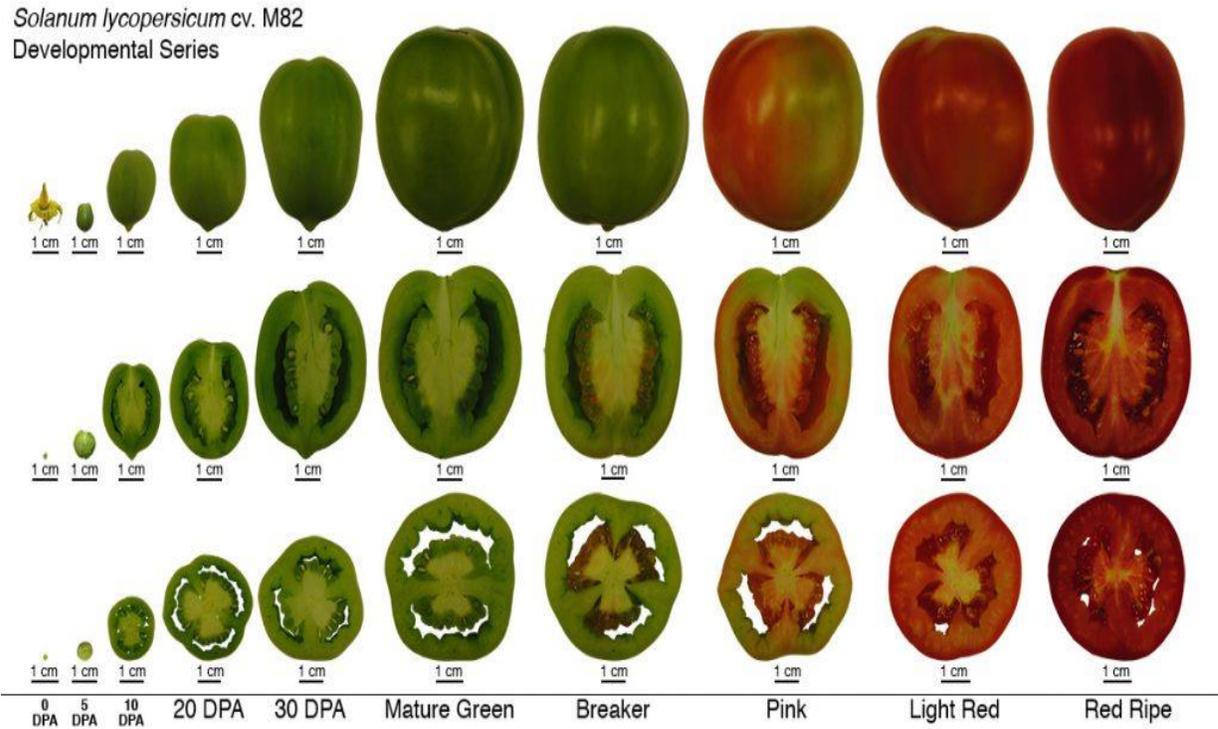


Figura 4. de maduración de frutos de tomate cv. M82, Fuente: tea.solgenomics.net

Las etapas son:

1. Cambios de coloración en el pericarpio (síntesis y degradación de pigmentos clorofila: pérdida de cloro las acompañada de la síntesis de carotenoides y otros pigmentos).
2. Descenso en el contenido de almidón.
3. Incremento en la concentración de azúcares. El contenido de azúcares (sólidos solubles) van siendo cada vez mayores, cambiando el índice de madurez a lo largo del tiempo. El índice de madurez viene determinado por la relación entre la concentración de azúcares, denominados sólidos solubles, y los ácidos libres.
4. Reducción de la concentración de ácidos.

5. Ablandamiento de tejidos (poligalacturonasa: ataca en concreto a las pectinas, produciendo el reblandecimiento de componentes de la pared celular). Se produce un reblandecimiento de las paredes del fruto, adquiriendo una estructura cada vez más blanda.
6. Síntesis de compuestos volátiles, que en muchas ocasiones van a favorecer la dispersión del fruto.

Todos estos cambios tienen lugar de una manera perfectamente dirigida a nivel metabólico y a nivel de la expresión génica que implican la desaparición de un pequeño número de proteínas y la síntesis de otras. Las fitohormonas tienen también un papel destacado en el inicio y la velocidad de la maduración.

Calidad de fruto

Son los atributos y características valoradas por los consumidores, no sólo la forma, el color y la ausencia de daños sino también el sabor, aroma, textura y el contenido nutricional (Urrieta-Velázquez *et al.*, 2012). Apariencia física: color, tamaño, forma defectos y deterioro. La calidad del tomate estándar se basa principalmente en la uniformidad de la forma (redondo, globoso, globoso aplanada u ovalada) y el color anaranjado rojo a rojo intenso o amarillo claro.

Firmeza

La firmeza es el atributo más importante porque además de definir la calidad del fruto para consumo en "natural" y para procesamiento. La disminución de la firmeza durante la maduración se ha atribuido a modificaciones y degradaciones de los componentes de la pared celular (Carvalho *et al.*, 2001) y es un proceso fisiológico que ocurre durante la maduración

del fruto (Delwiche, 1987). La disminución de la firmeza (suavizado de los frutos) es un componente importante del aumento de la palatabilidad que acompaña a la maduración de los frutos. Sí no se controla eficazmente el ablandamiento, aumenta considerablemente la susceptibilidad al daño mecánico y al ataque de patógenos (Delwiche, 1987)

Componentes del sabor

La intensidad del sabor del fruto está determinada principalmente por el contenido en azúcares (fructosa y glucosa), contenido de ácidos orgánicos (cítrico, málico, y acidez total) y la composición de compuestos volátiles (Baldwin *et al.*, 1998).

Color

Es uno de los componentes más importantes de calidad del fruto de tomate, así mismo, es un atributo de calidad importante para la aceptabilidad del consumidor (Pék *et al.*, 2011). La pigmentación característica del fruto de tomate maduro es el resultado de la síntesis de carotenoides, principalmente licopeno en 98 %, β -caroteno y criptaxantinas formado por el 2 % (Pék *et al.*, 2011). El cambio en la pigmentación es debido a una acumulación masiva de licopeno dentro de los plastidios y la desaparición de la clorofila. Los cloroplastos de fruto de tomate verde maduro que contiene clorofila cambian a cromoplastos que contienen licopeno en las membranas en forma de cristales.

El color del fruto es estimado mediante cartas de color. El colorímetro expresa el color en términos numéricos en ejes de L*, a* y b*. Estos índices de colores son medidos por espectrofotometría. Respecto a la reflexión de la luz, los parámetros L*, a* y b* (corresponden a la luminosidad y va de 0 (negro) a 100 (blanco)), a* y b* representan la variación entre rojizo y verdoso, y amarillo a azul, respectivamente (Pék *et al.*, 2011).

Compuestos funcionales

Entre los compuestos funcionales que aportan los frutos de tomate, se encuentran los compuestos antioxidantes que retrasan o inhiben la oxidación de biomoléculas algunos de estos compuestos son los carotenoides (licopeno, β -caroteno y luteína), polifenoles, vitaminas (C y E), minerales, etc. (Krzyzanowska *et al.*, 2010; Anton *et al.*, 2014). La composición de los frutos puede modificarse dependiendo de la variedad, las condiciones del cultivo, la época de producción, el grado de madurez, el tiempo y las condiciones de almacenamiento (Anton *et al.*, 2014)

Metabolitos secundarios

Los carotenoides son metabolitos secundarios que poseen actividad antioxidante y antiproliferativa (Bhandari y Lee, 2016). Estos compuestos son lipofílicos y responsables del color en las plantas (rojo, amarillo y naranja). En los frutos de tomate, el licopeno es el principal carotenoide y es considerado el antioxidante más eficiente entre estos compuestos. El β -caroteno es el segundo carotenoide más abundante en frutos de tomate, la luteína es el carotenoide menos abundante en frutos de tomate (Bhandari y Lee, 2016).

Componentes de la fruta

La calidad interna de las frutas se basa en los constituyentes de su pericarpio y su concentración. El componente dominante de la fruta es el agua, con hidratos de carbono, minerales, lípidos, proteínas, ácidos orgánicos, compuestos fenólicos y vitaminas (Colaric *et al.*, 2007). Una vez que se excluye el agua, estos componentes se pueden denominar colectivamente como materia seca (MS), y se puede definir como la relación de peso seco (PS) a peso fresco (PF) y se expresa como un porcentaje ($PS / PF * 100$).

Efecto de la temperatura sobre la calidad del fruto

La temperatura frecuentemente supera el nivel óptimo para el crecimiento y desarrollo de la planta de tomate que oscila entre 23 y 25 °C (Adams *et al.*, 2001). La temperatura alta puede reducir la productividad y la calidad del fruto de tomate. En fruto estas condiciones adversas pueden generar especies reactivas de oxígeno, las cuales producen cambios celulares que ocasionan la acumulación de compuestos tóxicos en las células de frutos de tomate. Produciendo estrés oxidativo que puede alterar o reducir la calidad nutricional, organoléptica y la actividad antioxidante en el fruto de tomate (Rosales *et al.*, 2010). La permanente o transitoria alta temperatura puede tener un impacto significativo en la calidad post-cosecha de los frutos, al alterar parámetros de calidad como la síntesis de azúcares, ácidos orgánicos, contenido de flavonoides, compuestos antioxidantes y firmeza (Moretti *et al.*, 2010). En algunos estudios se reporta reducción en los días a la cosecha, peso fresco, modificaciones en el contenido de materia seca (Adams *et al.*, 2001). Así mismo, el contenido de azúcares y ácidos orgánicos son modificados por la alta temperatura, carotenoides (Rosales *et al.*, 2010), Compuestos fenólicos y la biosíntesis del ácido ascórbico (Gautier *et al.*, 2008; Moretti *et al.*, 2010).

Semillas de tomate

Uno de los inconvenientes en la producción de hortalizas es el suministro adecuado y oportuno de semillas de buena calidad, tanto comerciales como de germoplasma para fines de investigación. Una semilla de alta calidad debe ser físicamente vigorosa, fisiológicamente viable, genéticamente adaptada a condiciones ambientales y sanitariamente pura (Perez-Cerda *et al.*, 2007).

La calidad de la semilla es el producto de su historia que incluye las características genéticas, fuente de semilla, selección del terreno, condiciones del crecimiento y medio ambiente previo a la cosecha del cultivo, aeración, secado, manejo, transporte, procesamiento, almacenamiento, edad y homogeneidad de la semilla después de la cosecha (Perez-Cerda *et al.*, 2007). Se considera que la expresión del potencial genético de una variedad está determinada por dos factores: 1) el complejo genético y 2) las condiciones ambientales durante el desarrollo y posterior manejo de la misma (Perez-Cerda *et al.*, 2007).

Morfología de la semilla

La semilla botánicamente se define como un óvulo maduro y fecundado, originada de la doble fecundación de angiospermas, generalmente consta de un embrión y una fuente de reservas nutritivas, ambos envueltos por una cubierta seminal (testa). Los nutrientes almacenados en la semilla proveen al embrión de los nutrientes necesarios para mantenerse vivo e iniciar la germinación al momento de reanudar el crecimiento y hasta el momento de aparición de las primeras hojas par que puedan fotosintetizar (Esau, 1987).

Desde el punto de vista genético la semilla consta de tres componentes: 1) embrión proveniente de un cigoto, 2) un endospermo $3n$ formado por la fusión de los núcleos polares con el núcleo espermático, y 3) Cubierta seminal formada por los tegumentos externos provenientes del óvulo (Desai *et al.*, 1997).

En especies dicotiledóneas, las reservas del endospermo ($3n$) y perispermo ($2n$) son consumidos por el eje embrionario y trasladados a los cotiledones, cuando la semilla aún no se separa de la planta madre, de manera que para mantenerse vivo como para la germinación, el embrión toma las reservas de los cotiledones (Esau, 1987). La cubierta seminal de la

semilla, un órgano materno, es el sitio de conexión no vascular entre el floema y el embrión. Los asimilados, eje (sacarosa y aminoácidos), emigran por esta vía hasta el embrión. Un factor importante en el desarrollo de semilla, es la distribución almacenamiento y utilización de los carbohidratos ya que son una de las fuentes más importantes de energía para el crecimiento celular. La sacarosa es el carbohidrato principal en el desarrollo de la semilla en las plantas. La sacarosa es un azúcar de transporte universal y su metabolismo al igual que la alta actividad de las enzimas que la metabolizan, juegan un papel importante en el desarrollo de la semilla (Gallardo *et al.*, 2003).

La semilla de tomate tiene forma lenticular, son semillas aplanadas con dimensiones en su mayoría de 5 x 4 x 2 mm y está constituida por embriones curvos, endospermo y testa (Nuez *et al.*, 1995). El embrión está constituido por yema apical, dos cotiledones, hipocotílo y radícula. El endospermo contiene los elementos nutritivos necesarios para el desarrollo inicial del embrión. La testa o cubierta seminal está constituida por un tejido duro e impermeable, recubierto de pelos que envuelve al embrión del endospermo (Figura 5.) (Nuez *et al.*, 1995).

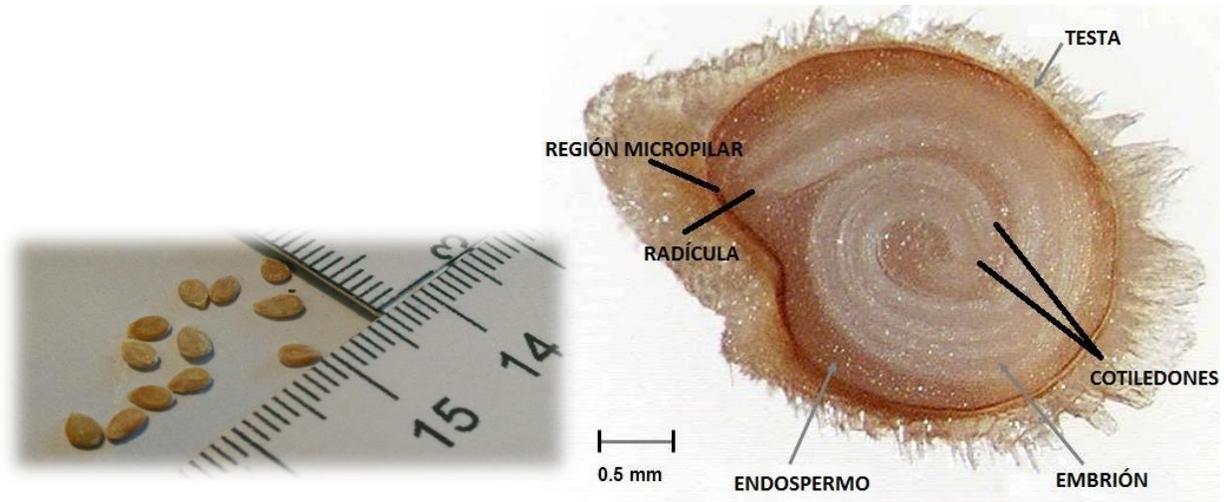


Figura 5. Semillas enteras y corte longitudinal donde se muestra la estructura anatómica de una semilla de jitomate (Chen, 2014).

Germinación

Definida como una serie de eventos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos que permiten que una nueva planta se origine y complete su ciclo de vida (Bernal, 1994). La germinación de tomate inicia con la imbibición y finaliza con el inicio de la elongación del eje embrionario (principalmente la radícula), e incluye tres etapas según Berrie (1984) (Figura 6.).

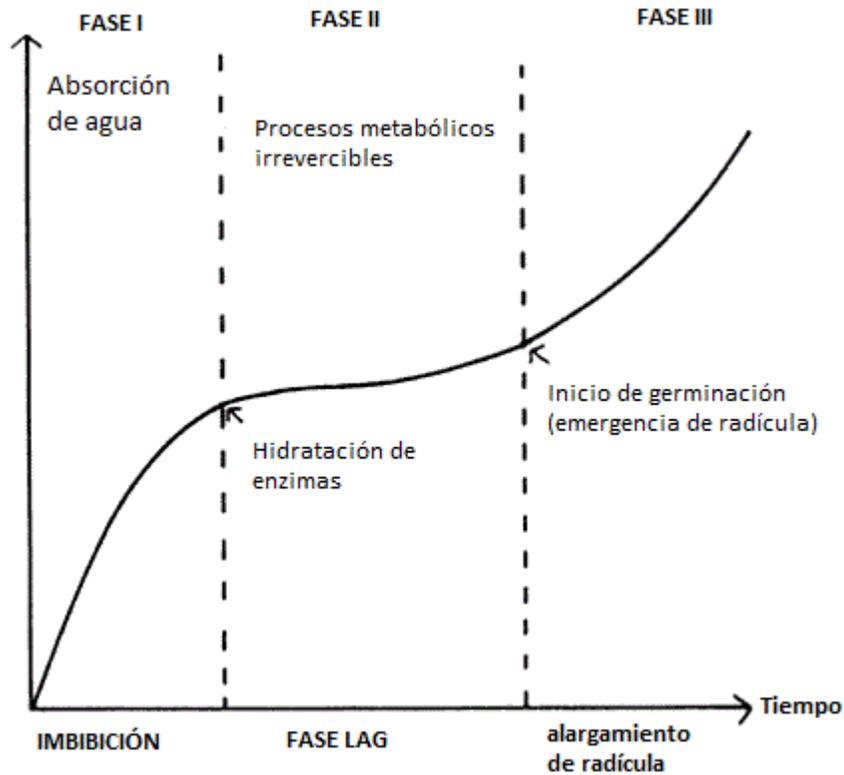


Figura 6. Etapas de la germinación: Imbibición, elongación celular, División celular, diferenciación de células y tejidos (Berrie, 1984).

La germinación incluye numerosos eventos combinados que transforman el embrión en reposo y deshidratado con metabolismo apenas detectable con procesos como hidratación de proteínas, cambios de estructuras sub celulares, respiración, síntesis de macromoléculas y alargamiento celular para culminar una planta con metabolismo vigoroso y culminar el crecimiento (Bewley y Black, 1994). Desde el punto de vista físico-bioquímico se consideran las siguientes etapas;

- i. Rehidratación
- ii. Aumento de respiración

- iii. Formación de enzimas
- iv. Digestión enzimática de reservas
- v. Movilización de transporte de reservas
- vi. Asimilación metabólica
- vii. Crecimiento y diferenciación de tejidos

Vigor de semillas de tomate

Desde el punto de vista bioquímico, el vigor involucra la capacidad que tiene un organismo para la biosíntesis de energía y compuestos metabólicos, como proteínas, ácidos nucleicos, carbohidratos y lípidos. Todo ello asociado a la actividad celular, la integridad de las membranas celulares y el transporte o utilización de sustancias de reserva (Bewley 1986 y Bewley y Black 1994).

La manifestación del vigor en la germinación se manifiesta con rapidez, uniformidad e intensidad, al igual que la tolerancia de las plántulas a las condiciones ambientales desfavorables (Marcos Filho 2011). Al considerar que las pruebas de vigor deben estimar la calidad de las semillas con mayor confiabilidad que las de germinación, la evaluación mediante estudios integrales de cualquiera de los factores relacionados estrechamente con el deterioro, y que anteceden a la pérdida de viabilidad pueden servir teóricamente como prueba para evaluar el vigor.

El concepto calidad de la semilla, además de estar relacionado con la respuesta germinativa, también implica aspectos genéticos, fisiológicos y morfológicos por lo que la prueba de germinación no es suficiente para expresar el grado de calidad de las simientes. Marcos Filho (2011) planteó que este último examen es incapaz de encontrar las diferencias en calidad

entre los lotes de semillas con altos porcentajes de germinación; mientras que los análisis del vigor muestran mayor sensibilidad para encontrar estas diferencias.

La Asociación de Analistas Oficiales de Semillas (AOSA) y la Asociación Internacional de Análisis de Semillas (ISTA) ofrecen su propio concepto de vigor: El vigor comprende aquellas propiedades físicas y fisiológicas de las semillas que determinan la rápida y uniforme emergencia para el desarrollo de plántulas normales en un amplio rango de condiciones de campo o de vivero (Navarro *et al.*, 2016).

El vigor es la suma de aquellas propiedades que determinan la actividad y el nivel de desempeño de lotes de semillas de aceptable germinación en un amplio rango de ambientes y está relacionado con la tasa y uniformidad de la germinación y el crecimiento de plántulas; la habilidad para la emergencia en condiciones ambientales desfavorables y el desempeño de las semillas posterior al almacenamiento, particularmente en la retención de la capacidad germinativa (Navarro *et al.*, 2016).

Las pruebas de vigor de semillas están basadas en conceptos tales como la resistencia al estrés, la velocidad de germinación, la integridad de las membranas y el desarrollo de plántulas (Matthews *et al.* 2012).

Pruebas de crecimiento de plántulas: el análisis del crecimiento de plántulas como prueba de vigor implica la germinación en condiciones estándares controladas. Incluye mediciones del tamaño de las plántulas y el peso o la clasificación de plántulas en clases de vigor (Krzyzanowski *et al.*, 1999; Marcos Filho *et al.*, 2011).

Velocidad de emergencia: La velocidad de emergencia se puede usar como una herramienta para evaluar vigor en la semilla, la cual se obtiene al germinar semillas y una vez iniciado

este proceso se realizan conteos diarios del número de plántulas emergidas entre el número de días respectivos después de la siembra y el conteo termina cuando la siembra logra el porcentaje máximo de germinación, obteniendo el índice de vigor en el cual las semillas más vigorosas germinan con mayor velocidad (Pérez -Cerdea *et al.*, 2007).

Envejecimiento acelerado: Una de las pruebas de estrés más utilizadas para la evaluación del vigor es el de envejecimiento acelerado (EA). Se basa en el aumento del deterioro de las semillas cuando se exponen a condiciones adversas de alta temperatura y alta humedad relativa (McDonald, 1999). En dichas condiciones, las semillas de baja calidad se deterioran más rápidamente que aquellas más vigorosas, de modo que esto brinda la posibilidad de establecer diferencias entre las muestras evaluadas, aunque requiere de estandarización para cada especie (Navarro *et al.*, 2016).

Prueba de conductividad eléctrica: Es considerada una buena prueba de vigor que permite medir el nivel de integridad de las membranas celulares (Pérez-Camacho *et al.*, 2008). La prueba de conductividad eléctrica permite medir la lixiviación de electrolitos de tejidos vegetales, siendo utilizado para semillas de algunas especies de cultivo (Pérez-Camacho *et al.*, 2008). La técnica operatoria se inicia cuando las semillas son embebidas en agua destilada o desionizada a una temperatura y durante un período previamente determinados para efectuarse luego la lectura en un conductímetro. El principio de esta prueba establece que las semillas menos vigorosas (más deterioradas) presentan menor velocidad de restablecimiento de la integridad de membranas celulares durante la imbibición y, como consecuencia, liberan mayores cantidades de solutos. Los resultados son expresados en $\mu\text{s/cm/g}$ o $\mu\text{mho/cm/g}$. (Navarro *et al.*, 2016).

Prueba de germinación: Con la prueba de germinación se obtiene información de la capacidad que tiene una semilla para producir una plántula normal (con todas sus estructuras esenciales para un buen desarrollo en campo) (Copeland y MacDonald, 2001).

Velocidad de germinación: El primer conteo de la prueba de germinación se puede utilizar como una prueba de vigor, una vez que la velocidad de germinación está relacionada con la evolución del deterioro de la semilla. Asimismo, las muestras que presentan mayores valores de germinación en el primer conteo se pueden considerar más vigorosas. Se trata de una prueba simple y de fácil ejecución, pero que generalmente presenta baja sensibilidad, al no encontrar pequeñas diferencias de vigor entre los lotes (Marcos Filho, 2011).

El porcentaje germinativo: solo contempla el porcentaje de las semillas que germinan durante el período de la prueba, sin tener en cuenta si la germinación ocurrió durante la primera o la última parte del examen. Se conoce que, en cualquier condición, las semillas de buen vigor germinan más rápido que aquellas que no lo tienen (Navarro *et al.*, 2016).

Tasa respiratoria de la semilla: El deterioro de la semilla está asociado con cambios en su metabolismo; por ejemplo, la disminución de carbohidratos que ocurre con la edad de la semilla podría resultar en insuficiencia de sustratos respiratorios para la germinación o en la incapacidad para usarlos; así, un signo del deterioro de la semilla es una disminución significativa de su tasa respiratoria. La relación entre la actividad respiratoria de una semilla durante las primeras horas de germinación y su estado de deterioro es difícil de establecer, pero se aprecia más claramente después de la emergencia de la radícula (Perez-Camacho *et al.*, 2008).

Efecto de la temperatura sobre la semilla de tomate

En tomate se ha reportado que un aumento de la temperatura durante la fase de antesis, afecta negativamente a los órganos de la flor, causando alteraciones en los tejidos de las anteras y mal formación del polen. Lo cual indica que la liberación y germinación del polen son procesos fisiológicos sensibles al aumento de temperatura (Ibrahim, 2016). También se ha registrado el aborto de flores, baja polinización, disminución del número de frutos y por tanto reducción en la producción de semillas (Ibrahim, 2016). Así mismo, se ha reportado una reducción en la calidad y en el rendimiento de la semilla. La temperatura alta puede ocasionar la reducción del número de semillas, acelerar la tasa de crecimiento, reducir la tasa de duración de llenado, reducir su masa y acelerar su envejecimiento, reduciendo el vigor y la germinación de la semilla (Thuzar *et al.*, 2010).

La germinación de semillas se puede ver afectada por altas temperaturas superiores a (35 °C), como sucede en tomate, en ají, en apio, en lechuga y en espinaca, lo cual, es conocido como termo-inhibición; sin embargo, la termo-tolerancia puede diferir entre cultivares de una misma especie, a causa del grado de actividad de la endo- β -mannanase en la semilla (Jarma-Orozco *et al.*, 2012).

Las plantas pueden adquirir termo-tolerancia, si son sometidas a una aclimatación, lo que se traduce en un aumento de temperatura no letal por algunas horas antes de encontrarse en condiciones de choque térmico. El proceso de aclimatación tiene que involucrar la síntesis de nuevas proteínas en respuesta a la temperatura alta, que confieren termo-tolerancia al organismo (Porch and Hall, 2013). Cuando las plantas son sometidas a temperaturas, por lo menos 5 °C arriba de su temperatura óptima de crecimiento, muestran características

metabólicas y celulares particulares, una señal de estrés por calor es activada, lo que disminuye la síntesis de proteínas normales y acelera la transcripción de las proteínas de choque térmico (heat shock proteins, HSP) (Yepes *et al.*, 2011). El nivel de expresión de estas proteínas puede aumentar en circunstancias temporales de desarrollo; reducción en el crecimiento o desarrollo del estado de una planta, daño de órganos o hasta la muerte vegetal. Aun, en el campo, en condiciones naturales de alta irradiación y en plántulas germinadas en suelo caliente, la transcripción de HSP puede aumentar en hojas, con lo cual se disminuye la transpiración y se produce cierre estomático para proteger a la planta (Yepes *et al.*, 2011).

CAPTÍLO I. FISILOGIA Y MODIFICACIONES DEL METABOLOMA DE PLANTAS DE TOMATE MEDIANTE EL USO DE MALLA DE COBERTURA EN UNA REGIÓN TROPICAL

1.1. RESUMEN

Modificar el microambiente tiene un impacto sustancial en el comportamiento de los cultivos, en regiones tropicales disminuir la radiación solar es importante para buscar las condiciones óptimas de crecimiento. En esta investigación, se evaluaron el perfil metabólicomico y las respuestas fisiológicas de dos variedades de tomate en un clima cálido (Yucatán, México). Las variedades fueron “Money maker” (MM) y “Campeche 40” (C40) cultivadas en cuatro niveles de irradiancia solar: 100 % (T1), 80 % (T2), 75 % (T3) y 50 % (T4).

La temperatura máxima del aire fue 38.6 °C y el valor máximo de flujo de fotones fotosintéticos alcanzado por T1 fue de 1840 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. T3 y T4 presentaron plantas de porte más alto 30 a 50 cm, mayor número de hojas (de 5 a 8 mayor). T4 produjo plantas con mayor área foliar total (3100 cm^2 para C40) y (1480 cm^2 para MM). No hubo diferencias en el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II debidas a los tratamientos de luz, pero si hubo diferencias significativas en el coeficiente de extinción fotoquímica (qP), donde se observó que los ambientes extremos (T1 y T4) disminuyeron su qP; en contraste, los valores más altos de qP se observaron en T2 (C40 = 0.60 y MM = 0.48). En la tasa de transporte de electrones las dos variedades cultivadas en T2, superaron al resto de los tratamientos, seguidas por T3. Los tratamientos con menor irradiancia (con 75 y 50 % de la radiación solar) fueron los que presentaron los valores más altos de tasa de asimilación neta de CO_2 a lo largo del día, alcanzando hasta 23.6 y 23.9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en C40 y 22.7 y 22.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en MM, respectivamente.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum* L, alta temperatura, irradiancia, malla sombra.

MICROENVIRONMENT MODIFICATION WITH MESH CROP COVER IN A TROPICAL REGION MODIFIES PHYSIOLOGY AND METABOLOME OF TOMATO

1.2.ABSTRACT

Modifying the microenvironment has a substantial impact on the behavior of crops, in tropical regions reducing solar radiation is important to seek optimal growing conditions. In this research, the physiological responses and the metabolic profile of two tomato varieties were evaluated in a warm climate (Yucatán, México). The varieties were “Money maker” (MM) and “Campeche 40” (C40) grown at four levels of solar irradiance: 100 % (T1), 80 % (T2), 75 % (T3) and 50 % (T4). The maximum air temperature was 38.6 °C and the maximum DFF (photosynthetic rate) value reached by T1 was 1840 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. T3 and T4 had taller plants 30 to 50 cm, greater number of leaves (from 5 to 8 greater). T4 produced plants with greater total leaf area (3100 cm^2 for C40) and (1480 cm^2 for MM). There were no differences in the maximum quantum yield of photosystem II due to light treatments, but there were significant differences in the photochemical extinction coefficient (qP), where it was observed that extreme environments (T1 and T4) decreased their qP; in contrast, the highest values of qP were observed in T2 (C40= 0.60 and MM= 0.48). In the electron transport rate, the two varieties grown in T2, surpassed the rest of the treatments, followed by T3. The treatments with the lowest irradiance (with 75 and 50 % of solar radiation) were those that presented the highest values of net CO₂ assimilation rate throughout the day, reaching up to 23.6 and 23.9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in C40 and 22.7 and 22.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in MM, respectively.

Key words: *Solanum lycopersicum* L, high temperature, irradiance, shade mesh.

1.3.INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es la segunda hortaliza de mayor importancia económica en el mundo (FAOSTAT, 2018); se produce en climas cálidos, tropicales y subtropicales, tanto a cielo abierto como en condiciones de agricultura protegida. Sin embargo, se considera una especie sensible a temperaturas elevadas (Boote *et al.*, 2012), pues la temperatura óptima del cultivo oscila entre 25/15 °C (día/noche), respectivamente (Adams *et al.*, 2001). En este sentido, Islam *et al.*, (2011) proponen que entre 25 y 30 °C de temperatura diurna es un rango favorable para el crecimiento y desarrollo del cultivo. De acuerdo con Xu *et al.* (2017), el aumento de las temperaturas máximas afecta negativamente el desarrollo reproductivo y la fisiología del tomate. En algunos casos se observó que temperaturas superiores a 34 °C asociadas con humedad ambiental alta redujeron el desarrollo del polen y óvulos en la flor, e incrementaron la malformación de las flores (Orozco *et al.*, 2012). El estrés que genera el aumento de temperatura provoca cambios morfo-anatómicos, fisiológicos y bioquímicos en el tomate; por ejemplo, entre 35 y 40 °C la enzima Rubisco sufre una inhibición reversible; pero a temperaturas mayores la inhibición es irreversible (Kubien *et al.*, 2003). Además de la fotosíntesis también pueden ocurrir afectaciones en las relaciones hídricas y el balance hormonal (Wahid *et al.*, 2007), con un impacto negativo en la calidad del fruto, debido a los cambios en el metabolismo primario o secundario (Ruiz-Nieves *et al.*, 2021a).

Por otra parte, el incremento de la temperatura global del planeta representa un desafío para la producción agrícola, pues sus efectos tienen un impacto sustancial en el rendimiento de los cultivos (Karipcin *et al.*, 2016). Los modelos climáticos prevén un calentamiento global

de 1.5 °C en los próximos años respecto a los niveles preindustriales, este fenómeno implica un aumento de la temperatura media en la mayoría de las regiones terrestres, así como episodios de calor extremo en la mayoría de las regiones (IPCC, 2018). En las zonas tropicales el exceso de energía electromagnética proveniente del sol se vuelve un problema cuando por efecto de esta radiación las temperaturas incrementan por arriba del óptimo térmico de los cultivos (Bacallao y Álvarez, 2015). El uso de malla sombra en la horticultura modifica el microambiente al disminuir la intensidad de flujo de fotones que llega a los cultivos, esto evita temperaturas altas durante periodos cálidos y reduce el pico máximo de irradiancia y temperatura diurna (Geilfus, 2019). Una de las mallas que más se emplea en la agricultura es de color negro, pues proporciona sombra de forma equitativa en toda la banda del espectro electromagnético; su principal objetivo es reducir la irradiancia sin modificar la calidad de luz (Valera *et al.*, 2001). En la agricultura moderna se utilizan numerosos tipos de mallas plásticas para favorecer el crecimiento y desarrollo óptimo de los cultivos (Geilfus, 2019). Sin embargo, en regiones con temperaturas altas existe poca información sobre la disminución de la irradiancia en el desarrollo de los cultivos con malla sombra.

Lo anterior pone en evidencia la necesidad de estudiar las respuestas de las plantas de interés económico en microambientes que permitan mejorar las características fisiológicas de los cultivos. En esta investigación, se evaluó las las respuestas fisiológicas de dos variedades de tomate cultivadas en cuatro intensidades de irradiancia en una zona tropical con clima cálido.

1.4. OBJETIVO

Evaluar la respuesta fisiológica de dos variedades de tomate, cultivadas en microambientes modificados con mallas de cobertura, en una región tropical con clima cálido.

1.5. MATERIALES Y MÉTODOS

1.5.1. Sitio experimental y material vegetal

El experimento se llevó a cabo en el área experimental del Instituto Tecnológico de Conkal, en Yucatán, México (21.07° LN; 89.52° LO y 8 msnm). Se sembraron dos variedades de tomate: 1) “Money maker” (MM), que es una variedad comercial de clima templado con crecimiento indeterminado, produce frutos tipo bola y es considerada como referencia mundial en los estudios de la especie (Ruiz-Nieves *et al.*, 2021b); y 2) “Campeche 40” (C40), que es una población nativa de Campeche, donde el clima es calido-humedo, tiene crecimiento indeterminado y produce frutos tipo arriñonados (Delgado-Vargas *et al.*, 2018).

1.5.2. Establecimiento y manejo del cultivo

La siembra se realizó en charolas de poliestireno de 200 cavidades, se utilizó musgo canadiense (Sunshine, EE.UU.) como sustrato. La nutrición inició a los 15 días después de la siembra (dds), con la aparición del primer par de folíolos; el fertilizante 19-19-19 + M.E. al 1% (Poly-Feed, Haifa, Puebla, México) se aplicó en el agua de riego tres veces por semana en una concentración de 1 g L⁻¹.

A los 45 dds las plantas fueron transplantadas en bolsas negras de polietileno de 40 x 50 cm; el sustrato que se utilizó fue una mezcla de suelo y lombricomposta en una proporción 70:30 (v/v) la densidad de población fue de 3.5 plantas m⁻². El manejo agronómico se hizo de acuerdo con las prácticas de manual de cultivo de tomate (Guzmán *et al.*, 2017). A lo largo del cultivo se realizó tutorado convencional, las hojas más longevas debajo del primer racimo se podó cada 15 d, los brotes en yemas axilares se retiraban cuando aparecían. Para la

nutrición después de los 45 dds se utilizó la solución de Steiner (1984), con una conductividad eléctrica de 3.5 dS m^{-1} y un pH entre 5.5 y 6.

1.5.3. Tratamientos y caracterización de los microambientes

El experimento constó de ocho tratamientos: dos variedades (MM y C40) y cuatro intensidades de irradiancia (T1 = campo abierto, 100 % de irradiancia; T2 = túnel de malla antiáfidos blanca, 80 % de irradiancia; T3 = túnel de malla antiáfidos gris, 75% de irradiancia; T4 = túnel con malla antiáfidos blanca más malla sombra negra, 50 % de irradiancia). Se utilizaron dos túneles por tratamiento de irradiación, con dimensiones de $2 \times 2.5 \times 6 \text{ m}$ (Anexo 1). En cada tratamiento de irradiación se colocaron 80 plantas (40 de cada variedad). Cada tratamiento fue caracterizado con una estación meteorológica (Onset HOBO U30, Massachusetts, EE.UU.). Las variables meteorológicas evaluadas fueron: densidad de flujo de fotones (DFFF), temperatura del aire (T_a) y humedad relativa (HR). Los sensores se colocaron dentro del túnel a la altura del dosel y la estación se programó para registrar datos cada 30 segundos y promediarlos cada 10 min. Con los datos se realizaron curvas diurnas (6 am – 7 pm) de radiación global (RG) y de densidad de flujo de fotones (DFFF). Con la temperatura ambiental y la HR se estimó el deficit de presión de vapor (DPV).

1.5.4. Variables morfológicas y distribución de biomasa

Se realizaron dos muestreos destructivos, a los 81 dds durante la floración de los dos primeros racimos y a los 130 dds durante la etapa de llenado de fruto. En cada muestreo se utilizaron cuatro plantas por cada tratamiento y se les evaluó: altura (AP), número total de hojas (NH) y área foliar (AF). Para el AF se utilizó un integrador de área (LICOR LI-3100, Nebraska, EE.UU.). Las plantas se separaron por órganos y se secaron en una estufa de aire forzado a $70 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta obtener peso constante ($\sim 72 \text{ h}$).

1.5.5. Fotoquímica de la hoja, intercambio de gases

La eficiencia cuántica del fotosistema II (FS_{II}) se evaluó con un fluorómetro de amplitud modulada (PAM Walz, Effeltrich, Alemania). Las siguientes variables se midieron de acuerdo a Samaniego-Gómez *et al.* (2016): rendimiento cuántico máximo del PS_{II} (F_v/F_m) y actividad potencial del FS_{II} (F_v/F_0) (donde F_v es fluorescencia variable ($F_m - F_0$), F_0 es fluorescencia inicial y F_m la fluorescencia máxima), coeficiente de extinción fotoquímica (qP) y coeficiente de extinción no fotoquímica (NPQ), tasa de transporte de electrones (TTE) y rendimiento cuántico efectivo del FS_{II} ($\Phi_{FS_{II}}$). La luz saturante fue un pulso de $8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luz actínica. Para las curvas de TTE y $\Phi_{FS_{II}}$ se utilizaron nueve pulsos de luz (de 0 a $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Las mediciones se realizaron 120 dds a las 12:00 h, en la tercera hoja a partir del ápice.

Las variables de intercambio de gases se midieron a los 115 dds (en etapa reproductiva del tercer racimo), se utilizó un analizador de gases en infrarrojo (LICOR LI-6400, Lincoln, Nebraska, EE.UU.) para evaluar la tasa de asimilación neta de CO_2 (A_N), la conductancia estomática (g_s), el carbono intercelular (C_i), la transpiración (E) y la eficiencia del uso del agua (EUA). Se evaluaron cinco plantas por tratamiento y tres hojas por planta, las hojas eran de la parte superior del dosel y estaban completamente expandidas. La medición se realizó de 6 am a 6 pm para registrar las respuestas fisiológicas durante el curso diurno (Garruña-Hernández *et al.*, 2014).

1.5.6. Extracción y cuantificación de metabolitos

De cada planta se recolectaron 6 g de hojas que fueron secadas por 12 h a temperatura ambiente ($25 \text{ }^\circ\text{C}$) y posteriormente a $50 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 24 h en una estufa de convección. Las hojas secas se molieron y 48 mg fueron almacenados en frascos de vidrio ámbar hasta la

extracción de los metabolitos (Gall *et al.*, 2003). Para la extracción, las muestras fueron transferidas a un tubo Eppendorf de 2 mL (López-Gresa *et al.*, 2009), al que se le agregaron 750 μ L de búfer de fosfatos en agua deuterada con 0.05% de sal de sodio del ácido trimetilsililpropiónico (D_2O/TSP) y 750 μ L de metanol deuterado (MeOD). La extracción se llevó a cabo por sonicación de 20 min, se centrifugó a 13000 rpm por 10 min y se tomaron 800 μ L del sobrenadante, se transfirió a un tubo de 5 mm de RMN y se colocó en el espectrómetro.

El análisis del perfil metabólico se basó en un método modificado por López-Gresa *et al.*, (2009). Los espectros de 1H -RMN se registraron en un espectrómetro Varian 600 MHz AR Premium Compact (Agilent, U.S.A.). Cada espectro de 1H -RMN se registró a 25 °C con 128 exploraciones (nt) bajo los siguientes parámetros: tiempo AR de adquisición (at): 3.2 s, ancho de pulso (pw): 30° y un tiempo de relajación (d1): 1.5 s, requiriendo alrededor de 10 min para el registro de cada muestra, se empleó una secuencia de pre-saturación (PRESAT) para suprimir la señal del agua residual. Los espectros crudos obtenidos de la 1H -RMN se procesaron con el software MNOVA, las intensidades espectrales se normalizaron con un valor de 100 con respecto a la señal del TSP, se realizó una referencia manual del TSP ubicándolo a δ 0.0 ppm y se apodizó con una función básica Gaussiana (LB= 0.3 Hz). Los espectros se redujeron a regiones integradas (bins) de 0.04 ppm de δ -0.5 a 10.0. La señal de agua residual (región de δ 4.75 – 4.90) y metanol (región de δ 3.29 – 3.32), fueron excluidas de la matriz. La matriz de datos obtenida del análisis del perfil metabólico de ambos genotipos por 1H -RMN contenía las intensidades de 247 bins (regiones integradas) para cada una de las 48 muestras.

La identificación de los metabolitos se basó en un espectro representativo de 1H -RMN (600 MHz) (nt=1024) y se comparó con compuestos conocidos adquiridos en estudios anteriores

de la misma especie y el uso de bibliotecas de espectros de ^1H -RMN. La asignación de los metabolitos putativos correspondiente a las señales seleccionadas respecto a las VIPs y el gráfico de cargas se realizó mediante una comparación de los desplazamientos químicos y patrones de acoplamiento de las señales detectadas con aquellas reportadas en estudios previos (Sobolev *et al*, 2002; Gall *et al*, 2003; Afifah *et al*, 2019) y bases de datos metabolómicas. Las bases de datos consultadas son Chenomx NMR Mixture Analysis, <https://www.chenomx.com/> y The Human Metabolome Database (HMDB), <https://hmdb.ca/>.

1.5.7. Diseño experimental y análisis estadístico

Se utilizó un diseño experimental de parcelas divididas con distribución completamente al azar; las parcelas principales fueron las intensidades de irradiancia (T1, T2, T3, T4) y las parcelas secundarias fueron las variedades (MM y C40). Cada parcela contó con 20 plantas. Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y la comparación de medias fue mediante la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Los resultados se analizaron mediante los programas estadísticos InfoSat Ver 2013 y Sigmaplot, Ver 2004.

1.6.RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1.6.1. Caracterización de los microambientes

Tanto en la radiación global (RG) como la densidad de flujo de fotones (DFF) del tratamiento a campo abierto (T1) fue la más alta durante todo el día, a las 13 h alcanzaron sus valores máximos 1030 W m^{-2} y $1,840 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (Figura 1.1. A y C), mientras que la radiación transmitida por las mallas fue de 764 W m^{-2} y $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para T2 (es decir 80 %); de 635 W m^{-2} y $1120.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en T3 (75 %); de 529 W m^{-2} con $854.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para tratamiento T4, es decir 50 % del total de la radiación global incidente.

El curso de la temperatura del aire (T_a) fue similar al de la RG alcanzando su valor máximo a las 13 h, iniciando un descenso a partir de las 14 h. Entre las 13 y 16 h la temperatura promedio de T1 fue de 38.6 °C, mientras que en los tratamientos con malla (T2, T3 y T4) fue en promedio 1.5 °C menos que en T1 (Figura 1.1. B). La temperatura promedio nocturna de todos los tratamientos fue de 27.3 °C.

La temperatura máxima registrada al medio día (38.6 °C) superó por 13 °C a la temperatura óptima (25 °C) reportada para el cultivo de tomate. De acuerdo con Peet (2009) temperaturas diurnas arriba de 35.2 °C y nocturnas arriba de 21 °C reducen drásticamente la producción de frutos y la formación de semillas; en este experimento todos los tratamientos estuvieron arriba de la temperatura óptima para el cultivo. Sin embargo, es una condición inherente de las zonas tropicales.

El déficit de presión de vapor DPV siguió el comportamiento de la curva de T_a y sus valores fueron superiores a 6 KPa para los cuatro tratamientos durante las horas del mediodía. Durante periodos nocturnos el DPV alcanzó valores superiores a 3 KPa para todos los tratamientos. Estos valores fueron constantes (Figura 1.1.D). Cuando el DPV alcanza valores superiores a 2 KPa, se produce una transpiración excesiva, lo que provoca el cierre de los estomas para evitar la deshidratación y con ella una transpiración excesiva. Los efectos negativos como quemaduras y marchitamiento en la planta se presentan cuando ocurre una prolongación y constante estrés del DPV (Tinoco *et al.*, 2017).

De acuerdo a la caracterización ambiental de cada uno de los microambientes se podría considerar que las condiciones de T_a y DPV eran estresantes para el funcionamiento de las

plantas. Pero, la DFF en los cuatro tratamientos fue buena, sobre todo en T1, T2 y T3, donde gran parte del día tuvieron valores arriba de los $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

La humedad relativa (RH) comenzó arriba del 90%. Sin embargo, a las 15:00 horas todos los tratamientos llegaron a los valores mínimos del día (T1 = 36%, T2 = 35%, T3 = 41% y T4 = 37%), a partir de ahí comenzaron a incrementar ligeramente hacía el anochecer (Figura 1.1 D).

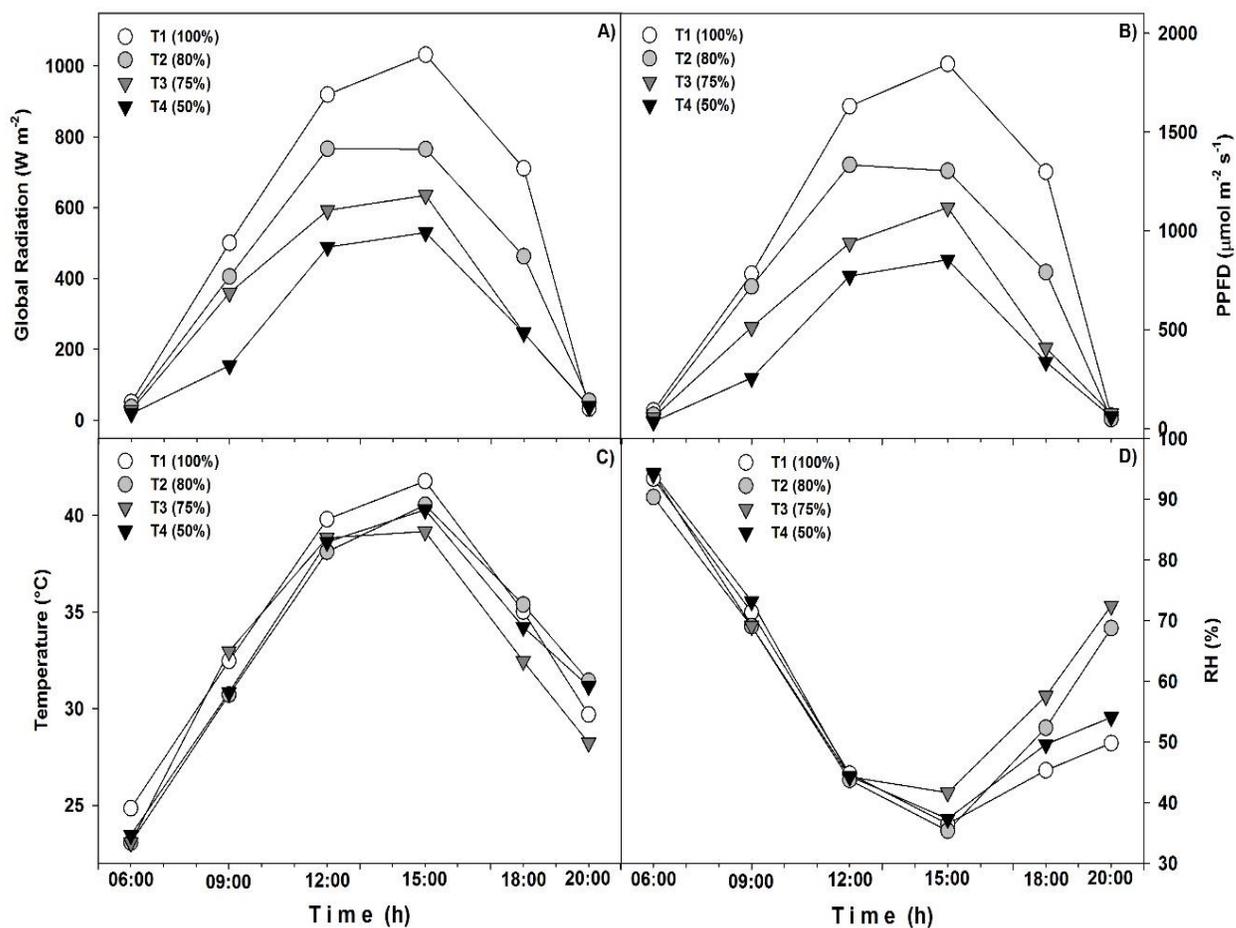


Figura 1.1. Comportamiento de las variables ambientales: **A)** Irradiancia total (Global radiation)) ($W m^{-2}$), **B)** Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$) transmitidas por las mallas **C)** Temperatura promedio diaria ($^{\circ}C$), **D)** Humedad relativa (RH). Los valores A y C son promedios de evaluaciones de tres días consecutivos. Valores de B y D son valores de promedios diarios durante todo el experimento.

1.6.2. Variables morfológicas y distribución de biomasa

De acuerdo con el análisis de varianza en todas las variables morfométricas (altura, número de hojas, área foliar y biomasa) hubo diferencias estadísticas por efecto del ambiente. Es evidente el efecto de la luz sobre los parámetros de crecimiento y la acumulación en la biomasa. Se observó que en los tratamientos de mayor irradiancia se presentaron las plantas de porte más bajo; en el T1 la altura fue de 86.5 cm y 74.3 cm en C40 y MM, respectivamente; mientras que en T2 fue de 93 cm (C40) y 90.6 cm (MM). Las plantas de T3 (135 y 158 cm en C40 y MM, respectivamente) y T4 (154.8 y 161.3 cm en C40 y MM, respectivamente) tuvieron la mayor altura (Cuadro 1.1.).

En el área foliar se observó una tendencia similar, donde tanto C40 como MM presentan menos área en los tratamientos con más luz. Sin embargo, en la variable número de hojas sólo se observan diferencias significativas en T1 MM y no en el resto de los tratamientos. Lo cual indica que a mayor irradiancia, es posible observar plantas más bajas con menos biomasa, pero con la misma cantidad de hojas que las plantas en los tratamientos con menos intensidad de luz; es decir, los tratamientos con menor intensidad luminica promovieron el crecimiento de las plantas, posiblemente en busca del recurso (Ayala-Tafolla *et al.*, 2011); mientras que los tratamientos con más luz disminuyeron el tamaño de las hojas, lo cual es una respuesta común en plantas que crecen en ambientes con radiación y temperatura alta, pues de esta manera reducen su capa limítrofe para evitar la pérdida de agua (Taiz *et al.*, 2018). Al respecto, Ayala-Tafoya *et al.* (2011) observaron que al utilizar mallas para reducir la radiación total (30 y 50 %) incrementó el tamaño de las hojas y por consecuencia el área foliar, con hojas de tomate fotosintéticamente más eficientes. En algunos casos las hojas expuestas a intensidades bajas de luz pueden tener una mayor eficiencia fotosintética que las

hojas con mayor exposición, esto se debe a que aprovechan al máximo el recurso para poder mantenerse, mientras que las hojas expuestas pueden presentar una aclimatación fotosintética que límite su tasa fotosintética máxima (Yepes y Buckeridge, 2011).

Cuadro 1.1. Altura, número de hojas y área foliar de dos genotipos (C40 y MM) de tomate a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar.

Nivel de irradiancia	Variedad	Altura (cm)	Número de hojas	Área Foliar (cm ²)
T1	C40	86.5 ± 1.66 b	13.2 ± 1.65 ab	882.8 ± 97.75 cd
	MM	74.3 ± 3.26 b	6.5 ± 0.87 b	358.1 ± 29.75 d
T2	C40	93.0 ± 2.64 b	12.7 ± 1.31 ab	716.5 ± 127.97 cd
	MM	90.6 ± 2.59 b	14.3 ± 1.49 a	879.6 ± 43.90 cd
T3	C40	135.0 ± 3.94 a	19.8 ± 0.75 a	2075.4 ± 202.61 ab
	MM	158.0 ± 7.40 a	18.0 ± 1.58 a	1459.3 ± 61.18 bc
T4	C40	154.8 ± 1.80 a	19.8 ± 0.75 a	3100.8 ± 264.90 a
	MM	161.3 ± 8.96 a	14 ± 2.48 a	1481.7 ± 209.40 bc
DMS		27.15	7.09	1051.4

Los datos son medias ± error estandar; T1 = 100 % de irradiancia; T2 = 80 % de irradiancia; T3 = 75 % de irradiancia; T4 = 50 % de irradiancia; = Literales diferentes en la misma columna indican diferencias mínimas significativas (Tukey, $p \leq 0.05$). DMS = diferencia mínima significativa.

En la acumulación de biomasa por órgano se observaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), en los tratamientos con menor luz (T3 y T4) las plantas de C40 y MM acumularon mayor materia orgánica en raíces (T3: 5.52 y 5.21 g pl⁻¹, T4: 6.34 y 5.33 g pl⁻¹, respectivamente), tallos (T3: 10.96 y 10.23 g pl⁻¹, T4: 13.33 y 12.16 g pl⁻¹, respectivamente) y hojas (T3: 14.52 y 15.24 g pl⁻¹, T4: 18.64 y 14.81 g pl⁻¹, respectivamente)

en comparación con el testigo (T1) y el tratamiento con 80 % de reducción de radiación solar (T2) (Figura 1.2.). De acuerdo al análisis de varianza, en todos los órganos donde se analizó la acumulación de biomasa hubo diferencias estadísticas por efecto del ambiente, en este caso la densidad de flujo de fotones, pero sólo en la biomasa de flores hubo diferencias significativas por efecto de la variedad, es decir, los tratamientos con menor incidencia de fotones y de la variedad C40 acumularon mayor biomasa, pero sólo C40 en el T4 (1.63 g pl⁻¹) mostró diferencias estadísticas significativas en comparación con las plantas de T1 (0.42 y 0.21 g en C40 y MM, respectivamente) y T2 (0.39 y 0.28 g pl⁻¹ en C40 y MM, respectivamente).

Por lo tanto, en la biomasa de frutos la mayor acumulación se observó en T4, donde C40 (8.85 g pl⁻¹) y MM (8.17 g pl⁻¹) superaron estadísticamente al resto de los tratamientos (Figura 1.2.). En este sentido, Garruña-Hernández *et al.*, (2014) mencionan que en climas tropicales la distribución de la biomasa de algunas hortalizas es un indicador del efecto que genera la temperatura y la irradiancia sobre la acumulación de fotoasimilados en cada órgano de la planta.

Cuando el estrés por calor es constante puede inducir cambios morfo-anatómicos, fisiológicos y bioquímicos (Karipcin *et al.*, 2016), es probable que por esta razón la variedad MM al ser de origen templado tuvo valores de biomasa más bajos que C40 que es de origen tropical. En algunos estudios se observó que la irradiancia y la temperatura altas afectan el desarrollo de las plantas de tomate, provocando quemadura y abscisión de hojas, ramas y tallos, senescencia foliar prematura, disminución del crecimiento radicular, abortos florales y caída de frutos; esto último se debe a que esas condiciones ambientales producen malformación en las flores, debido a un deficiente proceso de fecundación que ocasiona

daños en las estructuras reproductivas, con deficiencia en el cuajado de frutos y disminución en el rendimiento (Florido y Álvarez, 2015; Bacallao y Álvarez, 2015; Wahid *et al.*, 2007). Por tal motivo, el bajo porcentaje de amare de frutos incide en la baja producción de tomate en las zonas tropicales.

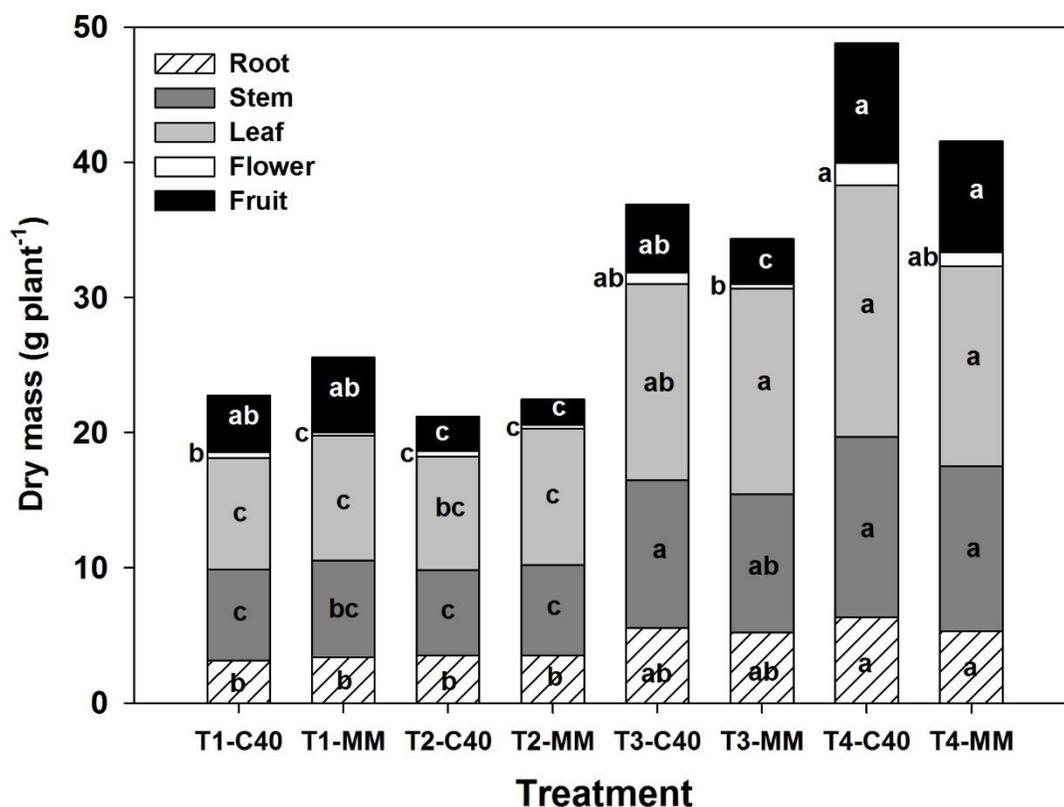


Figura 1.2. Acumulación de biomasa por órganos de dos genotipos de tomate (C40 y MM), a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar. Medias con la misma letra son estadísticamente iguales.

1.6.3. Fotoquímica de la hoja

De acuerdo con el análisis de varianza no hubo diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (F_v/F_m = fluorescencia de la clorofila) entre los tratamientos. Pero, si hubo diferencias significativas en el coeficiente de

extinción fotoquímica (qP), donde se observó que los ambientes extremos (T1 y T4 con 100 y 50 % de irradiación, respectivamente) disminuyeron su qP; en contraste, los valores más altos de qP se observaron en T2 (C40= 0.60 y MM= 0.48), esto indica que no necesariamente existe una linealidad entre el porcentaje de luz que llega a la planta y la cantidad de energía que se destinada a procesos fotoquímicos en las plantas de tomate (Figura 1.3. A). Además, en el coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) la variedad C40 en el T2 (con DFFF de $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue la que presentó los valores más bajos (0.1) (Figura 1.2. B). Esto se reflejó en la tasa de transporte de electrones, donde las plantas de las dos variedades cultivadas con 80% de radiación solar (T2) superaron estadísticamente al resto de los tratamientos, seguidas por las plantas que recibían el 75% de la radiación solar (T3) (Figuras 1.3.C y D, respectivamente).

Es evidente que tanto el exceso como la falta de luz, es decir los tratamientos con 100 y 50% de radiación, afectaron la fotoquímica de la hoja; en cambio, una disminución moderada de luz disminuyó la cantidad de energía hacía procesos no fotoquímicos y propició que se canalizara más energía a procesos fotoquímicos, lo cual favoreció la tasa de transporte de electrones del fotosistema II en las plantas de tomate sin importar la variedad. En este caso, es probable que la cantidad de radiación recibida en el sitio sea excesiva y la tasa de regeneración de la proteína D1 de las plantas de tomate no sea la adecuada para las condiciones ambientales del lugar, al grado de saturar los fotosistemas (Li *et al.*, 2018).

En lugares con mucha radiación el uso de mallas podría ser una alternativa para disminuir la cantidad o modificar la calidad de la luz que incide sobre la planta. Sin embargo, un incremento en la fotoquímica de la hoja no siempre termina en mayor asimilación de carbono

o mayor incremento de biomasa, como fue el caso, pues hay otros factores que podrían limitar estos procesos (Taiz *et al.*, 2018).

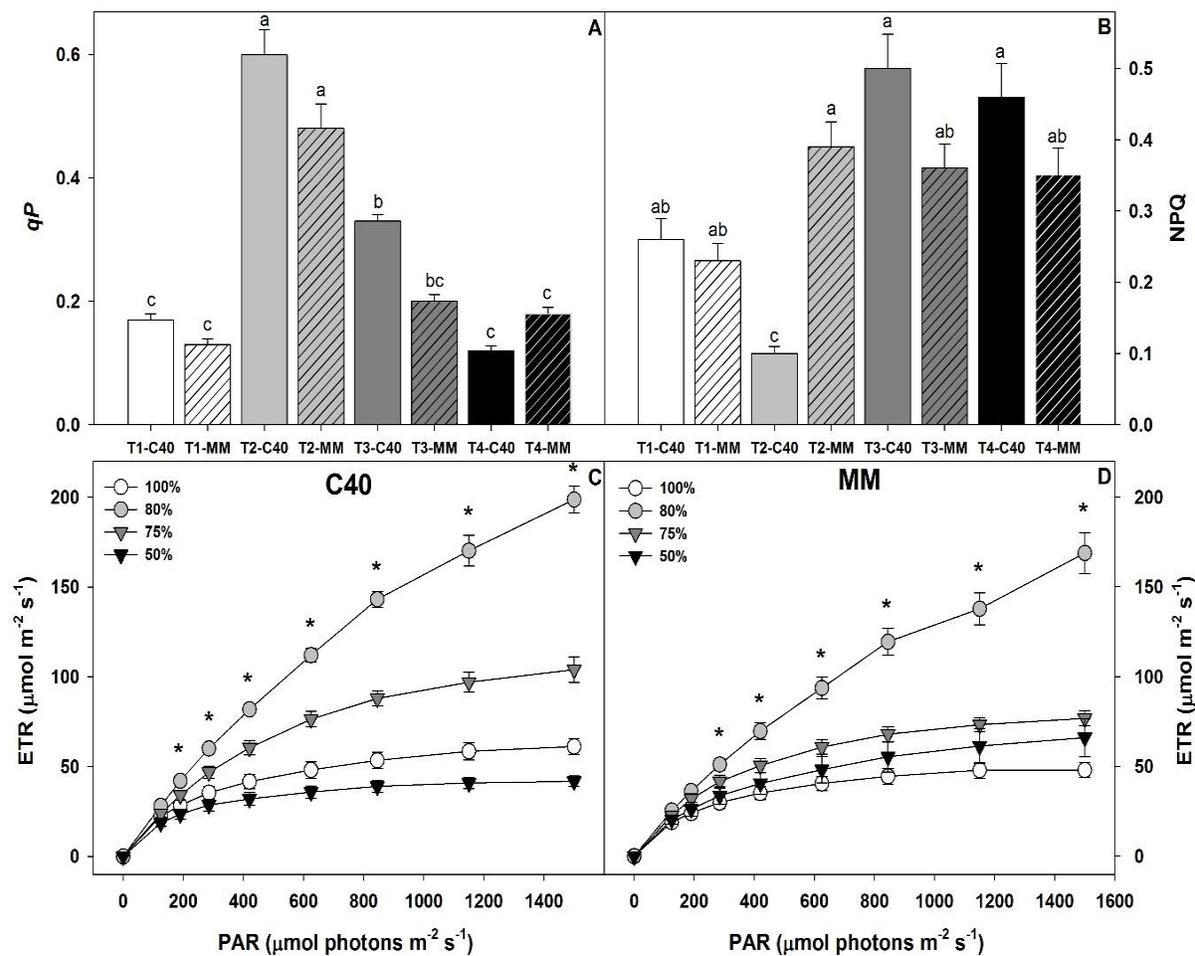


Figura 1.3. A) Coeficiente de extinción fotoquímico (qP), B) coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) y tasa de transporte de electrones del FSII (ETR) de los genotipos de tomate C40 (C) y MM (D), a los 130 d después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar (100, 80, 75 y 50 %). Los datos son medias \pm error estándar. Literales diferentes en la misma columna y * entre líneas indican diferencias mínimas significativas (Tukey, $P \leq 0.05$). $n=9$.

1.6.4. Intercambio de gases

A lo largo del curso diurno todos los tratamientos alcanzaron su mayor tasa de asimilación neta de CO₂ (A_N) hacia el mediodía, con reducción en los valores conforme atardecía. Sin embargo, en ambos genotipos (C40 y MM) los tratamientos con menor irradiancia (con 75 y 50 % de la radiación solar) fueron los que presentaron los valores más altos de A_N a lo largo del día, alcanzando hasta 23.6 y 23.9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en C40 y 22.7 y 22.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en MM, respectivamente (Figura 1.4. A y B). Esto sugiere que una incidencia mayor de radiación fotosintéticamente activa no necesariamente se reflejará en una mayor tasa de asimilación de carbono, en este caso, es probable que haya alguna limitación bioquímica en el mecanismo fotosintético ocasionado por el exceso de luz o temperatura alta (Bacallao y Álvarez, 2015). Hay especies que ante el exceso de energía lumínica sufren daños en sus fotosistemas y no se recuperan adecuadamente (Taiz *et al.*, 2018), los daños pueden incrementarse cuando la temperatura de crecimiento aumenta por encima de lo óptimo del cultivo (Yepes y Buckeridge, 2011), como fue el caso de este experimento. En ese sentido, el flujo de fotones para la fotosíntesis de entre 800 y 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fue suficiente para alcanzar los valores más altos de A_N sin ocasionar fotodaño. Esto último coincide con los resultados obtenidos en las curvas de saturación de luz (A/PPFD), donde se observó que con excepción de MM en 50% de luz, el resto de todos los tratamientos tuvo aclimatación fotosintética arriba de los 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PPFD (Figura 1.4. C y D).

Es probable que la respuesta de MM en el tratamiento con 50 % de radiación se deba a la capacidad de ese genotipo para incrementar la asimilación de carbono ante incrementos de luz. Sin embargo, en las curvas de saturación de CO₂ (A/C_i) en ningún tratamiento se observó aclimatación fotosintética, la tendencia fue similar a lo observado en los cursos diurnos, es

decir, los valores más altos de fotosíntesis se obtuvieron en los tratamientos con menor radiación (Figura 1.4. E y F). Sin embargo, sólo en el genotipo MM en 50 % de irradiación se observó una clara diferencia desde los $200 \mu\text{mol}^{-1} \text{mol}^{-1}$ de CO_2 donde obtuvo su punto de compensación, hasta los $1500 \mu\text{mol}^{-1} \text{mol}^{-1}$ de CO_2 atmosférico.

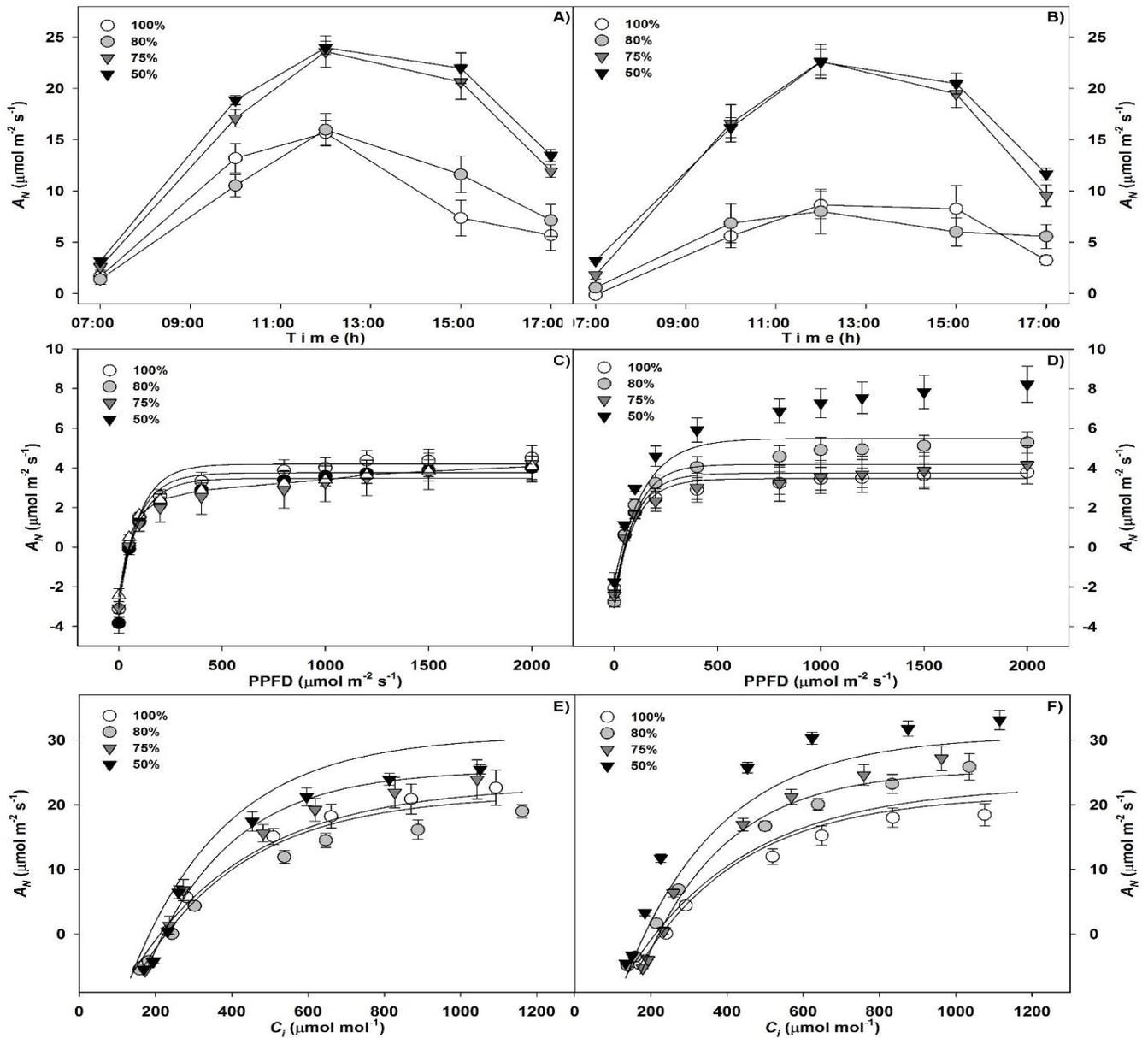


Figura 1.4. Fotosíntesis a lo largo del día, curvas respuesta A/PPFD y A/ C_i de los genotipos de tomate C40 (A, C y E, respectivamente) y MM (B, D y F, respectivamente), a los 130 días después de la siembra, cultivados en cuatro diferentes niveles de radiación solar (100, 80, 75 y 50 %). Los datos son medias \pm error estándar; n= 9.

En el análisis de componentes principales (PCA) del perfil metabólico se observó que en los cuatro tratamientos de radiación solar (T1 = 100, T2 = 80, T3 = 75 y T4 = 50%) y las dos variedades de tomate (C40 y MM) el 72.5% de la varianza se explicó con el componente principal 1. Sin embargo, no se observó la separación esperada entre las ocho combinaciones evaluadas (ambiente x variedad) (Figura 1.5.). Esto indica que todas las muestras poseen un perfil metabólico similar; es probable que las diferencias entre los tratamientos se deban únicamente a variaciones en la abundancia de los metabolitos presentes.

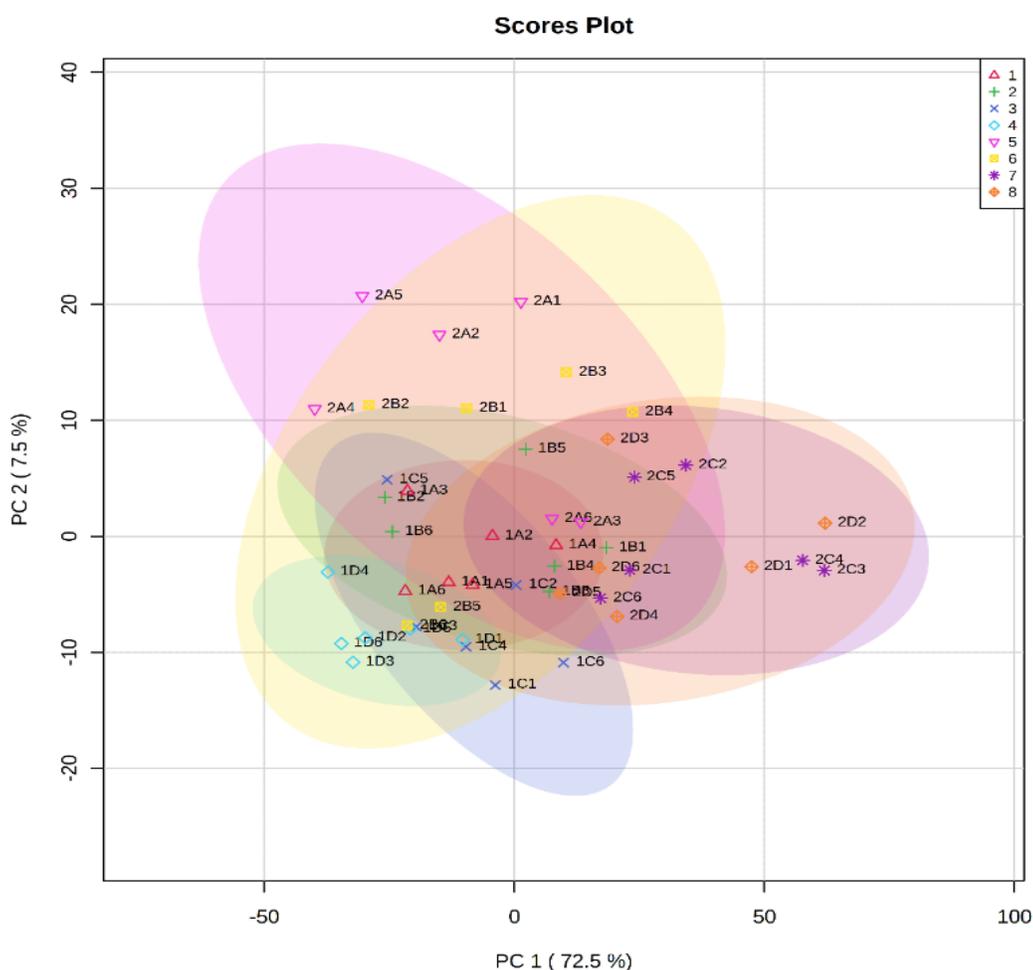


Figura 1.5. Análisis de componentes principales (PCA, PC1 vs. PC2) de la variedad del tomate (MM y C40) y los tratamientos de intensidad de luz.

Para ver con mayor detalle las diferencias entre las variedades de tomate se empleó una prueba discriminante por regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS-DA), pero en este modelo se omitió el microambiente. De esta manera, se observó una clara separación entre las dos variedades, esto indica una abundancia de metabolitos distinta en el perfil metabólico de las hojas de tomate. Este modelo tuvo una $R^2 = 0.32348$ y una capacidad predictiva $Q^2 = 0.26043$ (Figura 1.6 A). Por lo tanto, para conocer las señales responsables de esta separación se analizó el gráfico de VIPs y el gráfico de cargas del modelo planteado anteriormente. Los 15 principales VIPs indicaron las principales concentraciones relativas de los metabolitos presentes en los extractos de hojas de tomate y los valores que corresponden a su desplazamiento químico en el espectro de esta planta; así mismo se observó mayor abundancia (color rojo) en los metabolitos de MM en comparación con los de C40 (Figura 1.6. B). Esto explicaría la separación que se observó en el análisis entre variedades.

De los 15 VIPs de mayor influencia sobre el componente principal 1, se identificó distinta abundancia entre los metabolitos con los valores de 3.25, 2.09 y 2.01, estos metabolitos correspondieron a prolina y glucosa; por lo tanto, la variedad comercial MM presentó mayor abundancia de estos metabolitos en su perfil metabólico en comparación con la variedad silvestre (C40). Los aminoácidos fueron los metabolitos predominantes. La separación de las variedades de tomate fue por una alta concentración de aminoácidos, entre los cuales se identificaron prolina y glicina, además de azúcares como glucosa. En general, la principal diferencia entre las variedades C40 y MM se debió a la abundancia de los metabolitos, principalmente aminoácidos.

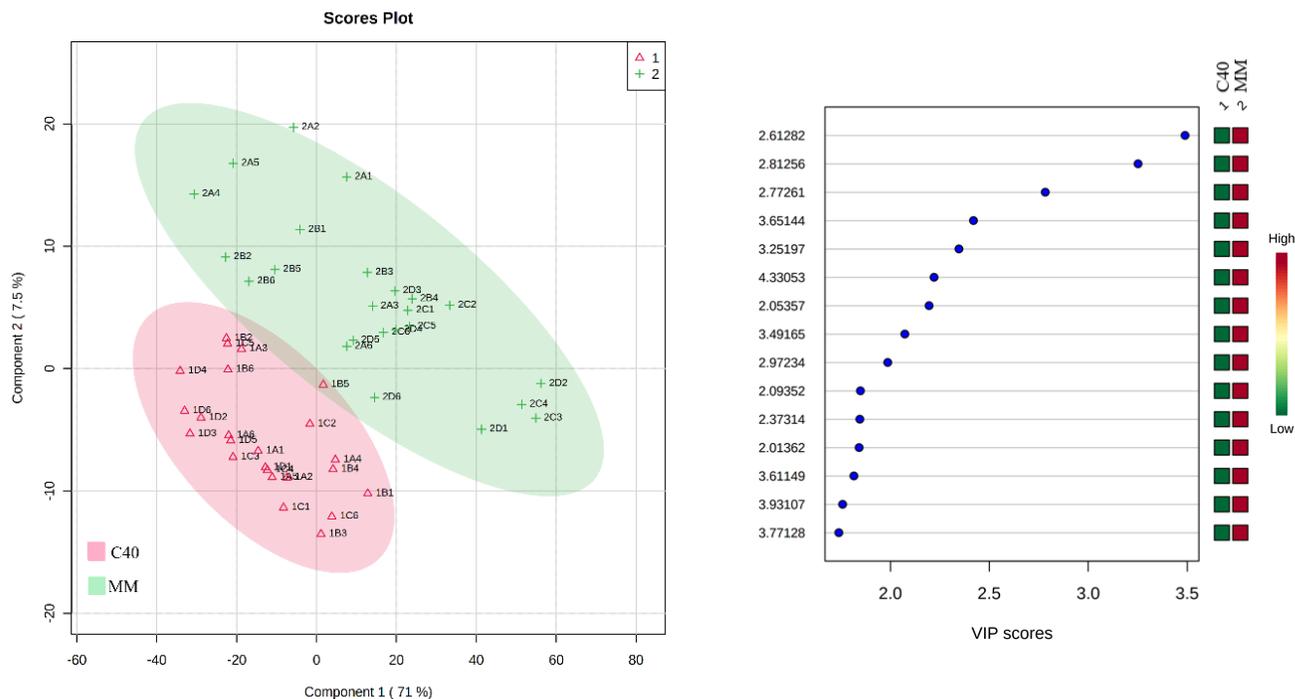


Figura 1.6. (A) Análisis discriminante de mínimos cuadrados parciales (PLS-DA, PC1 vs. PC2) y (B) Principales VIPs con mayor influencia sobre la variación del PC1 de las variedades contrastantes C40 y MM.

Para observar diferencias por efecto del ambiente se analizaron los tratamientos con máxima y mínima radiación solar ($T1 = 100$ y $T4 = 50\%$). De esta manera, el modelo generado en el PCA mostró una R^2 de 0.61547 y 0.56906, así como una capacidad predictiva (Q^2) de 0.4592 y 0.43004 para C40 y MM, respectivamente (Figura 1.7. A y B). Estos resultados indican que existe un efecto notorio en la abundancia de metabolitos presentes en las hojas de tomate. Por lo tanto, considerando los 15 VIPs de mayor influencia sobre el componente principal 1, en la variedad del tomate comercial (MM) se identificaron metabolitos con los desplazamientos químicos de 1.01, 1.05 y 3.25; mientras que en la variedad silvestre (C40)

sólo se identificaron desplazamientos químicos correspondientes a aminoácidos (prolina = 1.09 y valina = 1.01). Los metabolitos identificados forman parte de la proyección que mejor discriminan entre la condición del tratamiento (100 y 50% de radiación solar) (Figura 1.6. C y D). A mayor disponibilidad de luz se observó un aumento en la intensidad de las señales, mientras que en menos luz la abundancia de metabolitos fue menor. En MM los valores con mayor influencia fueron aminoácidos como Gly y GABA, los cuales corresponden a un desplazamiento químico de 3.57 y 1.89, respectivamente. Por otra parte, en C40 se identificaron otros metabolitos con un desplazamiento químico de 1.09 y 1.01 correspondientes a prolina y valina, respectivamente.

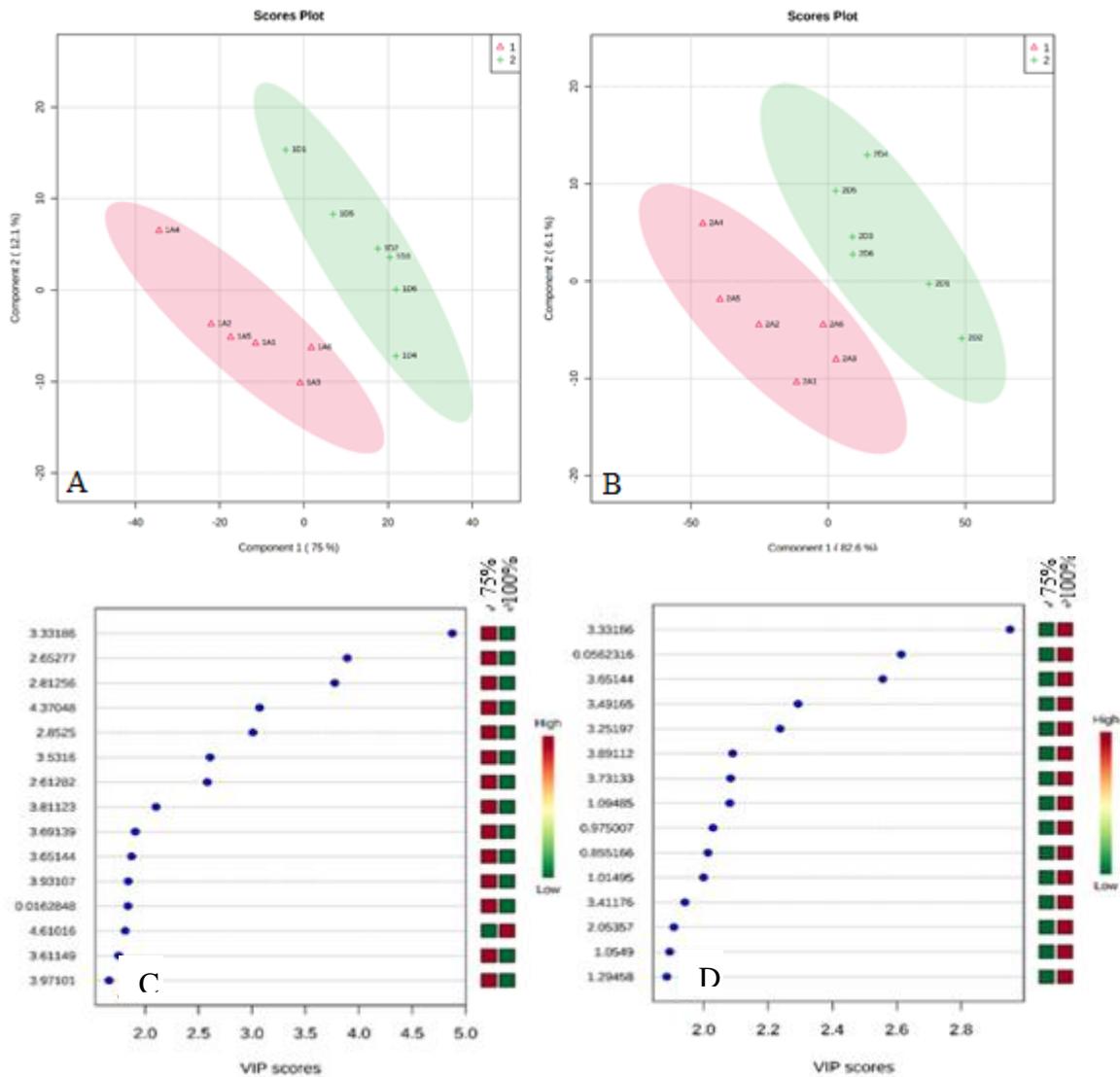


Figura 1.7. (A y B) Análisis discriminante de mínimos cuadrados parciales (PLS-DA, PC1 vs. PC2) y (C y D) Principales VIPs con mayor influencia sobre la variación del PC1 de dos variedades contrastantes C40 y MM.

De manera general, se observó una separación de los perfiles metabólicos en las plantas de tomate cuando se redujo la incidencia de la radiación solar al 50%. Así mismo hubo mayor abundancia de metabolitos en el tomate comercial (MM). En este sentido, se sabe que los factores abióticos inducen la producción de metabolitos secundarios en las plantas (Wahid,

2007) y si esos factores ocasionan estrés abiótico pueden generar la acumulación de prolina, GABA y una variedad de carbohidratos (Serrano, 1996). Al respecto, Hüther *et al.*, (2015) mencionan que un incremento en los metabolitos de las plantas de tomate puede estar relacionado con la utilización de la luz por la cadena transportadora de electrones para la fotosíntesis. Sin embargo, Baracaldo *et al.*, (2014) mencionan que el estrés por anegamiento e intensidad de luz reduce la acumulación de biomasa en las plantas de tomate, con efecto perjudicial en la fotosíntesis, como ocurrió en este caso. En este sentido, Carrari *et al.*, (2007) indican que el estrés relacionado con la luz puede disminuir el tamaño de los frutos y modificar el contenido de azúcares.

El perfil metabólico de MM tuvo mayor abundancia de α - glucosa, que generalmente se asocia con la resistencia de la planta frente a infecciones ocasionadas por agentes bióticos como *Meloidogyne incognita* (Afifah *et al.*, 2019). Los aminoácidos juegan un papel relevante en las plantas, ya sea para superar un estrés o una enfermedad. Al respecto, Chaves-Barrantes y Gutiérrez-Soto (2017) aplicaron un estrés abiótico por temperatura y observaron un incremento en la acumulación de azúcares solubles, alcoholes azucarados (manitol, sorbitol y glicerol), prolina, glicina, betaína y componentes azufrados ternarios. Algunos autores (Kavi-Kishor, et al., 2005; Verbruggen y Hermans, 2008; Szabados y Savouré, 2010) mencionan que la cantidad de prolina se eleva en las plantas como respuesta al estrés abiótico (sequía, alta temperatura, luminosidad, radiación ultravioleta, salinidad y altos contenidos de metales pesados en el suelo). Respecto a la abundancia de prolina en la planta de tomate, Schwacke *et al.*, (1999) observó un aumento evidente frente a estreses abióticos como estrés hídrico. Además, Hare *et al.*, (1998) observaron que la prolina en las plantas podría desempeñar roles importantes en diferentes tejidos o condiciones; mientras que el

aminoácido glicina tiene un efecto considerable en la protección de la planta frente a plagas (Rodríguez, 2017). Otro osmolito de importancia es GABA, un aminoácido no proteico sintetizado a partir del ácido glutámico, por medio de una reacción catalizada por el glutamato descarboxilasa, por lo que estudios realizados por Wahid *et al* (2007), indican que confiere termotolerancia a las plantas.

1.7.CONCLUSIONES

La irradiancia y el microclima que se genera en los túneles está altamente influenciada por el tipo de malla utilizada. El uso de mallas redujó de 1.5 a 2 °C la temperatura diurna durante las horas centrales del día, pero no la temperatura nocturna. Los tratamientos T4 y T3 con menor IT (503 y 397 W m⁻², respectivamente), presentaron la DFFF más baja con 726 y 990 μmol m⁻² s⁻¹. Además, influyeron positivamente en el crecimiento de la planta de las dos variedades de tomate, el porte de la planta incrementó en 80 cm en promedio por plantas de altura, 7.3 hojas por planta y hasta 598.3 cm² de AFT, la acumulación de materia seca fue mayor para todos los órganos y mejoraron la capacidad fotosintética de las plantas.

Se identificaron cambios en la abundancia de metabolitos en las variedades del tomate (MM y C40), denotando la variedad MM con mayor abundancia de metabolitos respecto a la variedad C40.

En general, el factor abiótico de la luz influye directamente en el metaboloma de las variedades de hojas de tomate, influyendo en la abundancia de metabolitos como azúcares y aminoácidos. Money Maker presenta mayor abundancia de azúcares y aminoácidos frente a una intensidad de luz mayor la cual se ve reflejada en su potencial del perfil metabólico frente a estreses bióticos.

La mayor intensidad de luz denota mayor biosíntesis de metabolitos los cuales tienen papeles importantes frente a factores bióticos, por lo que se recomienda crecer las plantas a mayor luz.

CAPÍTULO II. MODIFICACIONES EN LA DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN PLANTAS DE TOMATE DESARROLLADAS EN TEMPERATURA ALTA.

2.1.RESUMEN

La temperatura alta (TA) es un tipo de estrés abiótico perjudicial en tomate. El rendimiento de un cultivo está determinado por la capacidad de acumular biomasa en los órganos que se destinan a la cosecha. En tomate, los frutos son los principales órganos de demanda, compitiendo entre ellos y con los órganos vegetativos por los asimilados disponibles. Los estudios del efecto de TA sobre la distribución de biomasa son escasos en tomate. Por ello, en primavera-verano 2020 se sembraron cuatro genotipos de tomate una variedad nativa (C40), una línea experimental (L52), un híbrido experimental (CH-F1), y una variedad comercial (MM). Para analizar la distribución de materia seca, acumulación de biomasa total; raíz, tallo, hoja, flores, fruto, así como la respuesta morfo-anatómica; altura, número de hojas, área foliar de plantas producidas en dos condiciones de temperatura: tratamiento control (TC) con temperatura máxima promedio mensual TMP: 35.2 °C y TA (TMP: 38.6 °C). El PSR se reduce significativamente ($P \leq 0.05$) en TA a los 66, 96 y 120 dds. el PST y PSH es reducido significativamente en TA a los 96 y 120 dds, el PSF se reduce igualmente en TA a los 120 dds, en otras etapas este valor no se ve modificado. La acumulación de materia seca por genotipo no tiene diferencias significativas, en TA los (valores están debajo de 150 g/planta⁻¹). La TA disminuye el NH (2.5 hojas/planta⁻¹), el AFT (1246 cm²) y la biomasa total de planta (51.07 g/planta⁻¹). La distribución de biomasa se modifica según el ambiente de producción, en TC se incrementa la biomasa para fruto en (2.66 %) y para hoja en (0.55 %). En TA se incrementan la biomasa de tallo en (2.4 %), flores (0.03 %) y raíces en (0.07 %).

Palabras clave: *Solanum lycopersicum*, biomasa, materia seca, respuesta morfo-anatómica

MODIFICATIONS IN BIOMASS DISTRIBUTION ON TOMATO PLANTS DEVELOPED ON HIGH TEMPERATURE.

2.2.ABSTRACT

High temperature (HT) is a type of detrimental abiotic stress in tomato. The yield of a crop is determined by the capacity to accumulate biomass in the organs that are destined to the harvest. In tomato, the fruit are the main demand organs, competing with each other and with the vegetative organs for the available assimilates. Studies of the effect of HT on biomass distribution are scarce in tomato. Therefore, in spring-suMMer 2020, four tomato genotypes were planted, a native variety (C40), an experimental line (L52), an experimental hybrid (CH-F1), and a commercial variety (MM). To analyze the distribution of dry matter, accumulation of total biomass; root, stem, leaf, flowers, fruit, as well as the morpho-anatomical response; height, number of leaves, leaf area of plants produced under two temperature conditions: control treatment (CT) with monthly average maximum temperature (TMP: 35.2 °C) and high temperature ambient HT (TMP: 38.6 °C). The PSR is significantly reduced ($P \leq 0.05$) in HT at 66, 96 and 120 das. PST and PSH is significantly reduced in HT at 96 and 120 das, PSF is also reduced in TA at 120 das, in other stages this value is not modified. The accumulation of dry matter by genotype does not have significant differences, in HT the (values are below 150 g/plant⁻¹). HT decreases NH (2.5 leaves/plant⁻¹), AFT (1246 cm²) and total plant biomass (51.07 g/plant⁻¹). The biomass distribution is modified according to the production environment, in CT the biomass for fruit increases by (2.66 %) and for leaves by (0.55 %). In HT the stem biomass is increased by (2.4 %), flowers by (0.03 %) and roots by (0.07 %).

Keywords: *Solanum lycopersicum*, biomass, dry matter, morpho-anatomical response.

2.3.INTRODUCCIÓN

La temperatura es el principal estrés abiótico relacionado en muchos aspectos del crecimiento y desarrollo del tomate (*Solanum lycopersicum* L). La temperatura óptima para la producción de tomate es de 21 °C a 25 °C con una temperatura mínima mensual promedio de 18 °C y una temperatura máxima mensual de 27 °C (Boote *et al.*, 2012) Para el marre de frutos la temperatura optima es entre 18 °C y 20 °C (Islam *et al.*, 2011). Temperatura por debajo de 16 °C puede causar la abscisión de la flor y temperaturas superiores a 30 °C pueden provocar agrietamiento en los frutos y maduración desuniforme y con manchas. Las temperaturas altas afectan el desarrollo y crecimiento de las plantas de tomate (Florido y Álvarez, 2015). La TA afecta significativamente la repartición de asimilados de la planta entre las etapas vegetativa y etapas reproductivas (Adams *et al.*, 2001). En algunas ocasiones el incremento de temperatura puede provocar una maduración temprana de la fruta, reducir su ciclo del cultivo o aumentar el número de frutos dentro de un racimo pero estos crecerán a expensas del crecimiento vegetativo de la planta, por otro lado la temperatura también puede causar un retraso en el crecimiento de la fruta de etapas avanzadas el cultivo e incluso pueden conducir al aborto de flores o frutos en expansión, ya que los racimos en desarrollo y florecientes son demanda más débiles que los racimos fructíferos (Ismal, 2011).

Los efectos de la temperatura sobre un cultivo dependen en gran medida de la especie y el genotipo en cuestión, de su etapa de desarrollo y de otros factores bióticos y abióticos asociados al cultivo como nutrición, enfermedades y manejo del cultivo (Wahid *et al.*, 2007; Bitá y Gerats, 2013). Someter a un cultivo a un periodo de tiempo a un incremento de temperatura por encima de lo óptimo puede provocar algún tiempo de estrés en la planta, el estrés térmico en este sentido se define como la elevación de la temperatura por un período

lo suficientemente prolongado como para causar daños irreversibles en el metabolismo y el desarrollo de las plantas, es un fenómeno complejo que involucra la duración de exposición, la tasa de incremento de temperatura y la intensidad (Porch y Hall, 2013; Bitá y Gerats, 2013).

Si se aumenta la temperatura del aire, incluso en un grado por encima de un nivel umbral (óptimo) de un cultivo, se considera estrés térmico en la planta (Teixeira *et al.*, 2013). En la mayoría de los cultivos subtropicales y tropicales este estrés se produce cuando las temperaturas aumentan por encima de 32 o 35 °C, sin embargo, se considera una temperatura máxima diaria cuando la temperatura transita superior a los 25 °C. (Bitá y Gerats, 2013).

Dentro de los principales daños fisiológicos provocados por este factor en las plantas comprende a alteraciones estructurales en los complejos de proteínas de los cloroplastos que comprende modificaciones fotoquímicas en el flujo de carbono del estroma del cloroplasto y las del sistema de membranas del tilacoide (Wise *et al.*, 2004), reducción en la actividad enzimática, lesiones en la membrana celular, desorganización de los microtúbulos, y citoesqueleto, permeabilidad de la membrana y alteraciones en la diferenciación, elongación y expansión celular, inhibición de la 1,5-bifosfato carboxilasa (Rubisco) y de la Rubisco activasa, repercutiendo directamente en la actividad fotosintética de la planta (Ahmad *et al.*, 2010; Bitá *et al.*, 2011).

Entre los daños en la estructura de la planta se encuentran lesiones fisiológicas, quemadura de hojas, tallos, abscisión y senescencia de hojas y flores, inhibición del crecimiento de brotes y raíces y daños físicos en los frutos que en consecuencia conducen a una reducción del rendimiento de las plantas (Tian *et al.*, 2009). Generalmente la morfología de la planta puede cambiar, temperaturas altas reducen el crecimiento de la planta al afectar la tasa de

asimilación y translocación de fotoasimilados y por lo tanto la acumulación de pesos seco de los órganos (Bita *et al.*, 2011).

Una manera para mitigar los efectos negativos de la temperatura alta, inherente al cambio climático, sobre la producción de cultivos es el uso de los recursos fitogenéticos. México se considera centro de diversidad del tomate, encontrándose numerosas poblaciones nativas en diversas partes del país. La capacidad de las plantas para tolerar los cambios del clima, se debe a la diversidad genética que poseen (FAO, 2015). Los tipos silvestres de tomate representan una importante fuente de variabilidad genética para incluir en los programas de mejoramiento del cultivo. Los tipos silvestres son capaces de producir frutos aun en un ambiente hostil, comprometiendo su desarrollo vegetativo para la producción de frutos de cosecha, estos frutos son de alta calidad nutricional, aunque de baja calidad comercial. Un ejemplo reciente del uso de los tipos silvestres es por la selección divergente de líneas con larga vida postcosecha que, a diferencia de los tomates existentes actualmente en el mercado con larga vida de anaquel, estos manifiestan un color rojo uniforme, intenso y luminoso y un agradable sabor por el equilibrio entre los azúcares y la acidez que tienen sus frutos (Picardi, 2010).

En este estudio se evaluó el efecto de la temperatura alta en las modificaciones de asimilados en la planta y sus diferentes órganos de cuatro variedades de tomate contrastantes: una variedad nativa originaria de Campeche (C40), un híbrido experimental (CH-F1) y una línea experimental (L52) parental del híbrido experimental y una variedad comercial de clima templado denominada Money maker (MM).

2.4. OBJETIVO

Evaluar el efecto de la temperatura alta en las modificaciones de los asimilados de la planta y sus órganos, en cuatro variedades de tomate contrastantes.

2.5. MATERIALES Y MÉTODOS

2.5.1. Ubicación del sitio experimental y condiciones del cultivo

El experimento se llevó a cabo durante el ciclo primavera-verano 2020, en un invernadero convencional, ubicados en Texcoco, México (19° 27' 51'' latitud norte y 98° 54' 15'' longitud oeste, a 2,250 msnm). El invernadero se dividió en dos secciones; TA temperatura máximo promedio de duración del ciclo de (38.6 °C) y temperatura control, TC con temperatura máxima promedio mensual de (35.2 °C).

El acondicionamiento de TA fue una sección de invernadero de 12 x 12 m² con un sistema de calefacción y circulación de aire con el objetivo de incrementar la temperatura de 3 a 4 °C durante todo el ciclo de producción. El ambiente control (TC) fue obtenido mediante un sistema de ventilación a modo de lograr reducir la temperatura dentro del invernadero. La temperatura dentro de los invernaderos se midió y registro con sensores Hobo (Onset Computer Corporation, EE.UU.) durante todo el experimento. Los sensores se programaron para realizar mediciones cada 15 min. Con los datos se obtuvieron promedios diarios que fueron registrados en una gráfica mensual (Figura 2.1., Cuadro 2.1.).

2.5.2. Manejo del cultivo y material genético

Se utilizaron cuatro variedades, la variedad comercial Money maker (MM) de origen europeo, considerada como referencia mundial en estudios de tomate (Ruiz-Nieves *et al.*, 2021), su planta es de crecimiento indeterminado, con frutos tipo bola. Una población nativa

denominada “Campeche 40” (C40) que provino del programa de Mejoramiento Genético del Colegio de Posgraduados, cuya planta es de crecimiento indeterminado, con frutos tipo arriñonados y originaria de Campeche (clima calido- húmedo). Un híbrido experimental denominado CH-F1, con planta de crecimiento indeterminada, sus frutos son tipo saladette con características sobresalientes. También una línea experimental denominada L52 cual es la línea materna del híbrido experimental CH-F1, tiene plantas de crecimiento determinado y sus frutos son redondos tipo bola. Estos últimos materiales se obtuvieron del programa de mejoramiento genético del programa de Horticultura Protegida de la Universidad Autónoma Chapingo (Anexo 2).

La siembra se realizó el 29 de febrero de 2020 en charolas forestales de poliestireno de 60 cavidades, con sustrato usado fue peat-moss (premier, Sphagnum, Canadá) el riego se realizó solo con agua los primeros 15 d, después se realizó con Ultrasol inicial (Micro-Mix, Holanda) disuelto al 1 % hasta el momento de trasplante. El cual se hizo a los 45 d después de siembra (Anexo 3). Las plántulas se trasplantaron en macetas de polietileno de 40 × 50 cm, con un volumen de 25 litros de tezontle y peetmos (70:30 v/v) esterilizado con vapor de agua.

El manejo agronómico del cultivo se realizó de acuerdo a las prácticas comerciales del cultivo establecidas, la densidad de las plantas fue de 3.5 plantas m⁻². La nutrición se realizó con solución nutritiva Steiner (1984) al 100 %, con conductividad eléctrica de 3.5 dSm⁻¹ y pH de 5.5 a 6. Los brotes laterales fueron removidos cada vez que aparecieron a modo de dejar las plantas a un solo tallo principal. Una vez que se presentaron hojas senescentes, éstas fueron removidas, esta práctica se realizó cada 15 d en todas las plantas por igual.

2.5.3. Tratamientos

Para este experimento se consideraron a los dos ambientes contrastantes TA y TC. Un invernadero fue dividido en dos secciones: el compartimento de TA fue acondicionado con un sistema de calefacción y circulación de aire y una sección de temperatura control (TC) únicamente con un sistema de ventilación. La temperatura del aire dentro de cada condición se registró con sensores Hobo (Onset Computer Corporation, EE.UU.) durante todo el experimento. Los sensores se programaron para realizar mediciones cada 15 min. Con los datos se obtuvieron promedios diarios.

Se sembraron 30 plantas de cada genotipo en cada ambiente y se consideró a 1 planta completa como unidad experimental (5 plantas por repetición). Las plantas fueron distribuidas de forma aleatoria dentro del espacio de invernadero junto a otras plantas a modo que se encontraran en competencia completa durante su desarrollo (Anexo 4).

Se realizaron 5 muestreos de materia seca: el primer muestreo ocurrió al momento del trápante (común a mbos tratamientos), el segundo muestreo se realizó a los 66 d después de la siembra (dds), el tercer muestreo a los 81 dds, y el cuarto muestreo a los 96 dds, el quinto muestreo a los 120 dds (días después de la siembra). De estos nuestros destructivos se obtuvieron datos de pesos secos de todos los órganos presentes en este momento; raíz, tallo, hoja, flores y frutos, altura de la planta, área foliar, numero de hojas por planta.

2.5.4. Distribución de materia seca en la planta

Se utilizaron cinco plantas por repetición, para los cinco muestreos destructivos de plantas; se separaron según sus órganos: tallo, hojas, raíces, flores y frutos, posteriormente estos se metieron en bolsas de papel previamente etiquetados y se llevaron a secar en una estufa marca

Thelco (EE.UU.) donde se mantuvieron a 45 °C durante 73 y 96 h según se observará que ya no hubiera humedad en los órganos. Una vez alcanzados los pesos secos constantes, los órganos se pesaron en una balanza marca Oahus (China) con precisión de 0.01 g. Los pesos secos se expresaron en g. obteniendo así graficas de acumulación de materia seca según el tiempo.

2.5.5. Acumulación de biomasa total

Se realizó con la acumulación del peso seco total de todos los órganos de los cinco muestreos en cinco plantas de cada uno de los genotipos y los valores de peso seco se expresaron en g y se realizó una curva por el periodo de tiempo estudiado.

2.5.6. Respuestas morfo-anatómicas de las plantas

Se midió altura de la planta (cm), número de hojas, área foliar total (AFT) expresada en cm^2 , se midió con un integrador foliar (LICOR LI-3100, Nebraska, EE.UU.) y biomasa total BT los datos se usaron en el muestreo de 120 dds con pesos secos de todos los órganos presentes en ese momento de la planta; raíz, tallo, hoja, flor y fruto. Se utilizaron 5 plantas completas por repetición.

2.5.7. Distribución porcentual de biomasa acumulada en la planta

Los valores se obtuvieron mediante la variable; Distribución de biomasa en la planta, a los 120 dds. Los pesos secos de los órganos se convirtieron en porcentaje para obtener una comparación de porcentaje de biomasa acumulada en los órganos en plantas de tomate creciendo en dos condiciones de crecimiento.

2.5.8. Diseño experimental y análisis estadístico

Se utilizó un diseño experimental de parcelas divididas con distribución completamente al azar; las parcelas principales fueron los dos ambientes (TA y TC) y las parcelas secundarias fueron los genotipos (C40, L52, CH-F1, MM). Se utilizó una planta como unidad experimental y cinco plantas por repetición. Para las variables obtenidas de peso secos de los órganos, acumulación de materia seca, variables morfo-anatómicas y distribución porcentual de materia seca se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y la comparación de medias fue mediante la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). Los resultados se analizaron mediante los programas estadísticos InfoStat Ver 2013 y R y su entorno de desarrollo integrado RStudio ver. 3.6.4

2.6.RESULTADOS Y DISCUSIONES

2.6.1. Condiciones experimentales

Las temperaturas promedio nocturnas para los dos invernaderos fue de 15.2 °C. Las temperaturas mínimas diurnas oscilaban en los 19.0 °C. Los contrastes más grandes de temperatura se encontraron en las máximas diurnas con 35.2 ± 4.2 °C para TC y 38.6 ± 4.1 °C para TA con diferencia de 3.4 ± 4.0 °C. La diferencia de temperatura promedio diurna a lo largo del desarrollo del cultivo fue de 2.8 ± 2.6 °C (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Condiciones ambientales de los dos tratamientos de temperatura donde se desarrollaron los cultivos. Los datos indican temperaturas y desviación estándar.

Temperatura °C	TC	TA
Maximas diurna	35.2 ± 3.1	38.6 ± 3.1
Minima diurna	19.1 ± 2.2	19.2 ± 2.0
Promedio diurna	27.0 ± 2.6	29.9 ± 2.5
Promedio nocturna	15.1 ± 2.1	15.3 ± 2.2

La Figura 2.1. muestra el comportamiento de las temperaturas a lo largo del desarrollo del cultivo; temperaturas mínimas, máximas y temperatura promedio de las dos condiciones experimentales TA y TC. El objetivo de las modificaciones estructurales dentro de la sección de invernadero de TA, la calefacción y sistema de ventilación no era alterar bruscamente las condiciones entre los ambientes, si no elevar la temperatura máxima diurna. Mediante estas modificaciones se logró obtener el comportamiento de la temperatura diurna promedio de (7:00 a 19:00 h) dentro del ambiente TA = temperatura alta promedio de 38.7 ± 4.4 °C a comparación de TC = temperatura control de 35.2 ± 4.0 °C durante todo el experimento.

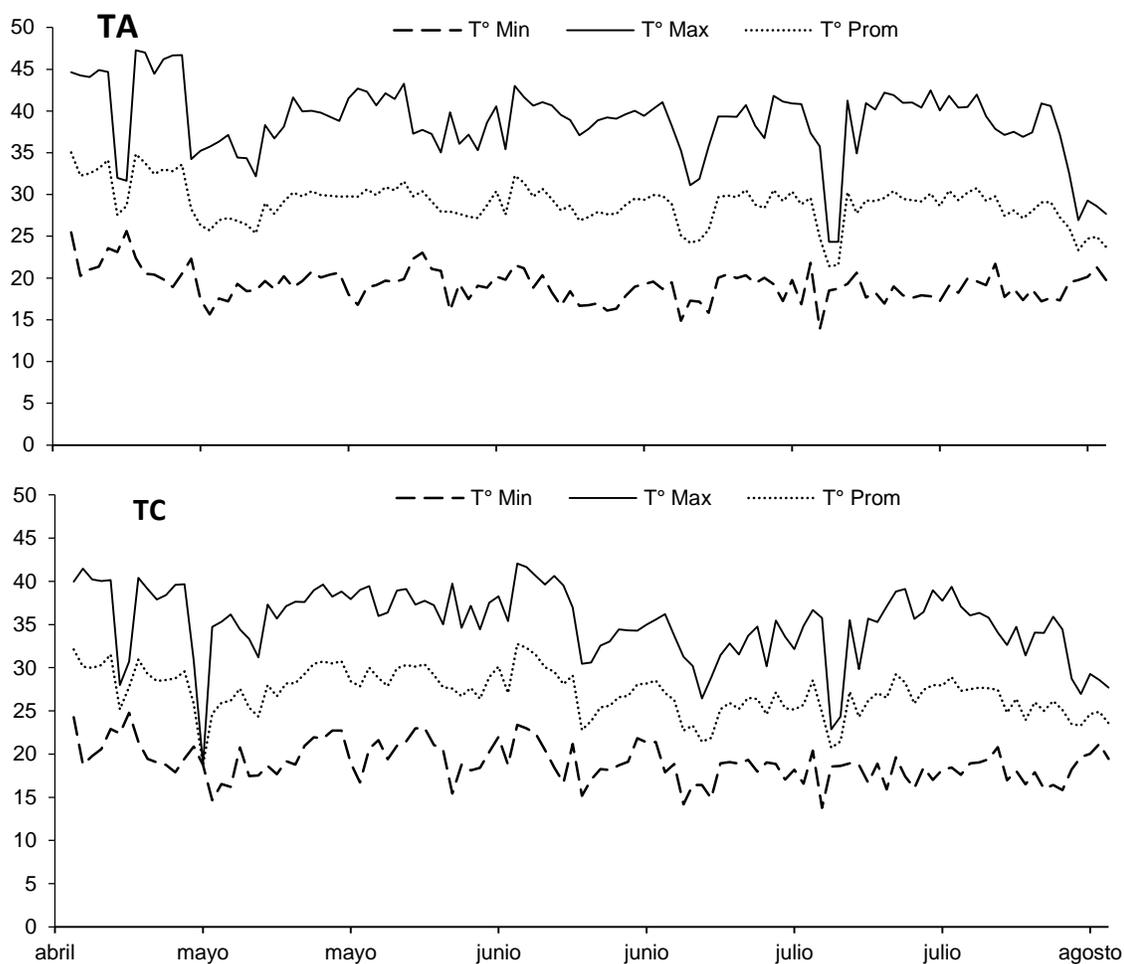


Figura 2.1. Comportamiento de la temperatura diurna promedio de (7:00 a 19:00 h) dentro de los dos ambientes TA= temperatura alta moderada y TC= temperatura control. La temperatura máxima promedio diurna fue de 38.6 ± 4.4 °C para TA y de 35.2 ± 4.0 °C para TC durante todo el experimento.

2.6.2. Distribución de materia seca en la planta

El peso seco de raíz (PSR) fue estadísticamente ($P \leq 0.05$) menor en TA a los 66, 96 y 120 dds en (1 g planta^{-1} , $2.35 \text{ g planta}^{-1}$ y $2.46 \text{ g planta}^{-1}$), respectivamente. Excepto a los 81 dds donde los valores de (PSR) son iguales para los dos ambientes (Figura 2.2. A).

La distribución de materia seca para tallo (PST) se reduce estadísticamente ($P \leq 0.05$) en TA a los 96 y 120 dds ($6.08 \text{ g planta}^{-1}$ y $10.89 \text{ g planta}^{-1}$) respectivamente. Lo mismo sucede para la distribución de peso seco de hoja (PSH), ya que se reduce en ($16.38 \text{ g planta}^{-1}$ y $18.76 \text{ g planta}^{-1}$) a los 96 y 120 dds para plantas producidas en TA (Figura 2.2. B y C). En investigaciones similares se ha encontrado que la exposición de plantas de tomate a TA durante un largo periodo de tiempo puede provocar aborto floral en etapa temprana del desarrollo del cultivo, aborto de la fruta durante cualquier etapa de desarrollo y senescencia temprana de los órganos en la planta (Islam, 2011). Someter a las plantas a un aumento de temperatura puede inferir en su distribución de biomasa a largo plazo cuando la temperatura es constante (Ruggieri *et al.*, 2019).

El peso seco de fruto (PSF) es reducido en TA durante todas las etapas, pero este valor no es significativo estadísticamente, excepto para los 120 dds ($P \leq 0.05$) el PSF se reduce en ($19.50 \text{ g planta}^{-1}$) para TA (Figura 3.2. D). Se ha encontrado que los racimos frutales aparecen más rápido y la producción no se ve afectada durante la etapa temprana de la reproducción, sin embargo, el crecimiento de esos frutos es a expensas del crecimiento vegetativo de la planta lo que al final provoca un retraso en el crecimiento de frutos finales y también se traduce en una disminución en el rendimiento final (Adams *et al.*, 2001) desempeño similar observado en este estudio.

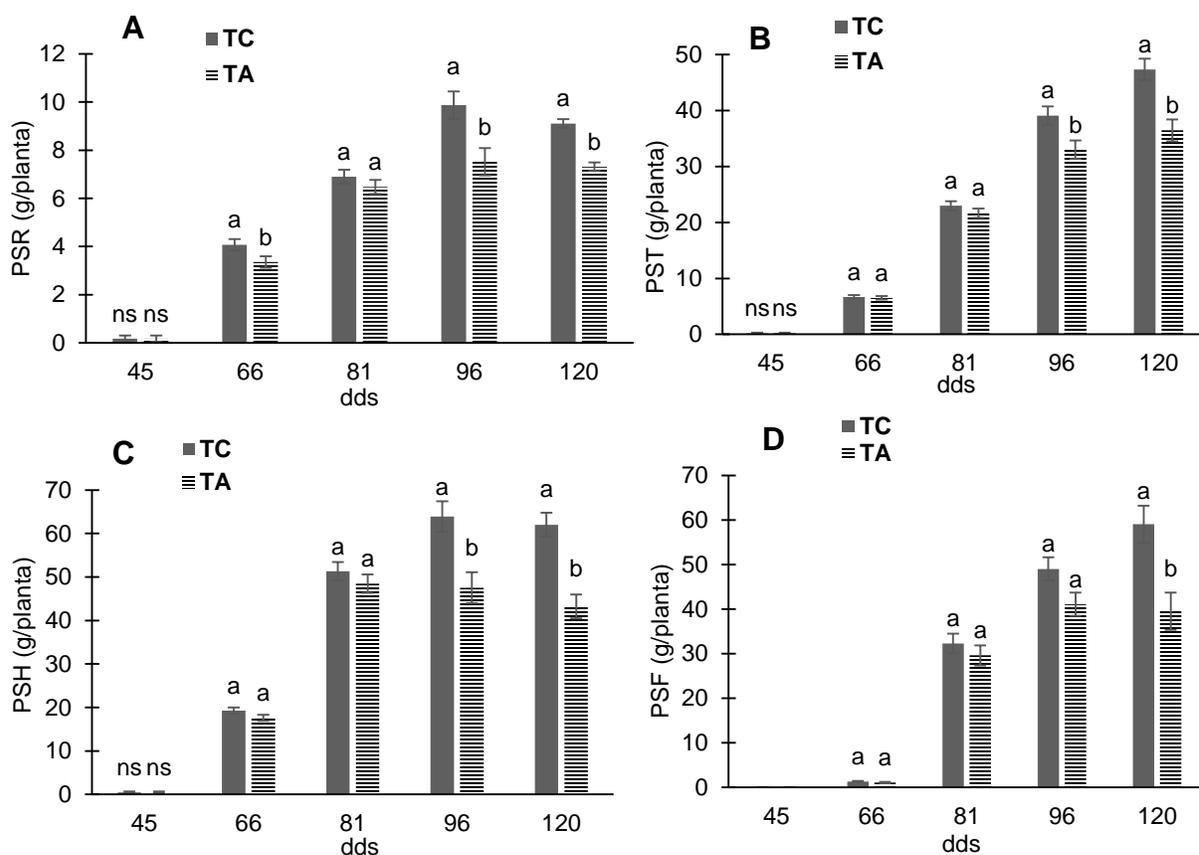


Figura 2.2. Distribución de materia seca en plantas de tomate; A) PSR= peso seco de raíz; B) PST= peso seco de tallo; C) PSH= peso seco de hoja; D) PSF= peso seco de fruto. Valores expresados en g planta⁻¹; dds= días después de la siembra. Medias con diferente letra son estadísticamente diferentes según prueba de Tukey (P < 0.05). Prueba de medias realizado por órganos independiente (n= 5). Barras verticales representan desviación estándar.

2.6.3. Acumulación de biomasa total de los genotipos

Durante las primeras etapas del cultivo de 45 a 81 dds no se observaron cambios drásticos en la acumulación de biomasa total para los cuatro genotipos estudiados (Figura 2.3.). A partir de los 96 dds se obtuvo una disminución en la acumulación de materia seca para las plantas desarrolladas en TA. El (CH-F1) fue la única planta que acumuló arriba de 150 g de materia seca/planta en TA, sin embargo, no alcanzó los valores obtenidos en estas plantas

desarrolladas en TC, CH-F1 y MM superaron los 200 g materia seca g planta⁻¹ a los 120 dds en TC.

El crecimiento de las plantas después de los 120 dds en TC infiere un crecimiento de tipo lineal. Sin embargo, en TA después de los 120 dds se obtiene un crecimiento sigmoide. La primera respuesta de las plantas al impacto del estrés por temperatura alta se traduce en una reducción en la duración de todas las etapas de desarrollo, además de causar reducciones en el tamaño de sus órganos, quemaduras y abscisiones de las hojas, ramas y tallos, senescencia foliar, disminución del crecimiento radical, abortos florales, caída de frutos y finalmente, una disminución en el rendimiento de la planta (Shaheen *et al.*, 2016; Ruggieri *et al.*, 2019).

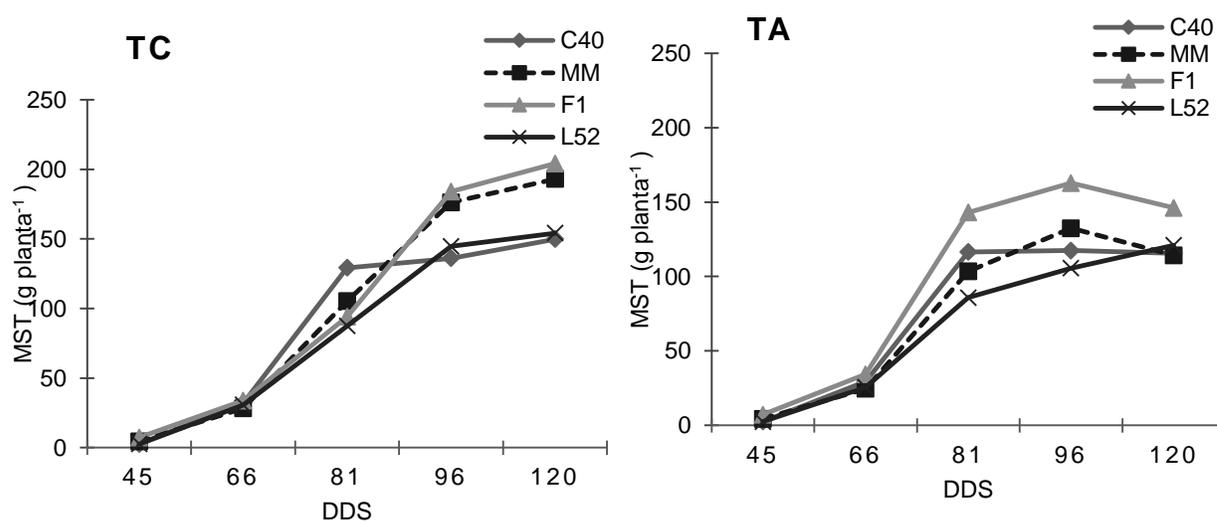


Figura 2.3. Acumulacion de biomasa total en la planta de cuatro variedades de tomate (C40, L52, CH-F1 Y MM), creciendo en dos ambientes de temperatura contrastantes, temperatura alta y temperatura control.

2.6.4. Respuestas morfo-anatómicas de las plantas

Se consideraron variables de altura, número de hojas, área foliar (AFT) y biomasa total (BT) a los 120 dds. Se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) de altura para los genotipos y para la interacción genotipo por tratamiento, pero no para los ambientes. Para número de hojas, AFT y BT se obtuvieron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) al comparar a los genotipos y los ambientes, pero no en su interacción (Cuadro 2.2.).

Cuadro 2.2. Cuadros medios y nivel de significancia estadística en el análisis de varianza de la variable altura, número de hojas, área foliar total y biomasa total a los 120 dds de cuatro variedades de tomate creciendo en dos condiciones de temperatura.

FV	GL	Altura (cm)	No. hojas	AFT (cm²)	BT (g/planta)
GENOTIPO	3	7909.16 **	25.63 *	3334060.8 *	3658.50 *
AMBIENTE	1	819.03 ns	62.50 **	15540.30 **	26076.34 **
GEN × AMB	3	766.56*	6.43 ns	83426.50 ns	1183.99 ns
ERROR	7	209.05	2.56	945388.62	862.87
CV		10.68	15.12	12.23	19.62

FV= Fuente de variación; GL= Grado de libertad; CV= Coeficiente de variación; AFT= Área foliar total; BT= Biomasa total; ** = Altamente significativo con $\alpha \leq 0.01$; * = Significativo con $\alpha \leq 0.05$; ns= No significativo.

El híbrido experimental CH-F1 tiene el valor más alto ($P \leq 0.05$) en altura (182 cm) y la L52 el valor más bajo (79 cm) seguidos de C40 y MM (137 y 143 cm), respectivamente. El ambiente TC y TA no provocan cambios en esta variable. Para número de hojas y área foliar,

la línea experimental L52 obtuvo los valores más bajos (8 hojas, y 7556.98 cm² de AFT), respectivamente. Para estas dos variables el ambiente de TA reduce los valores significativamente ($P \leq 0.05$), en (2.5 hojas planta⁻¹) y en (1246.63 cm²) de AF.

CH-F1 es el genotipo que produce estadísticamente ($P \leq 0.05$) mayor biomasa total (BT) por planta (175.08 g planta⁻¹), seguido de C40 (153.64 g planta⁻¹). TA reduce significativamente la BT en (51.07 g planta⁻¹) (Cuadro 2.3.).

Cuadro 2.3. Respuesta de variables morfo-anatómicas de variedades de tomate creciendo en dos condiciones de temperatura.

FV	Altura (cm)	Hojas/planta	AFT (cm²)	BT (g/planta)
GENOTIPO				
C40	137.00 b	11.50 a	77321.53 ab	132.67 b
MM	143.00 b	10.70 a	77121.39 ab	153.64 ab
CH-F1	181.00 a	11.20 a	8811.53 a	175.08 a
L52	79.00 c	8.00 b	7556.98 b	137.67 b
DMS	17.51	1.89	1178.11	35.59
AMBIENTE				
TC	139.00 a	11.60 a	8576.78 a	175.27 a
TA	130.90 a	9.10 b	7330.15 b	124.20 b
DMS	9.31	1.00	626.29	18.92

Fv= Fuente de variación; AFT= área foliar total; BT= biomasa total de la planta; DMS= diferencias mínimas significativas; Medias con la misma letra dentro de columnas, son estadísticamente iguales según prueba de tukey con α ($P \leq 0.05$).

Para la interacción genotipo por ambiente de altura se observa que la TA modifica positivamente la altura de las plantas de C40 y para CH-F1 se reduce significativamente este valor ($P \leq 0.05$) en 35 cm. “Campeche 40” es una variedad de clima cálido y se observó que

la TA favorece en general la altura de sus plantas. Para MM y L52 el ambiente no influye en su altura (Figura 2.4.).

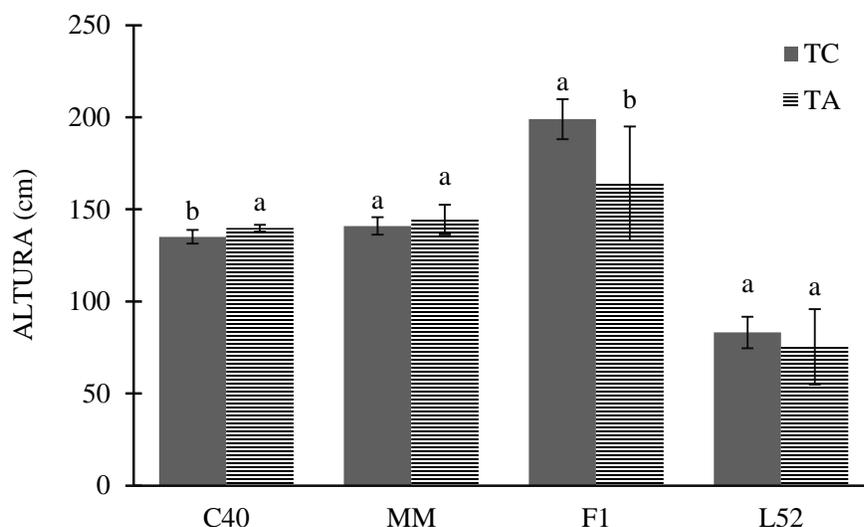


Figura 2.4. Interacción genotipo ambiente de la variable altura de cuatro variedades de tomates creciendo en dos ambientes; temperatura alta y temperatura control, evaluadas a los 120 ddt. Medias con la misma letra son estadísticamente iguales según prueba de Tukey ($P < 0.05$). Las barras verticales representan desviación estándar.

2.6.5. Distribución porcentual de biomasa acumulada en la planta de tomate

La distribución de biomasa porcentual a los 120 dds se modifica cuando las plantas de tomate se desarrollan en dos ambientes contrastantes. El ambiente de TC acumula mayor porcentaje de biomasa para frutos en 2.66 % y para hoja en 0.55 % sin embargo, TA acumula mayor porcentaje de biomasa para tallo 2.4 % y flores en 0.03 % y para raíces 0.07 % (Figura 2.5.).

Varios estudios concuerdan que un mínimo incremento de temperatura puede alterar el sistema reproductivo de las plantas, provocando así una reducción significativa en el rendimiento de los cultivos (Ruggieri *et al.*, 2019).

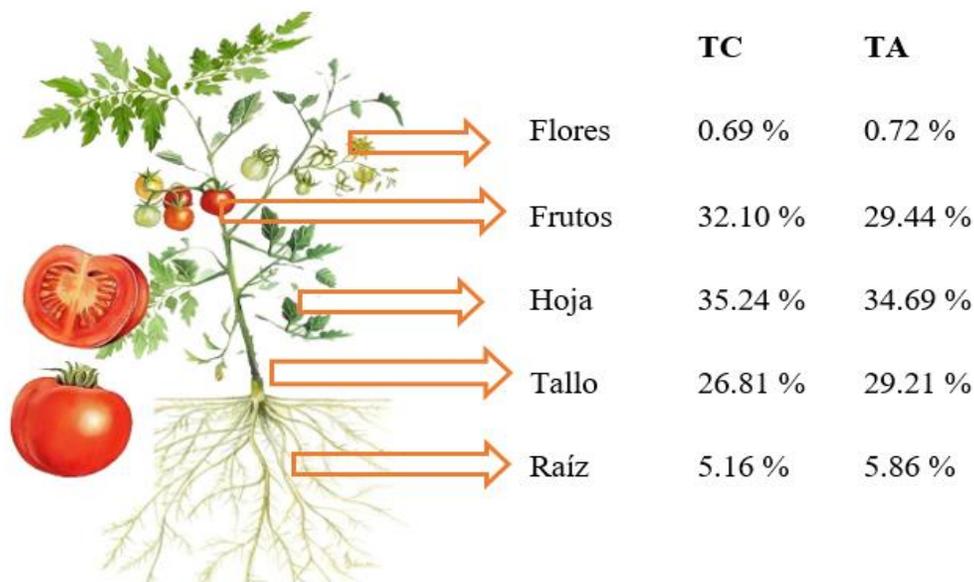


Figura 2.5. Distribución porcentual de biomasa acumulada en la planta de cuatro variedades de tomate creciendo en dos ambientes; temperatura alta y temperatura control.

2.7.CONCLUSIONES

El tratamiento de temperatura alta (TA, con temperatura maxima promedio mensual TMP de 38.2 °C) produjo modificaciones significativas en la distribución de la materia seca de las plantas de tomate, respecto al tratamiento control (con TMP 35.6 °C). Los valores más bajos de hojas, área foliar y biomasa total se encontraron en plantas desarrolladas en el tratamiento de TA. La acumulación de materia seca en la planta se ve más afectada a partir de los 96 dds y a los 120 dds, para raíz, tallo y hoja. El rendimiento de frutos disminuyó en TA a los 120

dds. Los genotipos C40 y MM no fueron afectados en la distribución de biomasa cuando se producen en TA. Para CH-F1 y L52 la acumulación de biomasa total se ve reducida en 18 % y 9.4 %, respectivamente cuando las plantas son producidas en TA.

CAPÍTULO III. INCREASING TEMPERATURE AFFECTS TOMATO FRUIT QUALITY AT HARVEST DEPENDING ON FRUIT DEVELOPMENTAL STAGE AND GENOTYPES

3.1.ABSTRACT

The effect of increased temperature during day time on tomato fruit characteristics at harvest was studied on three tomato genotypes, “Money Maker” (MM, a commercial cultivar), “Campeche 40” (C40, a landrace from warm humid region) and a hybrid Chapingo CH-F1 (CH-F1, issued from the crossing between landraces tolerant to high temperature). Five different temperature treatments were applied: the control and the increased temperature (up to 3.4°C during the day) at 4 different developmental stages (from anthesis, 15, 30 or 45 days after anthesis till ripening). The study showed strong genotype discrepancies and genotype-temperature interactions revealing different sensitivities to increased temperature. The temperature treatments had significant minor effects on the physical characteristics of the red ripe fruits (color, titratable acidity, firmness, fruit size and weight) and significantly reduced fruit development duration of MM and C40 fruit but not CH-F1. Increased temperature had genotype and time dependent effects on sugars and acids accumulation (except on Chapingo CH-F1 hybrid). The strongest effects occurred with increased temperature from 15 DAA till ripening, which corresponds to the phase of rapid sugar accumulation and rapid fruit growth. The accumulation of minor compounds, carotenoids, phenolic compounds, vitamin C and minerals was also significantly affected with high genotype-treatment interactions. Rutin content mostly increased under high temperature in MM which could be an indicator of the thermal sensitivity of this genotype. These different responses between genotype to increased temperature confirm the potential interest to investigate tomato responses to high temperature

in order to find landraces which are less sensitive to increased temperature and could be used in breeding program to maintain tomato fruit yield and quality in the future.

Key words: genotype, tomato, quality, increased temperature.

**EL AUMENTO DE LA TEMPERATURA AFECTA LA CALIDAD DE LA FRUTA
DE TOMATE EN LA COSECHA DEPENDIENDO DE LA ETAPA DE
DESARROLLO DE LA FRUTA Y DE LOS GENOTIPOS**

3.2.RESUMEN

Se estudió el efecto del aumento de la temperatura durante el día, sobre las características de frutos de tomate en la cosecha. El estudio se realizó en tres genotipos de tomate, “Money Maker” (MM, un cultivar comercial), “Campeche 40” (C40, una variedad local de una región cálida y húmeda) y un híbrido experimental de Chapingo (“CH-F1”, resultado del cruce entre variedades locales tolerantes a altas temperaturas). Se aplicaron cinco tratamientos de aumento de temperatura y una temperatura control obteniendo aumento de (hasta 3,4°C durante el día) la TA se aplicó en 4 etapas de desarrollo diferentes de los frutos (desde la antesis, 15, 30 y 45 días después de la antesis hasta la maduración). El estudio mostró fuertes discrepancias entre genotipos e interacciones genotipo-temperatura que revelaron diferentes sensibilidades al aumento de la temperatura. Los tratamientos de temperatura alta (TA) tuvieron efectos menores significativos en las características físicas de los frutos cosechados en estado rojos maduros (color, acidez titulable, firmeza, tamaño y peso del fruto) y redujeron significativamente la duración del desarrollo de frutos de MM y C40 pero no para CH-F1. El aumento de la temperatura tuvo efectos dependientes del genotipo y del tiempo sobre la acumulación de azúcares y ácidos (excepto en el híbrido experimental “CH-F1”). Los efectos más fuertes ocurrieron con el aumento de la temperatura desde los 15 DDA hasta la maduración, que corresponde a la fase de rápida acumulación de azúcar y rápido crecimiento del fruto. La acumulación de compuestos menores, carotenoides, compuestos fenólicos, vitamina C y minerales también se vio significativamente afectada con interacciones genotipo-aplicación de temperatura. El contenido de rutina aumentó principalmente a a

temperaturas altas para MM, lo que podría ser un indicador de la sensibilidad térmica de este genotipo. Estas respuestas diferentes entre genotipos al aumento de la temperatura confirman el interés potencial de investigar las respuestas del tomate a las altas temperaturas para encontrar variedades locales que sean menos sensibles al aumento de la temperatura y que puedan ser usados en programas de mejoramiento genético en busca de rendimiento y calidad de frutos.

Palabras clave: Genotipos, tomate, calidad, incremento de temperatura

3.3.INTRODUCTION

Facing the increase in global temperature represents a challenge for agricultural production, in order to limit the effects on the crops yield and quality (Xu *et al.*, 2017). The latest IPCC report (2018) warns of an increase in global temperature of 1.5°C in a few years, which would have huge consequences on plant abiotic and biotic environment due to changes in temperature and rainfall regimes, and consequently on plant development, production and quality yield.

In species susceptible to high temperatures, such as tomato, this factor can affect different physiological processes modifying its growth and development but also its biochemical characteristics. Temperature is a defining factor on the crop growth and the different phenological phases of development of the cultivated plants (Hatfield and Prueger, 2015). The plant growth thermal optimum reflects biochemical, genetic (adaptation), and environmental (acclimation) components (Taiz *et al.*, 2018). In the case of tomatoes, the optimal growth temperature is considered to be 25°C in the day and 15°C in the night (Bugbee and White, 1984). With the observed climate change, it is considered that the optimal thermal threshold of plant growth will be exceeded, especially in tropical regions (Pio *et al.*, 2018). Multiple processes will be affected, impairing fruit yield as seed germination, plant growth and development, its morphology, physiology and biochemistry, will be drastically affected by high temperature. One of the limiting processes to grow tomato under temperature exceeding 35°C is the pollen production and viability (Pham *et al.*, 2020). Consequently, if fruit set is inhibited despite few parthenocarpic fruit development, tomato fruit production (fruit growth and fruit quality) may be drastically affected in the future.

The fruit quality of tomato, one of the most important and widely grown and consumed vegetables in the world, is increasingly questioned throughout the production chain from producers to consumers (Chen *et al.*, 2020). One of the objectives of breeding is now to improve tomato fruit quality to obtain tastier tomato with high sugar content and high sugar acid ratio (Osvald *et al.*, 2001; Heeb *et al.*, 2005). In addition, tomato diet is also highly recommended due to its low fat, high fibers and nutrient content. Tomato fruit is a source of vitamin C and carotenoids, mostly β -carotene, and lycopene (the pigment responsible for tomato characteristic red color). These are antioxidants that reduce the risk of several human diseases (Mein *et al.*, 2008) or plays a role in the protection of vision (SoMMerburg *et al.*, 1998), or against the progression of atherosclerosis (Riso *et al.*, 2006). Hernández *et al.* (2015) reported that vitamin C, phytoene, phytofluene, lycopene, γ -carotene, and violaxantin concentrations were significantly lower when a temperature of 32 °C was imposed during tomato fruit ripening compared to the levels observed in the control treatment. However, no effect or increased concentrations were observed when the temperature was increased during earlier fruit developmental stages, indicating that there may exist specific metabolic steps sensitive to temperature or that the plant may adapt its metabolism to high temperature. In addition, the activity of primary metabolic enzymes is also temperature dependent and, therefore, the accumulation and degradation of sugars and acids are likely to change with increasing temperature (Moretti *et al.*, 2010). This may change tomato composition at maturity, the sugar/acid ratio and therefore the taste of the fruit.

According to FAO (2015), one way to mitigate the negative effects of high temperatures, inherent in climate change, on crop production and quality is the use of plant genetic resources, as the ability of plants to tolerate climate changes is given by their genetic

diversity. As, Mexico is considered the center of origin and domestication of the tomato, it has a great diversity in this species (Delgado-Vargas *et al.*, 2018), among which there could be genetic resources more adapted to increased temperature.

To increase our knowledge of the possible deleterious effects of heat stress on tomato quality, we applied an increase in temperature (+2.9°C) during the fruit development in order to relate changes in fruit quality to the stage of fruit development in three tomato varieties (two of which are native to Mexico), to determine which were common or genetic specific responses to heat stress.

3.4. OBJETIVE

Evaluate the effect of temperature increase at different stages of development of tomato fruit of three contrasting varieties on physical quality attributes, flavor components, and nutritional components.

3.5. MATERIALS AND METHODS

3.5.1. Plant material and location

In February 2020, seeds of three tomato genotypes (*Solanum lycopersicum* L.) were sown:

- “Money maker” (MM) taken as a tomato reference genotype (Ruiz-Nieves *et al.*, 2021),
- “Campeche 40” (C-40, a landrace of warm-humid region) considered for its good flavor characteristics, rapid propagation and adaptation of the cultivar to hostile environments and high temperature tolerance (Delgado-Vargas *et al.*, 2018),
- and Chapingo F1 (CH-F1, hybrid experimental) made up of its parental (L52 X L47) landraces with known tolerance to high temperatures and tolerance characteristics to common tomato diseases (Anexus 2).

The sowing was carried out in 200-cavity polystyrene trays containing a substrate of peat moss-based Sunshine Mix #3 (USA) for 40 d, inside a greenhouse located in Texcoco, Mexico (19° 27' 51'' N and 98° 54' 15'' W, at 2250 masl).

3.5.2. Crop management and experimental conditions

The seedlings were then transplanted into 25-L black polyethylene bags containing pozolana. Tomato plants were managed according to conventional commercial practices. Plant density was 3.5 plants m⁻². Steiner's (1984) solution with an electrical conductivity of 3.5 dSm⁻¹ and a pH of 5.5 to 6.0 was used for nutrition. Floral clusters were thinned to obtain only six fruits in each cluster. The flowers of the fourth cluster of each plant were tagged at anthesis (Anexus 5).

Two tunnel-type greenhouses with overhead ventilation and polyethylene cover were used, one equipped with fans to generate the temperature control condition (CT) and the other with an electric heating system to generate the higher temperature condition (HT) and thus obtain a difference in daytime (7:00 to 19:00 h) temperature (Figure 3.1.). Air temperature was recorded every 10 min inside the greenhouses with Hobo® sensors (Onset Computer Corporation, USA).

3.5.3. Temperature treatments

The increased temperature treatments were applied during the growth of the 4th cluster, at different stages of development, expressed as days after anthesis (DAA) of the secondflower of the 4th truss. Five different treatments were considered:

- T1: 10 plants with the 4^h floral cluster at anthesis were transferred from the control growing condition (CT) to the greenhouse (HT) at higher temperature.
- T2: 10 plants with the 4th floral cluster at 15 DAA were transferred from CT to HT,
- T3: 10 plants with the 4th floral cluster at 30 DAA were transferred from CT to HT,

- T4: 10 plants with the 4th floral cluster at 45 DAA were transferred from CT to HT,
- CT, control treatment: plants that remained growing in the CT.

The HT plants were randomly distributed and settled alongside other plants growing there to always maintain the same plant density.

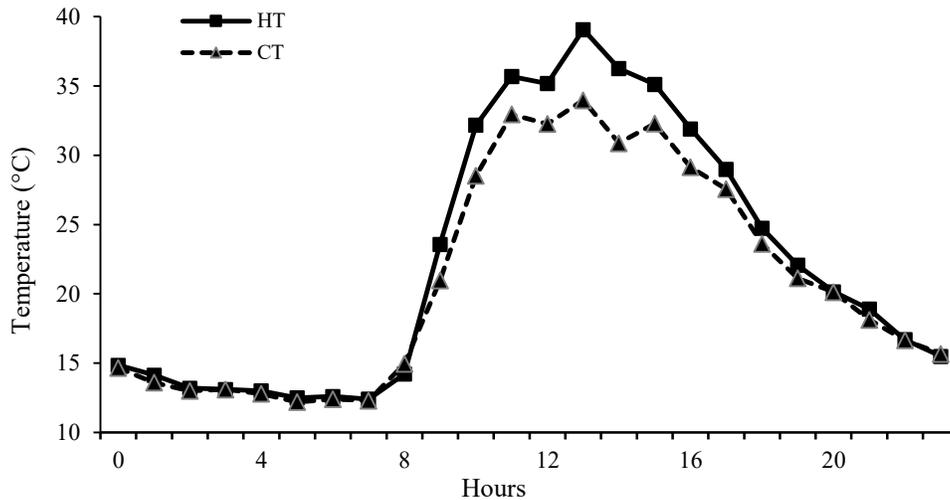


Figure 3.1. A typical daily evolution of temperature (recorded on May 12, 2020) within the two greenhouse compartments depending on the two treatments applied: control treatment (CT); higher temperature (HT).

There was no change in night temperature between the CT and HT treatments (table 3.1.). During the experiment, the average night temperature remained within the optimal values indicated by Bugbee *et al* (1984). In contrast, the average diurnal temperature of the HT treatment was 2.9 °C higher than CT, and the maximal temperature of HT was 3.4 °C higher than those of the CT. The average maximal value of the CT was 35.2°C which is the limit above which pollen viability can be affected.

Table 3.1. Air temperature recorded during fruit development according to the treatments (conditions). Data are average value \pm standard deviation.

Temperature °C	CT	HT
Maximal	35.2 \pm 3.1	38.6 \pm 3.1
Minimal	19.1 \pm 2.2	19.2 \pm 2.0
Average diurnal	27.0 \pm 2.6	29.9 \pm 2.5
Average nocturnal	15.1 \pm 2.1	15.3 \pm 2.2

3.5.4. Fruit traits

From the 5th of June till the 16th of June, fruits of the 4th truss of plants grown on the control treatment were harvested at three ripening stages (green turning pink, pink and red mature) (Anexus 6) in order to characterize the change in fruit composition during ripening and differences between genotypes. During the same period, fruits of the 4th truss of the plants transferred from CT to HT reached the red ripe stage and were harvested in order to analyze the effect of temperature on fruit traits at maturity.

The physical characteristics of the fruits were measured individually on 5 fruits per treatments. Fruit size was determined by measuring the polar and equatorial diameter of the fruits with a Truper® vernier, values were expressed in MM. Fruit weight was measured on a digital scale (Esnova SE-2000, Mexico City), values expressed in g.

The fruit external color was measured with a colorimeter (3nh, NR20XE, Shenzhen, China) (USDA, 2005), which recorded the luminosity values (L^*) and the parameters a and b used to calculate chromaticity (C^*) and hue (h°). In the present study the L , A , B , indexes, $^\circ Hue$

angle and *Cr tonus were used to express colors in numerical terms (López and Gómez, 2004).

The fruit firmness was determined with a texturometer (Force Five™ FDV-30, Wagner Instruments, Greenwich, Connecticut, USA) with a 7 MM diameter punch, whose force to penetrate the fruit was expressed in newtons (N). Two opposite slices of a fruit were sampled and weighted then dried at 70 °C for 72 h in a conventional oven (3480, Thelco, USA) in order to estimate the dry matter weight. The dry matter content was then calculated as the ratio between dry and fresh weight.

The content of total soluble solids (TSS) was measured on one slice of pericarp with a refractometer (Atago®, Palette PR-32, Tokyo, Japan), the readings were expressed in °Brix. Titratable acidity (TA) was determined in 5 g of fruit juice placed into an Erlenmeyer flask with three drops of phenolphthalein, titrated with 0.1 N NaOH. The TA, expressed as meq of citric acid per g of tomato juice, was obtained with the following formula:

$$TA = [V \text{ NaOH} \times N \text{ NaOH}] / 5$$

where: V is the volume (ml) and N the normality of NaOH.

3.5.5. Biochemical analyses

Harvested fruits of each treatment were dissected, the jelly was removed, the placenta and seeds were extracted, the pericarp sample was homogenized and frozen in liquid nitrogen (N₂), and immediately stored in a freezer (Cryonext) at -80 °C. The samples were then frozen, ground in liquid nitrogen and freeze-dried for subsequent biochemical analysis.

An aliquot of 10 mg of ground freeze-dried tomato powder was used to determine soluble sugars, starch, and organic acids, following the methodology described by Gomez *et al.* (2002, 2007), with extraction and separation from a methanol-chloroform-water solution. The soluble sugars and organic assays were estimated using HPLC. Starch was hydrolyzed into glucose molecules, and the determination of NADH formed during the reaction was measured with a micro-plate reader (Multiskan Ascent V1.24) at 340nm, which corresponds to NADH absorption.

The ascorbic acid (AsA) assay is based on the reduction of ferric ions to ferrous ions and the measurement of absorbance of dipyriddy-Fe²⁺ complex at 550 nm, following the method reported by Stevens *et al.* (2006), with an additional measurement to subtract other reducing compounds. Three aliquots were assessed per sample to determine the reduced ascorbate and the total ascorbate, after the addition of DTT (DL-Dithiothreitol) to reduce the oxidized form of vitamin C, or after the addition of ascorbate oxidase to estimate other reducing compounds that could bias the assay.

The carotenoid extraction was performed according to Sérino *et al.* (2009). The assay was performed using HPLC with a DAD UV-vis detector (Thermo FinniganSurveyor PDA Detector Plus), with four working wavelengths, 474 nm for lycopene, 454 nm for β -carotene, 286 nm for phytoene, and 448 nm for lutein.

The polyphenols extraction was performed on cold-dried fruit powder after extraction in a mix solution of methanol/water (70:30 v/v, as previously described in Ruiz-Nieves *et al.*, 2021). The assay was performed using HPLC with a DAD UV-vis detector (Thermo FinniganSurveyor PDA Detector Plus). The spectral data for all the peaks were accumulated in the range 200–800 nm and the chromatograms were recorded at 330 and 356 nm, with specific retention time for rutin, naringenin chalcone and chlorogenic acid.

The minerals were determined by an X-ray spectrometer (Bruker S1 Titan portable XRF spectrometer) from the freeze-dried powder. The sample was bombarded with photons emitted from an X-ray tube. The atoms of the material thus ionised were in an unstable state. As the atoms move towards a more stable state, they release energy in the form of a characteristic photon for each atom. These photons can be detected by a counter that will identify the atom according to its energy.

3.5.6. Statistical analyses

Statistical differences among assayed variables were determined by analyses of variance, considering the experiment as a complete randomized design, and the development stage, the genotypes, and their interactions as explanatory factors. The comparison between means was carried out using Tukey's test ($\alpha = 0.05$ unless specified). The statistical analyses were performed with XLSTAT (Addinsoft Inc. Long Island City, USA).

3.6.RESULTS

3.6.1. Diversity of tomato fruit physical quality traits linked to genotypes and ripening stage

The three genotypes tested in this experiment produced fruits with significantly different quality traits at maturity (Table 3.2.). From a visual point of view, the tomato fruits of CH-F1 have the largest size and weight, followed by the MM fruits, and the smallest fruits were obtained from C40. The fruit equatorial diameters were similar among the genotypes, so that differences in fruit size were due to differences in fruit polar diameter. The lower fruit size of C40 also corresponds to the lower duration to reach the red ripe stage (51.2 DDA), compared to MM (60.3 DAA) or CH-F1 (70.7 DAA); so that the tomato fruit size was positively related to the fruit growth duration (Table 3.3.).

During ripening, the fruit has already stopped growing as there was no change in fruit polar or equatorial diameter or fruit fresh weight (Table 3.2.). In contrast, during ripening, the Brix level significantly increased in C40 fruits (Table 3.2.), the same tendency was observed in MM fruits, whereas it did not change in CH-F1 fruits.

Fruit firmness was similar between C40 and MM but CH-F1 fruits were firmer. Whatever the genotype, fruit firmness decreases during ripening, mostly between green to pink developmental stage (Table 3.2.).

Fruit luminosity also decreased from green to pink stage and especially for C40 fruits. The parameter “A” describing fruit color increased, while the parameter “B” decreased, indicating change from green to red and from blue to yellow, respectively. Consequently, the hue value ($^{\circ}$ Hue) decreased from the green to the pink stage, whereas the chroma value did not change. At maturity, CH-F1 fruits had lower brix level (4.78), compared to C40 fruit (6.46), whereas MM fruits were in between (5.42). It is interesting to note that brix level was not a good indicator of the fruit dry matter content (DM). Indeed, FI fruits had the highest DM content (8.01%), compared to C40 and MM (6.54 and 6.64% respectively, Table 2, $P < 0.001$). For red mature (RM) fruits, the higher Brix level in C40 and MM compared to CH-F1 fruits (6.46, 5.42 compared to 4.78) was related to higher titratable acidity (11.09, 10.65 and 7.27 respectively).

Table 3.2. Physical characterization of tomato fruits of genotypes C40, MM and CH-F1 during ripening.

	Maturity Stage	PD (MM)	ED (MM)	FW (g)	DM (%)	F (N)	TSS °BRIX	TA meq H+	L	C O L O R			CR*	°HUE
										A	B			
MS	2	0.58	0.78	0.60	0.80	<0.0001	0.002	0.0009	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.98	<0.0001	
G	2	<0.0001	0.76	<0.0001	0.0007	0.016	0.16	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0001	0.02	0.15	
MS *G	4	0.36	0.93	0.96	0.91	0.08	0.003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0051	0.22	<0.0001	
G x MS														
C40	GREEN	36.8	63.98	85.68	7.15	2.2	3.94 c	10.65 ab	88.25 a	-19.11 e	42.71 ab	47.09	104.08 a	
	PINK	38.25	62.29	89.52	7.15	0.59	5.56 ab	12.86 a	60.73 bc	27.85 b	23.26 ef	40.01	38.97 c	
	RM	39.67	63.75	103.16	6.54	0.38	6.46 a	11.09 ab	54.52 bc	35.82 ab	18.06 f	40.54	26.49 c	
MM	GREEN	56.45	63.19	129.18	6.63	2.52	4.84 bc	11.35 ab	64.38 b	0.09 d	43.79 a	49.45	90.37 a	
	PINK	50.99	60.49	115.74	6.65	0.59	4.74 bc	7.38 c	54.5 bc	40.3 a	29.56 de	49.99	36.31 c	
	RM	44.78	61.55	123.72	6.64	0.28	5.42 ab	10.65 ab	56.66 bc	37.04 ab	31.23 de	48.52	40.24 c	
CH-F1	GREEN	77.1	61.88	180.6	8.01	2.33	4.86 bc	9.48 bc	60.04 bc	15.47 c	41.28 ab	44.71	68.29 b	
	PINK	73.74	62.9	167.88	8.00	0.92	4.80 bc	5.14 d	54.63 bc	40.83 a	31.77 cde	51.79	38.00 c	
	RM	76.77	66.02	188.54	8.01	0.87	4.78 bc	7.27 c	51.47 c	36.96 ab	33.14 bc	51.42	44.05 c	
DMS		17.5	15.45	78.67	1.94	0.61	1.49	2.83	10.96	9.65	9.59	15.02	19.81	
G														
C40	RM	38.25 c	63.34	92.79 b	6.95 b	1.05 b	5.32	11.53 a	67.83 a	14.85 c	28.01 b	42.58	56.51	
MM	RM	50.74 b	61.74	122.88 b	6.64 b	1.13 ab	5.01	9.8 b	58.51 b	25.81 b	34.86 a	49.32	55.64	
CH-F1	RM	75.87 a	63.60	179.01 a	8.01 a	1.37 a	4.81	7.3 c	55.38 b	31.09 a	35.4 a	49.31	50.11	
DMS		7.49	6.13	33.67	0.83	0.26	0.64	1.21	4.64	4.13	4.1	6.43	8.47	

PD= polar diameter; ED= equatorial diameter; FW= fruit weight; DM= dry matter content; F= firmness; TSS= Content of total soluble solids; TA=titratable acidity; (L)= brightness; A= color intensity from green to red color; B= color intensity from blue to yellow; Cr*= Tonus Chroma; °Hue= Angle Hue; MS= maturity stage; G= genotype; MS * G= interaction between maturity stage and genotype; DMS= minimal significant differences; Different letters in the same column indicate significant differences between means according to Tukey's test (p = 0.05). Significant statistics are indicated in bold. Values are means of at least 5 measurements.

3.6.2. What are the effects of increased temperature on fruit physical traits

Increasing temperature differently affects the duration of fruit development depending on genotypes ($P < 0.0001$, table 3.3.). It had no effect on CH-F1 fruits, whatever the time of temperature increase the fruit developmental duration remains similar (between 68.5 and 71 DAA to reach the red ripe (RR) stage. In contrast, in MM increasing temperature increased the time to reach the RR stage from 60.3DAA for the control to 63.6 DAA for T1 fruits or 64.4 DAA for T2 fruits). C40 fruits showed an opposite response to temperature: increasing temperature from anthesis or from 30 DAA (T3 or T4) reduce the time to reach RR stage from 51.2DAA for the control to 43.4, 40.4 and 40.6 for T1, T3 or T4 fruits, respectively.

The variation in fruit physical traits were less affected by the increased temperature treatments than by the genotype (table 3). There was only a slight difference for T1 luminance and T3 Hue value of CH-F1 fruits, and a slight difference in firmness between T3 and T4 fruits in CH-F1. This indicates that the visual criteria used to assess fruit red ripe stage was correct as fruit color and firmness at maturity were similar between the different temperature treatments.

Increasing temperature during fruit development had similar effect on the three genotypes on the fruit fresh weight, the polar growth or fruit brix content (there was no significant interaction between genotype and temperature treatment). When the increased temperature occurred from 30DAA until RR stage (T3), it decreased fruit fresh weight, this general tendency was significant when considering the data on the three genotypes, and this was mostly due to reduced fruit polar growth. Similarly, increased temperature from anthesis (or later on) reduced brix value in the three genotypes. In contrast, there were significant interactions between genotype and treatment on fruit firmness and titratable acidity which means that the effects of increased temperature were

dependent on the genotype. Titratable acidity was reduced in CH-F1 fruit when temperature was increased at anthesis (T1) or during the later stage of fruit ripening (T4). In MM, the treatment with increased temperature from 30DAA till ripening was the only one that significantly reduces fruit titratable acidity, whereas, MM titratable acidity was not significantly modified compared to the control (though it was different between T3 and T4). It is interesting to note that the dry matter content was not significantly modified by the HT treatments.

Table 3.3. Effect of the period of the temperature increase on fruit physical characteristics of C40, MM and CH-F1 tomato genotypes.

G	TT	Days to harvest	PD (MM)	ED (MM)	FW (g)	DM (%)	F (N)	TSS °BRIX	TA %	C O L O R				
										L	A	B	CR*	°HUE
C40	CT	51.21 d	39.69	63.75	103.16	6.96	0.38 ef	6.46	11.09 ab	54.52 ab	35.82	18.06	40.54	26.49 d
	T1	43.36 e	38.45	67.08	100.36	6.77	0.20 f	5.86	10.76 ab	54.12 ab	34.23	17.97	37.95	26.97 d
	T2	52.43 d	37.14	69.3	107.00	6.34	0.27 ef	4.74	10.76 ab	54.11 ab	35.29	18.15	39.71	27.2 d
	T3	40.36 e	36.18	63.52	80.44	7.22	0.25 f	5.88	9.44 bcd	54.42 ab	34.55	17.52	38.79	27.10 d
	T4	40.61 e	35.69	61.25	86.9	7.15	0.42 def	6.24	12.38 a	55.44 ab	37.51	18.7	41.48	26.81 d
MM	CT	60.29 c	54.78	61.55	123.72	6.64	0.53 cdef	5.42	10.65 ab	56.66 a	37.04	31.23	48.52	40.24 abc
	T1	63.57 b	56.61	61.3	130.38	6.64	0.58 bcde	5.04	9.99 ab	54.66 ab	37.22	30.05	47.88	39.02 abc
	T2	64.36 b	50.72	59.92	106.42	6.64	0.33 ef	4.18	6.72 ef	54.73 ab	38.22	31.14	49.34	39.32 abc
	T3	60.50 c	49.25	53.67	82.48	6.75	0.57 cdef	5.52	9.15 bcd	55.13 ab	40.29	30.46	50.53	37.00 bc
	T4	58.14 c	55.97	62.27	126.66	6.65	0.50 def	5.12	8.49 bcd	56.68 a	38.41	31.85	50.02	39.64 abc
CH-F1	CT	70.71 a	76.77	66.02	188.54	8.01	0.93 ab	4.78	7.27 cde	51.47 ab	36.96	33.14	51.42	44.05 a
	T1	68.57 a	79.21	65.14	198.76	8.29	0.88 ab	4.76	4.59 f	48.84 b	40.12	35.45	51.55	41.54 abc
	T2	70.86 a	76.56	60.94	152.22	8.01	0.87 abcd	4.58	6.06 ef	56.44 a	37.72	34.2	50.99	42.55 abc
	T3	71.29 a	68.02	58.93	152.52	8.01	0.68 bcd	5.8	6.06 ef	56.6 a	41.16	33.07	52.86	34.97 cd
	T4	68.57 a	82.36	69.67	202.62	7.99	1.13 a	4.46	5.8 f	57.18 a	38.21	36.72	51.19	44.07 a
DMS		3.02	10.93	13.31	80.35	1.91	0.36	1.94	2.91	6.84	8.05	6.62	9.52	6.67
C40		45.59 c	37.43 c	64.98 a	95.57 b	6.89 b	0.31 c	5.84 a	10.89 a	54.52	35.48 b	18.08 c	39.7 b	26.92 c
MM		61.37 b	53.47 b	64.14 a	113.93 b	6.66 b	0.50 b	5.06 b	9.00 b	55.57	38.24 a	30.95 b	49.26 a	39.04 b
CH-F1		70.00 a	76.59 a	59.74 b	178.93 a	8.06 a	0.90 a	4.88 b	5.96 c	54.11	38.83 a	34.52 a	51.6 a	41.44 a
DMS		0.94	3.32	4.04	24.42	0.58	0.11	0.59	0.88	2.08	2.49	2.01	2.89	2.03
T	4	<0.0001	0.0009	0.054	0.0285	0.86	0.0075	0.0035	0.0038	0.014	0.54	0.41	0.81	0.0037
G	2	<0.0001	<0.0001	0.006	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0005	<0.0001	0.23	0.0037	<0.0001	<0.0001	<0.0001
T*G	8	<0.0001	0.12	0.14	0.65	0.95	0.032	0.37	0.0005	0.027	0.57	0.93	0.96	0.036

G: genotype; TT= temperature treatment: CT= control treatment; T1= plants transferred to HT at anthesis, T2= plants transferred to

HT 15 DAA; T3= plants transferred to HT 30 DAA; T4= plant transferred to HT 45 DAA; For the other abbreviations, refer to the

legend of table 2. Different letters in the same column indicate significant differences between means according to Tukey's test (p =

0.05). Values are means (n = 10). Bold indicates a significant statistic.

3.6.3. Diversity of metabolites content linked to genotypes and ripening stages

The three genotypes produced fruits with different metabolites content as shown on the PCA in figure 3.2. The two first axes explain 65.6% of the variability. Axis 1 allows the discrimination of CH-F1 fruits on the left, MM fruits in the middle and C40 fruits on the right. The second axis allows the discrimination of fruits according to their ripening stage: as Y ordinate increases, the fruit ripening stage increases.

CH-F1 fruits contain more sugars (glucose, fructose), vitamin C, Mn, Zn, Cu and Fe and have higher sugars/acids ratio. MM fruits contain more carotenoids (lycopene, β -carotene, phytoene) and phenolic compounds (cry, unk1), whereas C40 fruits contain more sucrose, malic acid, P and starch. At maturity, fruits of MM and C40 were very close on the graph indicating similar fruit composition, whereas CH-F1 fruits had lower abscissa. CH-F1 fruits location on the graph was explained by their high content in glucose, fructose, and vitamin C and their higher sugar/acid ratio, indicating higher fruit quality.

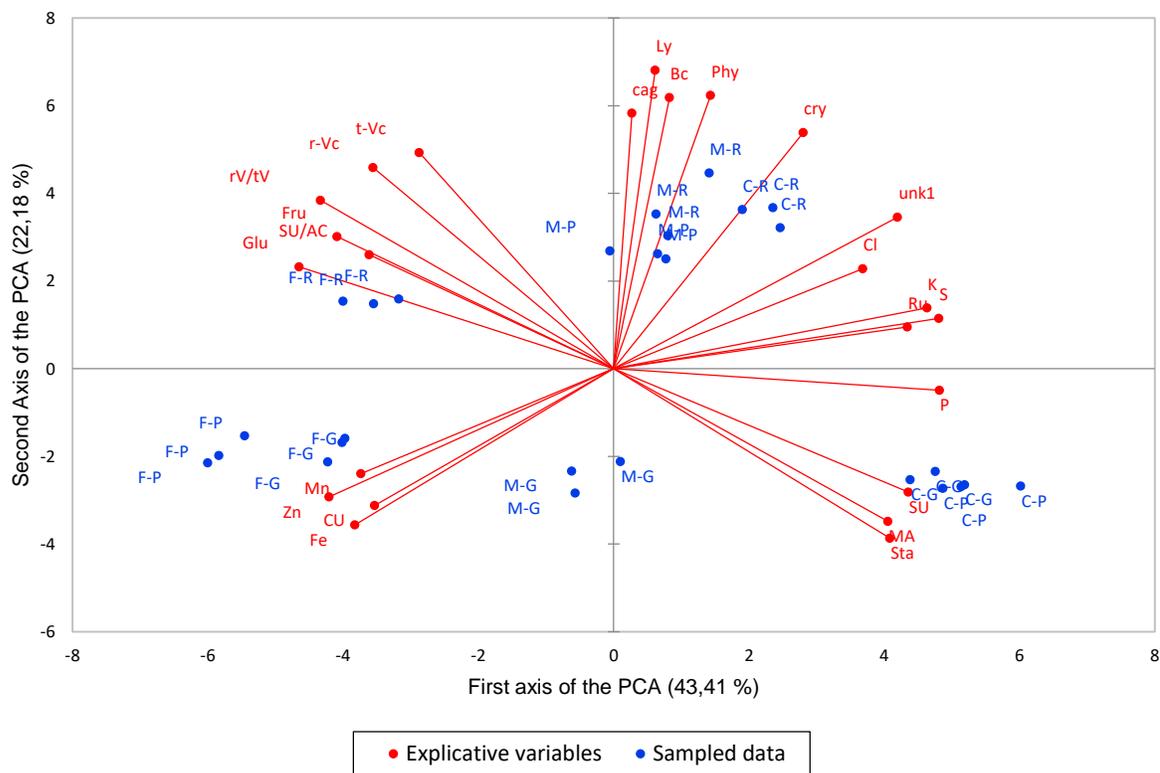


Figure 3.2. Principal component analysis (PCA) considering the metabolite content of tomato fruits of the genotypes MM, C40 and F1 at three ripening stages.

G: mature green to pink, P: pink, R: red, M: MM, C: C40, F: F1. Glu: glucose, fru: fructose, SU: sucrose, SU/AC: sugars acids ratio, MA : malic acid, CA : citric acid, Ly : lycopene, Phy: phytoene, Bc: beta-carotene, LU: lutein, t-Vc: total vitamin C, r-Vc: reduced vitamin C, rV/tV: ratio between reduced and total vitamin C, cag: caffeic acid glucoside, cry: cryptochlorogenic acid, chl: chlorogenic acid, Ru: rutin, unk1: unknown phenolic compounds, NC: naringenin chalcone, K: potassium, P: phosphorus, Cl: chloride, S: sulfur, Ca: calcium, Fe: iron, Cu: copper, Zn: zinc, Rb: rubidium, Sr: strontium, Mn: manganese.

This general analysis of the differences between genotypes and according to fruit ripening stages was then more precisely studied considering firstly the major components of the tomato fruits issued from the primary metabolism and then the secondary metabolites.

3.6.4. Genetic and environmental factors affecting fruit taste quality: Changes in sugars and acids content of the three genotypes with ripening stage and temperature treatments

The tomato fruits of CH-F1 have the highest sugar content due to a higher content of fructose and glucose, which are the main sugars accumulating in tomatoes compared to sucrose (Table 3.4. see data on red mature fruits). C40 fruits have the lowest sugar content due to lower glucose and fructose content, despite higher sucrose content. MM fruits have intermediate sugar content, significantly different from C40 and CH-F1.

Irrespective of the genotype, citric acid is the main acid that accumulates in tomato fruits, compared to malic acid (Table 3.4.). Acid content was different between genotypes: C40 fruits accumulate less citric acid compared to MM fruits which accumulate the higher content of citric acid, CH-F1 fruits have intermediate citric acid content. CH-F1 fruits accumulate the lowest amount of malic acid and C40 fruits the highest.

During ripening, C40 fruits (which have a lower sugar content) continue to hydrolyze starch and accumulate sugars. In contrast, the sugar content of CH-F1 fruits (which have a higher glucose and fructose content) hardly increases during ripening (Table 3.4.). Green MM fruits also contain small amount of starch which are hydrolyzed during ripening and likely contribute to the small increase in sugar accumulation observed in red fruits. Simultaneously, the citric and malic acid content decreases for all three genotypes. Thus, while glucose and

fructose increase and citric and malic acid decrease, the sugar-acid ratio increases during ripening, which is a good indicator of an improvement of the fruit taste during ripening. Nevertheless, the sugar-acid ratio (SU/AC) is also very different between genotypes: At the beginning of ripening, CH-F1 fruits have the highest ratio and then at red ripe stage, C40 and CH-F1 had the highest sugar acid ratio compared to MM fruits, which indicates a higher taste quality (see in table 3 the data on red mature fruits).

Table 3.4. Changes in sugars and acids content during fruit ripening of three tomato genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).

		SU (g/100gD M)	Sta (g/100gD M)	GLU (g/100gD M)	FRU (g/100gD M)	CA (g/100gD M)	MA (g/100gD M)	SU/AC
Statistic								
	G	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	RS	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	G*RS	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
G	RS							
C40	GREEN	0.803 c	4.95 c	13.06 a	14.72 a	5.40 c	4.32 h	2.94 a
	PINK	1.057 c	7.15 d	14.90 b	16.363b	4.42 a	3.26 f	4.21 c
	RM	0.430 b	1.41 b	18.09 cd	21.49 ef	4.28 a	1.45 d	6.98 g
MM	GREEN	0.263 ab	1.13 b	17.00 c	17.43 bc	6.33 e	3.78 g	3.43 b
	PINK	0.257 ab	0.33 a	17.58 cd	18.32 cd	6.21 de	1.78 e	4.52 d
	RM	0.245 ab	0.31 a	18.63 d	19.20 d	5.83 d	1.89 e	4.94 e
CH-F1	GREEN	0.253 ab	0.46 a	21.56 f	22.09 ef	6.23 e	1.03 c	6.05 f
	PINK	0.100 a	0.46 a	20.14 e	21.30 e	4.85 b	0.65 b	7.55 h
	RM	0.100 a	0.45 a	21.67 f	22.55 f	6.05 de	0.37 a	6.89 g

G= genotype; RS: Ripening stage; SU= sucrose; Sta= starch; GLU= glucose; FRU=fructose; CA=citric acid; MA= malic acid; RM= red mature stage; Different letters in the same column indicate significant differences between means according to *Tukey's test* ($p = 0.05$). Bold font indicates significant statistics.

The effects of increasing temperature are very different depending on fruit developmental stage (Table 3.5., very significant temperature treatments $P < 0.0001$). These differences are probably related to the kinetics of metabolite accumulation during fruit development, their rates depending on fruit developmental stage. In addition, there are very significant interactions between genotype and temperature treatments, indicating that genotypes do not respond similarly to increased temperature.

The higher temperature tends to reduce the sugar content of the tomato: it is very significant for the glucose content of C40 fruits up to 15 % when the temperature increase was applied from T2 (15 DAA day after anthesis) but still 9 % for C40 fruits subjected to increased

temperature from T3 (30 DAA) and around 6-7 % for MM or CH-F1 fruits (subjected to HT from T2 or T3 not significant for CH-F1). In contrast, when the increased temperature occurs sooner during the 15 days following flower anthesis, it does not affect the sugar content of the tomato fruit. When it occurs later (from 15 DAA to 45 DAA), during the period of rapid fruit growth, which corresponds to the period of rapid accumulation of sugars, it reduces the fruit sugar content (Table 3.5.). Malic acid systematically increases with elevated temperature regardless of genotype. It accumulates up to 88 % when the temperature increase is applied between 15 and 30 DAA for MM fruits and up to 58 % for C40 fruits subjected to HT during T2. CH-F1 fruits have very low malic acid content, but still respond to the elevated temperature with an increase of 66 %, 46 % and 90 % when HT is applied during T1, T2 and T4 (respectively). Interestingly, the lowest increase in malic acid occurs when HT is applied to fruit between 30-45 DAA (Table 3.5.).

Consequently, HT has an impact on the sugar-acid ratio of the fruits, which significantly decreases, indicating a degradation of the taste quality of the fruits. Interestingly, there are strong divergences between genotypes: C40 is the most affected with a decrease in sugar-acid ratio of 31 %, 40 %, 19 % and 24 % when HT is applied during (T1, T2, T3, or T4 respectively). Money Maker fruits also show a reduction in sugar-acid ratio of 23 %, 8 %, 12 % during (T2, T3 and T4). In contrast, CH-F1 fruits are less affected, with a reduction of 5, 3 and 6 % during (T1, T2 and T4 respectively). Under controlled conditions, CH-F1 and C40 fruits have an almost similar sugar-acid ratio (6.98 and 6.90 respectively), which is significantly higher than that of C40 fruits (4.94). Under elevated temperature, CH-F1 fruits almost retain their high sugar-acid ratio, indicating that their taste quality is less affected (Table 3.5.).

Table 3.5. Changes in sugars and acids content during fruit development at high temperature of tomato genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).

		SU	GLU	FRU	CA	MA	SU/AC
		g/100g DM					
Statistics							
	G	< 0,0001					
	TT	< 0,0001					
	G*TT	< 0,0001					
G	T						
C40	CT	0.430 b	18.09 c	21.49 c	4.28 a	1.45 a	6.98 e
	T1	0.407 b	17.28 bc	21.19 c	6.14 d	1.95 b	4.81 b
	T2	0.317 a	15.45 a	18.72 a	5.47 c	2.73 c	4.21 a
	T3	0.313 a	16.46 b	21.51 c	5.15 b	1.59 a	5.68 d
	T4	0.270 a	17.48 c	20.03 b	5.26 bc	1.83 b	5.33 c
MM	CT	0.245 c	18.63 b	19.20 a	5.83 a	1.89 a	4.94 d
	T1	0.243 c	17.51 ab	18.81 a	5.75 a	2.04 a	4.69 cd
	T2	0.190 b	17.28 a	19.39 a	6.66 c	2.99 c	3.82 a
	T3	0.150 a	17.75 ab	18.35 a	6.14 ab	1.86 a	4.50 bc
	T4	0.263 c	18.55 b	19.40 a	6.42 bc	2.37 b	4.35 b
CH-F1	CT	0.150 a	21.67 a	22.55 a	6.05 a	0.37 a	6.90 b
	T1	0.150 a	20.67 a	21.62 a	5.85 a	0.62 c	6.55 a
	T2	0.210 bc	20.33 a	21.19 a	5.70 a	0.54 b	6.68 a
	T3	0.250 cd	21.17 a	21.23 a	5.73 a	0.38 a	6.97 b
	T4	0.150 a	20.58 a	21.08 a	5.74 a	0.71 d	6.48 a

G= Genotype; TT= temperature treatment; SU= sucrose; GLU= glucose; FRU=fructose; CA=citric acid; MA= malic acid; CT= control treatment; T1= plants transferred to HT in anthesis, T2= plants transferred to HT 15 DAA; T3= plants transferred to HT 30 DAA; T4= plant transferred to HT 45 DAA; Different letters in the same column indicate significant differences between means according to *Tukey's test* ($p = 0.05$). Bold font indicates significant statistics.

3.6.5. Genetic and environmental factors affecting the content of antioxidants and minerals as indicators of the nutritional quality of fruit

The same trends are observed for all three genotypes during ripening. Few compounds decrease during ripening (lutein, chlorogenic acid) while most of them increase (lycopene, beta-carotene, phytoene, cag, cry...). Similarly, vitamin C accumulates during ripening, mainly due to the accumulation of the reduced form (Table 3.6.). The mineral content does not change much during ripening, but K and Cl increase while Ca, Fe and Cu decrease (Table 3.7.).

Nevertheless, at maturity, the antioxidant composition of tomato fruit is very different between genotypes. MM red fruits contain a high level of carotenoids (lutein +210 %, lycopene +274 %, β -carotene +158 %, phytoene +382 %) compared to CH-F1 fruits which have the lowest carotenoid content. C40 fruits also have high carotenoid content, with higher phytoene and lower β -carotene content compared to MM. Vitamin C content is lower in fruits of MM (-17 %) and C40 (-27 %) compared to fruits of CH-F1. In addition, the content in the active form of vitamin C (reduced form) is lower in fruits of MM (-26 %) and C40 (-48 %) compared to CH-F1 fruits (Table 6) at red mature stage. MM and C40 fruits generally contain more phenolic compounds compared to CH-F1 fruits, and their composition depends on the genotype (e.g. C40 lacks chalcone naringenin). The mineral content of tomato fruits is slightly different between genotypes, with higher contents of K, Cl, Ca for MM fruits, P for C40 fruits and Cu and Zn for CH-F1 fruits (Table 3.7.).

Table 3.6. Fruit antioxidant content during the ripening of three tomato genotypes (C40, MM and CH-F1).

		Lu mg/kgDM	Ly mg/kgDM	Bc mg/kgDM	Phy mg/kgDM	t-Vc mg/100g DM	r-Vc mg/100gDM	rV / tV
<i>Statistics</i>								
	G	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	RS	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	G*RS	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
G	RS							
C40	GREEN	1.191 bc	25.29 ab	8.27 a	15.58 a	114.5 b	41.6 b	0.366 b
	PINK	2.735 e	49.14 abc	11.45 ab	35.78 c	74.3 a	12.5 a	0.169 a
	RM	0.517 ab	330.16 d	21.26 c	108.69 e	188.4 d	113.4 c	0.602 c
MM	GREEN	2.535 e	12.36 a	8.70 a	5.88 a	183.0 d	113.9 c	0.623 c
	PINK	1.599 c	290.08 d	18.71 c	88.41 d	184.3 d	136.9 e	0.742 de
	RM	1.783 cd	338.46 d	35.51 d	88.08 d	212.0 e	161.4 f	0.762 e
CH-F1	GREEN	2.376 de	36.69 abc	11.56 ab	9.87 a	178.9 d	127.7 d	0.714 d
	PINK	0.346 a	103.11 c	8.12 a	32.90 bc	146.0 c	113.3 c	0.775 e
	RM	0.574 ab	90.57 bc	13.79 b	18.27 ab	256.6 f	218. g	0.853 f
		Cag mg/kgDM	Cry mg/kgDM	Chl mg/kgDM	Ru mg/kgDM	unkl mg/kgDM	NC mg/kgDM	
<i>Statistics</i>								
	G	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	
	RS	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	
	G*RS	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	
G	RS							
C40	GREEN	155.3 c	43.4 b	375.5 f	51.4 de	993.9 e	0.000 a	
	PINK	111.5 a	74.4 c	466.4 g	67.0 f	959.4 d	0.000 a	
	RM	239.7 d	137.5 e	311.2 d	56.5 ef	1501.2 g	0.000 a	
MM	GREEN	247.2 d	30.9 a	619.5 h	52.5 de	654.7 c	46.73 b	
	PINK	394.8 f	69.4 c	217.0 c	35.5 c	1109.3 f	38.99 b	
	RM	339.9 e	94.4 d	354.6 e	51.2 de	972.7 de	54.76 b	

CH-F1	GREEN	122.5 ab	23.2 a	314.9 d	23.3 b	271.3 a	129.51 c
	PINK	133.2 b	25.0 a	39.2 a	2.5 a	316.1 b	42.47 b
	RM	244.1 d	46.6 b	124.2 b	42.0 cd	288.5 ab	47.46 b

G= genotype; RS: ripening stage; The legends of the abbreviations are listed in the legend of figure 2. Bold font indicates significant statistics.

Table 3.7. Fruit mineral content during the ripening of three tomato genotypes (C40, MM and CH-F1).

		K	P	Cl	S	Ca	Fe	CU	Zn	Rb	Mn
<i>Statistics</i>											
	G	< 0,0001									
	RS	< 0,0001									
	G*RS	< 0,0001									
C40	GREEN	3.07 e	0.318 f	0.176 cd	0.129 f	0.139 d	0.017 b	0.001 a	0.003 bc	0.002 bc	0.004 abc
	PINK	2.71 cd	0.299 ef	0.188 de	0.118 e	0.128 b	0.010 ab	0.001 a	0.002 a	0.002 ab	0.003 a
	RM	2.69 c	0.289 e	0.176 cd	0.120 ef	0.126 b	0.010 a	0.001 a	0.002 ab	0.002 ab	0.004 abc
MM	GREEN	2.73 cd	0.217 bc	0.193 e	0.097 bc	0.130 bc	0.034 c	0.012 d	0.004 d	0.002 ab	0.005 de
	PINK	2.76 cd	0.231 c	0.185 cde	0.104 cd	0.138 d	0.017 ab	0.004 b	0.003 c	0.002 c	0.003 ab
	RM	2.86 d	0.252 d	0.196 e	0.108 d	0.136 cd	0.016 ab	0.002 a	0.003 bc	0.002 bc	0.004 bc
CH-F1	GREEN	2.18 b	0.219 bc	0.149 b	0.094 b	0.130 bc	0.030 c	0.013 d	0.003 d	0.002 ab	0.005 cd
	PINK	1.94 a	0.203 ab	0.102 a	0.074 a	0.117 a	0.045 d	0.007 c	0.004 d	0.001 a	0.006 e
	RM	2.32 b	0.191 a	0.170 c	0.098 bc	0.128 bc	0.017 ab	0.005 b	0.003 c	0.002 a	0.004 bc

K= potassium; P= Phosphorus; CL= chlorid; S= sulfur; Ca= calcium; Fe= iron; Cu= copper; Zn= zinc; Rb= rubidium; Mn= manganese.

Bold font indicates significant statistics.

Lycopene content increases when HT is applied just after the anthesis except for MM fruits (+66 % for C40 fruits, +80 % for CH-F1 fruits). In addition, lutein, β -carotene and phytoene also increase for C40 fruits (+302 %, +39 % and +50 %, respectively), lutein and phytoene for CH-F1 fruits (+71 % and +86 %, respectively) and lutein and phytoene for MM fruits (13 % and 29 %, respectively). When HT occurs during the early phases of fruit development (T1) or during the later phases of fruit development (T3 or T4), we observe an increase in carotenoid content.

On the other hand, when the high temperature occurs between 15 and 30 DAA, the lycopene content strongly decreases (-28 % for C40, -51 % for MM, and -19 % for CH-F1 fruits). Therefore, HT has different effects depending on fruits developmental stage.

Table 3.8. Fruit antioxidant content during fruit development at high temperature of tomato genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).

		Lu	Ly	Bc	Phy	t-Vc	r-Vc	tV / rV
		mg/kg DM	mg/kg DM	mg/kg DM	mg/kg DM	mg/100g DM	mg/100g DM	
Statistics								
	G	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	TT	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	G*TT	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
C40	CT	0.517 a	330.16 a	21.26 a	108.67 ab	188.39 b	113.42 b	0.602 a
	T1	2.078 c	547.21 bc	29.54 ab	163.41 c	227.39 c	129.25 c	0.568 a
	T2	1.499 abc	237.57 a	23.11 a	82.48 a	169.62 a	99.13 a	0.586 a
	T3	0.815 ab	375.75 ab	25.13 ab	141.32 bc	238.85 c	157.17 d	0.658 b
	T4	1.639 bc	575.74 c	33.01 b	154.79 c	171.25 a	102.92 ab	0.600 a
MM	CT	1.783 b	338.46 b	35.51 b	88.08 b	211.97 b	161.40 b	0.762 b
	T1	2.015 b	318.04 b	32.51 b	113.47 c	237.56 c	189.73 c	0.798 bc
	T2	0.456 a	164.62 a	19.08 a	50.35 a	172.94 a	111.95 a	0.646 a
	T3	4.002 c	475.52 c	35.68 b	113.27 c	208.29 b	158.52 b	0.761 b
	T4	4.674 c	378.39 b	31.77 b	112.49 c	259.65 d	211.86 d	0.816 c
CH-F1	CT	0.573 ab	90.57 ab	13.79 b	18.27 a	256.59 c	218.89 d	0.853 ab
	T1	0.980 b	163.18 c	12.86 b	33.91 c	204.63 b	181.49 c	0.887 bc
	T2	0.133 a	73.16 a	8.03 a	17.57 a	200.44 b	163.07 b	0.810 a
	T3	0.187 a	122.09 b	8.94 a	24.68 b	198.27 b	182.12 c	0.920 c
	T4	0.940 b	74.01 a	10.77 ab	17.77 a	172.01 a	141.32 a	0.820 a

		Cag	Cry	Chl	Ru	unk1	NC
		mg/kg DM	mg/kg DM				
Statistics							
	G	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	TT	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
	G*TT	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
C40	CT	239.7 b	137.5 c	311.2 d	56.5 b	1501.2 bc	0.0
	T1	274.9 c	140.2 c	281.8 c	43.5 a	1388.3 a	0.0
	T2	216.9 a	99.8 a	272.9 bc	33.2 a	1425.7 ab	0.0

	T3	272.4 c	133.8 c	194.6 a	80.9 c	1529.3 c	0.0
	T4	247.1 b	121.0 b	258.3 b	69.2 c	1452.4 abc	0.0
MM	CT	339.9 a	94.4 b	354.6 c	51.2 a	972.7 b	54.8 a
	T1	358.9 b	95.1 b	327.5 b	77.3 b	893.0 a	79.3 a
	T2	443.9 d	129.8 d	359.2 c	155.6 d	1014.8 c	113.1 bc
	T3	332.4 a	86.5 a	291.1 a	173.6 e	1024.2 c	136.4 c
	T4	387.6 c	105.8 c	385.2 d	126.7 c	1272.5 d	84.9 ab
CH-F1	CT	244.1 d	46.6 c	124.2 d	42.0 b	288.5 a	47.5 ab
	T1	179.3 b	36.5 b	81.8 a	10.9 a	329.8 b	64.1 bc
	T2	197.3 c	44.3 c	80.1 a	33.5 b	426.9 c	79.2 c
	T3	190.1 bc	47.4 c	93.0 c	38.7 b	404.2 c	46.1 a
	T4	148.1 a	29.9 a	87.5 ab	21.4 a	268.3 a	64.0 bc

G= genotype; TT: temperature treatment. Abbreviations are listed in the legend of figure 2 and table 5. Bold font indicates significant statistics.

Regardless of genotype, HT between 15 and 30 DAA reduces vitamin C accumulation. The vitamin C content of CH-F1 fruits is systematically reduced by HT, whereas it increases for C40 and MM fruits when it occurs either during the 15 days after anthesis or during T3 or T4 (Table3.8.). The effect of HT on vitamin C depends on both genotype and fruit development stage. In higher plants, vitamin C is directly involved in multiple physiological essential processes, among many others the removal of active oxygen species, growth control, cell metabolism, cell division, expansion of the cell walls, and the synthesis of other metabolites (Ntagkas *et al.* 2019).

The effect of HT on phenolic compounds varies according to genotype, fruit development stage for each compound. For CH-F1 fruits, phenolic compounds systematically decrease with HT except during T2 or T3 for unknown. On the other hand, rutin systematically

increases in MM fruits regardless of fruit development stage when HT is applied (+51, 204, 239 and 148 % during T1, T2, T3 and T4 respectively). For C40 and CH-F1 fruits, the effect on rutin is dependent on the stage of fruit development when HT is applied. Chlorogenic acid decreases systematically for C40 and CH-F1 fruits, and only for T1 and T3 in MM fruits. Naringenin chalcone increases when HT is applied during T2 (+107 %) and T3 (+149 %) in MM and during T2 (+67 %) in CH-F1. This confirms that the phenolic content of tomato fruits is highly variable according to genotype and growing conditions (Table 3.8.).

Similarly, mineral content varies with HT depending on genotype and fruit development stage. Potassium content increases for C40 and CH-F1 fruits, but decreases for MM fruits. With the exception of Cl, HT tends to increase the mineral content of CH-F1 fruits. On the other hand, HT can reduce P, S and Ca content (except during T2) in MM fruits (Table 3.9.).

Table 3.9. Fruit mineral content depending on the temperature treatments applied during fruit development of genotypes (C40, MM and CH-F1). Data are expressed per 100g of dry matter (DM).

GEN		K	P	Cl	S	Ca	Fe	CU	Zn	Rb	Mn
	G	< 0,0001	0.047	< 0,0001							
	TT	< 0,0001	0.047	< 0,0001							
	G*TT	< 0,0001									
C40	CT	2.692 a	0.289 c	0.176 a	0.120 c	0.126 b	0.010 ab	0.001 a	0.002 a	0.002 a	0.004 a
	T1	2.999 c	0.265 b	0.228 c	0.102 a	0.123 b	0.014 b	0.013 c	0.003 b	0.002 c	0.004 a
	T2	2.924 bc	0.299 c	0.175 a	0.113 b	0.121 b	0.012 ab	0.003 b	0.002 a	0.002 bc	0.003 a
	T3	2.707 a	0.240 a	0.203 b	0.107 ab	0.126 b	0.015 b	0.001 a	0.002 a	0.002 a	0.004 a
	T4	2.829 b	0.257 b	0.208 b	0.121 c	0.111 a	0.009 a	0.001 a	0.003 a	0.002 ab	0.003 a
MM	CT	2.864 c	0.252 b	0.196 b	0.108 b	0.136 c	0.016 bc	0.002 a	0.003 a	0.002 a	0.004 a
	T1	2.513 a	0.207 a	0.174 a	0.095 a	0.121 b	0.017 c	0.003 b	0.003 ab	0.002 a	0.004 a
	T2	2.964 c	0.250 b	0.216 c	0.107 b	0.152 d	0.012 ab	0.006 d	0.003 b	0.002 a	0.004 a
	T3	2.695 b	0.252 b	0.180 a	0.104 b	0.125 b	0.011 a	0.004 c	0.002 a	0.002 a	0.003 a
	T4	2.507 a	0.217 a	0.173 a	0.098 a	0.109 a	0.013 abc	0.002 a	0.002 a	0.002 a	0.004 a
CH-F1	CT	2.323 a	0.191 a	0.170 b	0.098 a	0.128 a	0.017 ab	0.005 ab	0.003 a	0.002 a	0.004 a
	T1	2.522 b	0.228 c	0.154 a	0.103 ab	0.140 b	0.026 c	0.006 b	0.003 ab	0.002 a	0.005 a
	T2	2.605 b	0.251 d	0.144 a	0.118 c	0.144 b	0.022 bc	0.012 c	0.003 bc	0.002 a	0.004 a
	T3	2.495 b	0.231 c	0.153 a	0.105 b	0.143 b	0.015 a	0.003 a	0.003 ab	0.002 a	0.004 a
	T4	2.363 a	0.207 b	0.153 a	0.116 c	0.145 b	0.026 c	0.014 d	0.004 c	0.002 a	0.005 a

K= potassium; P= Phosphorus; CL= chloride; S= sulfure; Ca= calcium; Fe= iron; Cu= copper; Zn= zinc; Rb= rubidium; Mn= manganese. Bold font indicates significant statistics.

The PCA made on fruit metabolic content help to summarize these data and showed that fruit metabolism was differently affected by the increased temperature treatments depending on fruit developmental stage when they occurred.

For MM, the two first dimensions of the PCA explain 62 % of the variability between fruit samples (Figure 3.3A). The first axis of the PCA explains 44.9 % of the variability and mostly discriminate M2 fruits indicating that increased temperature from 15DAA to ripening has the highest effect on fruit content. When temperature increased occurred sooner just after anthesis (M1) or during ripening (M4: from 45 DAA to red ripe stage) it has less effect compared to the application of HT from 15DAA (M2) or 30DAA (M3, as observations M0, M1 et M4 are close on the figure 3A).

The main effect is observed when HT was applied from T2 (15DAA to maturity) which corresponds to the period of rapid growth and fruit compounds accumulation. HT during M2 decreases fruit sugar acid ratio, vitamin C, and fruit carotenoid content, while it increases fruit acidity (increased citric and malic acid) and fruit mineral content. Axis 2, which explains 17 % of the variability, allows the discrimination of fruits from treatment 3 (30 DAA till maturity). It showed that increased temperature from 30DAA increases phenolics compounds (NC, rutin) but decreases fruit sucrose content.

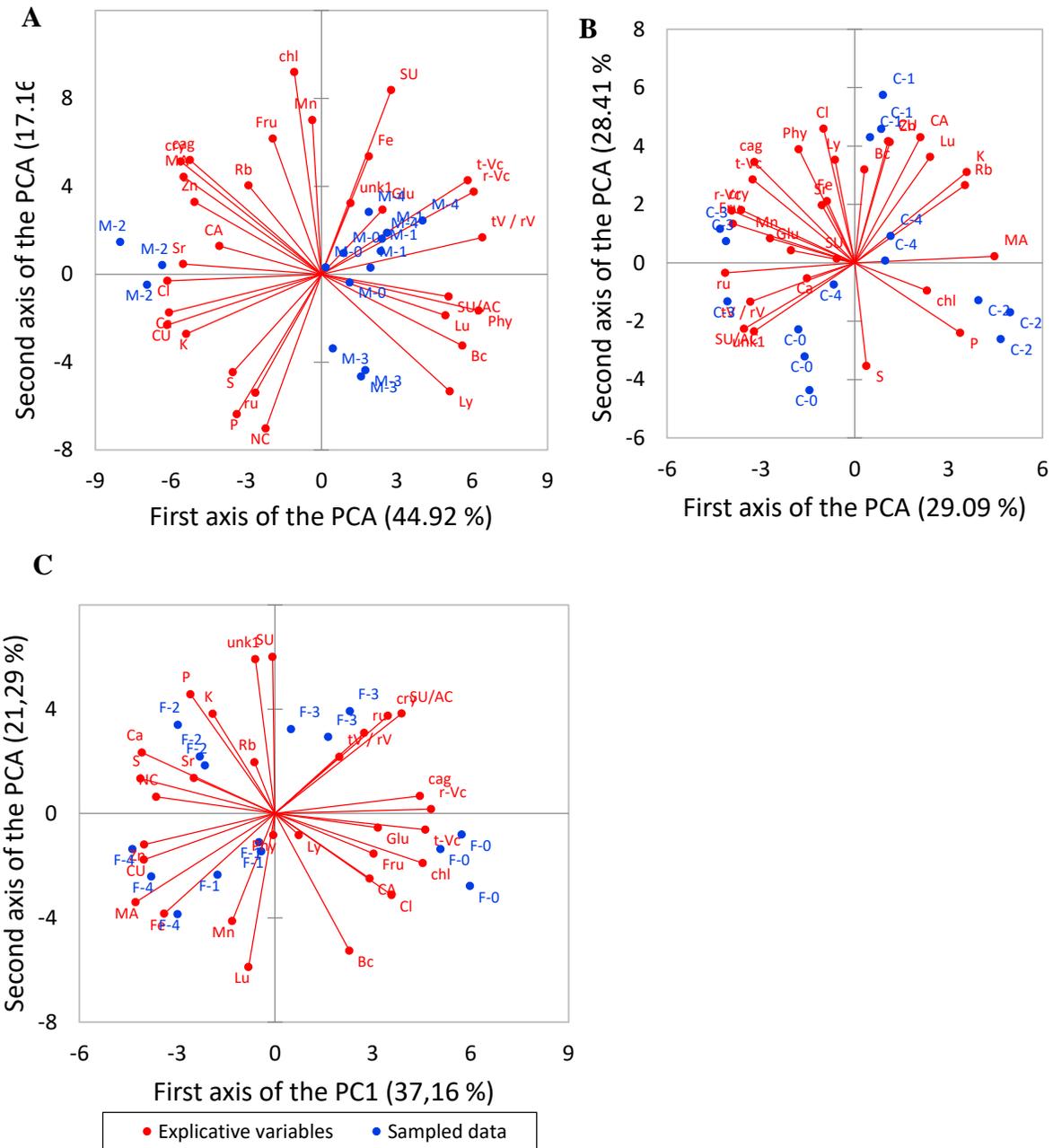


Figure 3.3. Principal component analysis (PCA) considering the metabolite content of red fruits depending on the temperature treatment. A: genotypes MM (M); B: genotype C40 (C); C: genotype CH-F1 (F); 0: control; 1: increased temperature from anthesis; 2: increased temperature from 15DAA; 3: increased temperature from 30DAA; 4: increased temperature from 45DAA. See figure 2 for variables correspondence.

For C40, the two first dimensions of the PCA explain 57 % of the variability between fruit samples (figure 3.3B). As fruit groups do not superposed, it confirms that increasing temperature differentially affects fruit composition depending on fruit stage. Similar to MM, the first axis of the PCA mostly discriminates M2 from the other treatments and explains 29 % of the variability. Malic acid, sugars and vitamin C also contributed to this first axis as previously shown for MM: fruit content in malic acid increases for M2 fruits, while vitamin C, sugars (fru, glu), and SU/AC decrease. The second axis explains 28.4 % of the variability; the ordinates increase with increased carotenoids (ly, bc, lu, phy) but also citric acid and with some minerals (Cl, Cu, Zn), except S (decrease). Thus, increasing temperature from the anthesis of C40 fruit increases carotenoid content at harvest indicating it may improve, carotenoid storage capacity.

For CH-F1, the two first dimensions of the PCA explain 58 % of the variability between fruit samples (figure 3.3C). As fruit groups do not superposed, it confirms that HT differentially affect fruit composition depending on fruit stage. The first axis explains 37.2 % of the variability and mostly discriminate control fruits from fruits of T4 and T2, whereas fruits from T1 and T3 were in between. Once again, we found that HT from T2 (15 DAA) increased fruits acid content (citric and malic acid) and reduce sugars and vitamin C. For CH-F1, increased temperature during T4 (45DAA to maturity) had also similar effects. The second axis of the PCA explain 21.3 % of the variability and is correlated to carotenoids content (Lu, Bc, but not to Phy or Ly) which decrease when HT occurs from T2 or T3 (15 or 45DAA), whereas the content of sucrose and of an unknown phenolic compound (unk1) increase.

3.7.DISCUSSION

This work aimed to determine how increasing temperature will affect tomato fruit quality and if there could be any discrepancies or adaptations between genotypes issued from different climatic regions. For that purpose, 3 genotypes have been studied. Money maker is a cultivar that was selected long ago without any specific ability to withstand increased temperature. Its ability to sustain cold temperature has been studied and the grafting with wild cultivar has been proposed as a way to improve its growth under suboptimum temperature in order to reduce the cost of heating under glasshouse cropping systems (Der Van Ploeg and Heuvelink, 2005). Later on, experiments under warmer climates revealed that there were differences between tomato cultivars in their ability to sustain heat stress and that Money Maker had an intermediate production compared to others when grown above 33°C (Kugblenu *et al.*, 2013), therefore it was used as a control in our experiment.

Further studies have been carried on to help the screening of tomato cultivars tolerant to high temperature (Paupière *et al.*, 2017) and have shown that the most limiting factors to grow tomato under heat stress were the pollen viability and germination that differed between cultivated and wild tomato accessions. C40 and CH-F1 are genotypes which are currently studied by the geneticists at Texcoco México, Universidad Autónoma Chapingo They are included as parents in their breeding programs aiming at producing future cultivars adapted to climate change and able to withstand higher temperature and reduced water availability. This study aims to compare their performance in terms of fruit production and analyze if their fruit quality was modified under different scenarios of increased temperature.

The temperature treatment applied in this study corresponds to an increased temperature exceeding the optimal temperature recommendation. Nevertheless, as the objective was to obtain fruits, the

average temperature of the increased temperature treatment remains around 30°C (with maximal temperature reaching 38.6±3.1°C). In this work we investigated the consequences of the higher temperature treatment on fruit quality traits, as Hernández *et al.* (2015), have previously shown that it was dependent on fruit developmental stage and high temperature treatment duration. So, we compared the quality traits of fruits submitted to higher temperature from anthesis, 15DAA, 30DAA, or 45DAA until they reached the fully red ripe stage.

Color in tomato fruit is one of the most important characteristics to assess ripeness. In the present experiment, as tomato fruits were harvested according to their external color, it is not surprising that fruit color at harvest were very similar between treatments. Regarding the chroma value (CR*) (color saturation), the genotypes remained within the range of 35 to 50 units during maturation, which agrees with the values reported by Cantwell (2000) in commercial tomato varieties, and with those reported by Vela-Hinojosa *et al.* (2018) in native varieties of Mexican tomato.

The size, weight and firmness of ripe fruits were the physical traits that were mostly modified by the increased temperature. It was interesting to note that the response to increased temperature was not linear and that the stronger effect on fruit size and weight was not observed for fruit that have been submitted to high temperature throughout their development (T1 fruits) but for fruit that were subjected to high temperature during their period of rapid growth (from 30 DAA). The sudden increased in temperature reduced the time necessary for C40 and MM fruits to ripen, and consequently, it lowers their weight and size at harvest. Hernández *et al.*, (2015) also found that fruit equatorial and longitudinal diameter decrease as result of the increased temperature (32° C). In contrast the CH-F1 fruits growth duration was not affected by the increased temperature treatment whatever its period of application, nevertheless their fresh weight and size were also reduced but to a lower extend when increased temperature occurred during fruit rapid growth (T3).

Therefore, CH-F1 fruits might be less sensitive to increase temperature as their visual aspect was less modified.

Tomato is considered a climacteric fruit, in which ripening is accompanied by increased respiration and ethylene production, which implies a series of physicochemical changes such as softening and color evolution (Dominguez *et al.*, 2016). Fluxomic analyses and modeling have brought new insight on the time course of the different events that take place during fruit ripening (Colombié *et al.*, 2017). These authors demonstrated that the initiation of the climacteric respiration was related to an unbalance carbon allocation as carbon storage and synthesis decrease so that the starch degradation is initiated. The rapid temperature increase, when fruit growth rate has already declined (during T3), is likely to trigger unbalanced carbon allocation: the thermal stress will increase cell wall degradation and starch hydrolysis which are enzymatic processes enhanced by high temperature (Ramakrishna *et al.* 2003, Ruíz-Nieves *et al.*, 2021), thus increasing carbon availability that triggers, according to Colombié *et al.*, (2017), the climacteric respiration. In the present experiment, CH-F1 fruits had lower starch content compared to MM and even more to C40 at green stage. Thus, CH-F1 fruits carbon metabolism seems quite different compared to the other and its response to increased temperature may be related to different carbon balance during fruit development. It is interesting to note that CH-F1 fruits growth duration is different and longer than the one observed on the other genotypes and that CH-F1 fruit growth duration was not increased under the higher temperature. To further analyze the origin of CH-F1 different behavior and of its low sensitivity to higher temperature, it would be interesting to assay alternative oxidase activity in these fruits to test the hypothesis that the retarded ripening and the absence of an effect of increased temperature on it could be linked to reduced respiration as was reported by Xu *et al.* (2012) in transgenic tomato with low alternative oxidase.

In addition, the observed, decrease in fruit firmness during ripening and under increased temperature agrees with an effect of fruit aging and temperature on cell wall degradation. Tomato fruit firmness is a good quality indicator, and is crucial for consumer acceptance, shelf life, and portability. This characteristic depends on several factors, such as genotype, growth conditions, harvest and postharvest conditions (Aurand *et al.*, 2012). In the present study we confirm that increased temperature also affected fruit firmness which could alter its quality postharvest and reduce its shelf life.

The biochemical composition of ripe fruits was also modified by the increased temperature treatments. They reduced the content of total soluble sugar and increased the content of acids for C40 and MM, but not for CH-F1. The total soluble solids (TSS), a refractometric index that indicates the proportion (%) of solids dissolved in a solution, which takes into account, soluble sugars (sucrose and hexoses), acids (citrate and malate) and other minor components (phenols, amino acids, soluble pectins, ascorbic acid and minerals) in tomato pulp (Beckles, 2012), nevertheless remains a good indicator of changes in fruit composition triggered by high temperature as it increased when fruit sugar content increase, but it remains a approximative indicator of fruit taste, which is largely determined by the balance between the content of soluble sugars and the acidic composition of the fruit.

Citric acid content increases in C40 fruit with increasing temperature. Citric acid accumulates up to 44 % compared to control when the temperature increase was applied from anthesis (T1), and up to 28 % if the temperature treatment takes place from 15 DAA. These periods (0-30 DAA) correspond to the maximum accumulation of citric acid in the fruit which seems to be enhanced by high temperature. During ripening, the citric acid content decreases and the high temperature may limit this reduction as there is still about 20 % more citric acid in fruit receiving high

temperature (from 30 or 45 DAA). Increased temperature also slightly increased the citric acid content of MM fruits, in the present study. Similar data have been reported by Ruiz-Nieves et al. (2021) for MM with increased citric acid accumulation in young growing fruits under increased temperature, but also a higher consumption of citric acid during ripening so that citric acid may be lower at harvest under high temperature depending on the rate of consumption and the ripening duration. Indeed, the higher citric acid content at harvest could be related to a direct effect of temperature that reduces ripening time (as already described by Ruiz Nieves *et al.* 2021). For instance, the high temperature treatment did not affect fruit ripening duration of CH-F1 fruits and it had no effect on their citric acid content. These data indicate that there is some genetic difference at high temperature, which may be of interest to breeders.

The change in the color of tomato fruits during ripening is due to the accumulation or degradation of various carotenoids (β -carotene, lycopene, lutein, etc.) and determined by the genetic constitution and the environment (Weingerl and Unuk, 2015). According to Cantwell (2000), there is a correlation between the decrease in the Hue value and the increase in the lycopene content during the ripening of the fruits. But in the present study, we observed that despite almost similar color (only the °HUE color indexes showed significant difference for CH-F1, when high temperature treatment was applied from 30 DAA), fruits showed very significant differences in carotenoids content depending on the temperature treatments. In a previous experiment under controlled conditions, we have observed reduced lycopene accumulation for fruits that were maintained at high temperature during ripening (fruit ripened off-vine at 32 °C) and the inhibition of lycopene synthesis (Gautier *et al.*, 2008). Though the color development in tomato is temperature sensitive, with better plastid conversion occurring above 12 °C and below 30 °C (Dumas et al., 2003), in this study, we did not observe the negative effect of high temperature on

the red color or carotenoid accumulation. This might be due to the fact that fruits did not remain under high temperature throughout the day and that the mean temperature did not exceed 31°C.

In addition, the present study shows that increased temperature effects on carotenoids depends on fruit developmental stage. It is interesting to note that lycopene the main carotenoid in red ripe tomato do not accumulate during T1 or T2, but mainly during T4. Therefore, the observed effect of HT during T1 and T2 could be related to the enhancement of oxidative stress and may result from complex interaction between temperature and sugar concentration as was previously proposed by Fanciullino *et al.* (2014), affecting the potential accumulation of carotenoid. During T3 and T4, temperature may act directly the carotenoid biosynthetic pathway and, depending on its level, promote or reduce carotenoid biosynthesis (Gautier *et al.*, 2005) (Table 8).

In contrast to the physical characteristics of the fruits, that remain similar between genotypes and lightly affected by the high temperature, the primary and secondary metabolites content were different between genotype and also according to fruit developmental stage during the high temperature treatment. There were significant interactions between the genotype and the temperature treatments indicating that the response to temperature was genotype dependent. A good example of these differences interactions is given by the evolution of rutin content: it systematically increased with high temperature in fruits of MM from 51 % when HT was applied from anthesis to ripening up to 239 % when HT was applied from 30DAA till ripening, in agreement with similar data described in cherry tomato when the temperature was increased from 21 to 26°C during fruit ripening (Gautier *et al.*, 2008). In contrast, it was reduced in fruits of CH-F1 by 74 % when HT was applied from anthesis or from 45DAA (-49 %), but barely (-8 %) when HT was applied from 30DAA. Interestingly, we observed intermediate effects in fruits of C40, with a decrease when HT was applied at anthesis (-23 %) or 15DAA (-41 %) and an increase when

HT was applied later (up to 43 % when it was applied 30DAA). Thus, the present data show a higher rutin accumulation in response to high temperature in cultivated tomato MM compared to C40 or CH-F1. Similarly, a higher sensitivity to abiotic stresses coupled to rutin accumulation have been observed in tomato leaves of cultivated tomato in contrast to wild species by Reimer *et al.* (2021). Such a stress accumulation of rutin has also been described in tomato leaves exposed to cold temperature (Röhlen-Schmittgen *et al.*, 2020). In the present study, if the rutin accumulation in tomato fruit is also linked to abiotic stress, it would mean that MM is more sensitive to increased temperature than the two other genotypes (C40 and CH-F1).

3.8.CONCLUSION

These different responses between genotype to increased temperature confirm the potential interest to investigate tomato species responses to high temperature in order to find landraces which are less sensitive to increased temperature and could be used to maintain tomato fruit yield and quality in the future.

CAPÍTULO IV. INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA ALTA SOBRE LA CALIDAD DE SEMILLA DE TOMATE

4.1.RESUMEN

El aumento de temperatura como consecuencia del cambio climático limitará la producción agrícola. Existen pocos estudios del efecto de la temperatura alta (TA) durante el desarrollo de la semilla y su calidad en tomate. En esta investigación se evaluaron parámetros de calidad física y fisiológica de semillas de frutos desarrollados en TA en diferentes etapas de su desarrollo. La variedad nativa “Campeche 40” (C40), la variedad “Money maker” (MM) y la línea experimental (L52) se sembraron en la primavera de 2020 utilizando dos secciones de un invernadero: una ventilada para el tratamiento control (TC, temperatura máxima promedio TMP = 35.2 °C) y otra con calefacción para el tratamiento de TA (TMP = 38.6 °C).

Se aplicó TA en cuatro etapas de desarrollo de frutos del 4to racimo: T1: p desde antesis T2: 15 d después de antesis (DDA), T3: 30 DDA, T4: 45 DDA. El contenido de humedad promedio de la semilla de todos los tratamientos fue de 7.2 %. C40 y MM produjeron un número de semillas por futo ($99 \text{ semillas fruto}^{-1}$) mayor ($P \leq 0.01$). El peso de mil semillas (PS) la longitud de semilla (LS) de MM fue superior (2.97 g y 3.66 mm, respectivamente). La semilla de C40 fue más vigorosa (germinación GEA = 99 % y velocidad de emergencia de radículas de semilla envejecida VEA = $5.94 \text{ radículas d}^{-1}$). TC produjo semillas con PS y LS mayores (2.95 g y 3.7 mm, respectivamente) pero menos vigorosas: las semillas que en cualquier etapa de su desarrollo fueron afectadas por TA, germinaron mejor y más rápido después de ser sometidas al tratamiento de envejecimiento acelerado.

Palabras clave: Semillas, calidad física, calidad fisiológica, vigor.

INFUENCE OF HIGH TEMPERATURE ON TOMATO SEED QUALITY

4.2.ABSTRACT

The increase in temperature as a consequence of climate change will limit agricultural production. There are few studies in tomato of the effect of high temperature (HT) during the development of the seed on its quality. In this research, physical and physiological quality parameters of HT seeds were evaluated, affecting different stages of their development. The native variety “Campeche 40” (C40), the “Money maker” variety (MM) and the experimental line (L52) were sown in the spring of 2020 using two sections of a greenhouse: one ventilated for the control treatment (TC, average maximum temperature TPM = 35.2 °C) and another with heating for the treatment of TA (AMT = 38.6 °C).

HT was applied in four stages of development of fruit of the 4th bunch: T1: p from anthesis, T2: 15 d after anthesis (DAA), T3: 30 DAA, T4: 45 DAA. The average moisture content of the seed of all the treatments was 7.2 %. C40 and MM produced a higher number of seeds per future (99 seeds fruit⁻¹) ($P \leq 0.01$). The weight of one thousand seeds (PS) and the seed length (LS) of MM was superior (2.97 g and 3.66 mm respectively). The C40 seed was more vigorous (germination GEA = 99 % and radicle emergence speed of aged seed VEA = 5.94 radicles d⁻¹). CT produced seeds with higher PS and LS (2.95 g and 3.7 mm, respectively) but less vigorous: the seeds that at any stage of their development were affected by HT, germinated more and faster after being subjected to the accelerated aging treatment.

Keywords: seeds, physical quality, physiological quality, vigor.

4.3.INTRODUCCIÓN

La temperatura es un factor definitorio del crecimiento de los cultivos y de las diferentes fases fenológicas de desarrollo de las plantas (Hatfield y Prueger, 2015). Mantener una temperatura favorable es muy importante para el crecimiento de las plantas porque la tasa máxima de crecimiento se produce dentro de un rango de temperatura relativamente estrecho. El óptimo térmico de crecimiento de la planta refleja componentes bioquímicos, genéticos (adaptación) y ambientales (aclimatación) (Taiz *et al.*, 2018). El aumento de la temperatura global observado durante el último siglo representa un reto para la producción agrícola, ya que sus efectos tienen un impacto sustancial en el rendimiento y la calidad de los productos obtenidos (Xu *et al.*, 2017), Los modelos climáticos prevén un calentamiento global de 1.5 °C en los próximos años respecto a los niveles preindustriales, y este fenómeno implica un aumento de la temperatura media en la mayoría de las regiones terrestres, así como episodios de calor extremo (IPCC, 2018) Lo que afecta el desarrollo de las plantas y su productividad.

La respuesta de las plantas a la temperatura alta (TA) depende de la etapa fenológica, además, cada especie responde a un rango definido de temperaturas máximas y mínimas que forman los límites del crecimiento observable (Hatfield y Prueger, 2015). En el caso del tomate (*Solanum lycopersicum* L.), la temperatura óptima de crecimiento es alrededor de 25 °C en el día y 15 °C en la noche (Bugbee y White, 1984), y existen pocos estudios sobre el impacto de la TA en el crecimiento y desarrollo de su semilla (Singkaew *et al.*, 2017; Delgado-Vargas *et al.*, 2018; Ruiz-Nieves *et al.*, 2021b).

La utilización de semillas de alta calidad constituye un elemento básico en la producción hortícola, puesto que estas semillas ofrecen mayor probabilidad de éxito en el establecimiento de la plántula (Taylor, 2020); lo que, al final de ciclo de cultivo, conlleva mayores rendimientos. Además, la

semilla de alta calidad mantiene mayor viabilidad durante el almacenamiento aún en condiciones no óptimas (Pichardo-González *et al.*, 2014). La calidad de semilla comprende aspectos genéticos, fitosanitarios, físicos (tamaño, volumen, etc.) y fisiológicos (viabilidad, capacidad germinativa, vigor) (Bewley *et al.*, 2013). Los componentes de la calidad final de la semilla se ven afectados por las condiciones de crecimiento de la planta madre principalmente durante la fase de desarrollo de la misma (Singkaew *et al.*, 2017).

El inicio del desarrollo de la semilla ocurre inmediatamente después de la polinización, cuando el óvulo se activa para iniciar la división celular y la histodiferenciación que formaran los tejidos del embrión y endospermo. Simultáneamente se presentan flujos de agua que expanden las células formadas y llevan compuestos que permiten la síntesis y almacenamiento de reservas. La maduración de la semilla se alcanza con la pérdida de agua (deseccamiento de tejidos) y el desarrollo de los procesos que permiten a la semilla sobrevivir con bajos contenidos de humedad (Taiz *et al.*, 2018). Así, la formación de la semilla, tradicionalmente se ha dividido en tres fases: i) histodiferenciación y expansión celular, ii) acumulación de reservas y iii) adquisición de tolerancia a la desecación (Martínez-Muñoz *et al.*, 2019).

El tomate es la segunda hortaliza más cultivada en el mundo y es muy apreciada por su valor nutricional que se considera como un agente contra radicales libres (anticancerígeno) (Pérez-Díaz *et al.*, 2020). México se considera centro de origen y domesticación de esta especie por lo que existe una gran diversidad de tipos de tomate lo cual representa una fuerte riqueza en recursos genéticos (Razifard *et al.*, 2020). En este sentido, la FAO (2015) considera que una manera de mitigar los efectos negativos de la TA, inherente al cambio climático, sobre la producción de cultivos es el uso de los recursos fitogenéticos.

Con el cambio climático actual, se considera que se superará el umbral térmico óptimo de crecimiento de las plantas. Por lo tanto, es importante comprender las alteraciones en los diferentes procesos fisiológicos que provocará dicho cambio climático, como el crecimiento y desarrollo de la semilla. Con todo lo anterior, en esta investigación se planteó evaluar los atributos de calidad física (tamaño y peso) y fisiológica (germinación, vigor, respiración y permeabilidad de membranas) de semilla de tomate de un genotipo nativo mejorado, otro mejorado genéticamente y uno comercial sometida a TA durante diferentes fases de su desarrollo.

4.4. OBJETIVO

Evaluar los parámetros de calidad física y fisiológica de semillas de tres variedades de tomate desarrolladas en temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.

4.5. MATERIALES Y MÉTODOS

4.5.1. Ubicación del sitio experimental y material vegetal

El experimento se llevó a cabo durante el ciclo primavera-verano 2020, en un invernadero convencional tipo túnel con ventana cenital y cubierta de polietileno blanco-lechoso, ubicado en Texcoco, México (19° 27' 51'' LN y 98° 54' 15'' LO, a 2,250 msnm).

Los genotipos usados fueron tres: la variedad “Money Maker” (MM) de origen europeo, considerada como referencia mundial en estudios de tomate (Ruiz-Nieves *et al.*, 2021a), cuya planta es de crecimiento indeterminado y sus frutos son de tipo bola; una variedad nativa denominada “Champeche 40” (C40) del programa de Mejoramiento Genético del Colegio de Postgraduados, que posee una planta de crecimiento indeterminado y fruto arriñonado, que es originaria de Campeche (de clima cálido-húmedo); y la línea denominada L52 (línea maternal del híbrido experimental L47 × L52 (“CH-F1”), cuyas plantas son de crecimiento determinado y los

frutos son tipo bola, esta línea es del programa de mejoramiento genético de la Universidad Autónoma Chapingo y sus orígenes geográficos remontan al noreste de México en un clima cálido semi-seco.

4.5.2. Manejo del cultivo y condiciones experimentales

La siembra se realizó el 29 de febrero de 2020 en charolas de poliestireno de 60 cavidades, con sustrato peat-moss (Premier, Sphagnum, Canadá). El riego se hizo solo con agua los primeros 15 d, después se realizó con Ultrasol inicial (Micro-Mix, Holanda) disuelto al 1 % hasta el momento de trasplante, el cual se realizó a los 45 d después de siembra. Las plántulas se trasplantaron en macetas de polietileno de 40 x 50 cm, con una mezcla de turba (Sunshine, no 3) y tezontle 30:70 v/v esterilizada con vapor de agua. El manejo agronómico del cultivo se realizó de acuerdo con las prácticas comerciales de la zona, la densidad de plantación fue de 3.5 plantas m⁻². Una vez realizado el trasplante la fertilización se realizó con solución nutritiva Steiner (1984) al 100 %, adecuada a cada etapa fenológica del cultivo, con conductividad eléctrica de 3.5 dSm⁻¹ y pH de 5.5 a 6. Los brotes laterales de las plantas fueron eliminados conforme aparecieron a modo de dejar un solo tallo principal. Cuando se presentaron hojas senescentes, éstas fueron removidas, esta práctica se realizó cada 15 d. Los racimos se ralearon para mantener únicamente 6 frutos por racimo.

El invernadero fue dividido en dos secciones: un compartimento de TA se acondicionó con un sistema de calefacción y circulación de aire y la otra sección de temperatura control (TC) solo contó con sistema de ventilación. La temperatura del aire dentro de cada condición, se registró con sensores Hobo (Onset Computer Corporation, EE.UU.) durante todo el experimento. Los sensores se programaron para realizar mediciones cada 15 min. Con los datos se obtuvieron promedios diarios.

Después del trasplante y hasta la antesis del cuarto racimo, todas las plantas crecieron en la condición TC. Para los diferentes niveles del factor fases de aplicación de temperatura alta (AT) se usaron los frutos del cuarto racimo de la manera siguiente: **T1**, plantas trasladadas en el momento de antesis a TA (0 días después de antesis, DDA); **T2**, plantas seleccionadas 15 DDA y trasladadas a TA; **T3**, plantas trasladadas 30 DDA a TA; **T4**, plantas trasladadas 45 DDA a TA; **TC**, plantas que no fueron trasladadas a TA. La unidad experimental se compuso de 20 plantas. Se estableció un experimento factorial de 15 tratamientos conformado por 5 niveles del factor de Aplicación de TA y 3 variedades, que fue analizado en un diseño experimental completamente al azar con 4 repeticiones.

Para la obtención de semilla de este experimento los frutos del cuarto racimo fueron cosechados en estado rojo maduro, grado 6 (Wan *et al.*, 2018) (Anexo 6). La recuperación de las semillas se realizó de forma manual con la conformación de 20 frutos bajo el método de fermentación: la pulpa y jugo de los frutos se dejaron fermentar por 48 h, pasado este tiempo la semilla se lavó con agua corriente mediante una esponja de fibra suave y un escurridor para retirar restos de mucílago (Anexo 7). Las semillas limpias se dejaron secar en toallas de papel a temperatura ambiente (25 °C) hasta alcanzar un peso constante. Posteriormente, fueron depositadas en sobres de papel y guardadas en un frasco de vidrio con cierre hermético grado laboratorio conteniendo perlas de sílica gel a 4 °C hasta su utilización 2 meses después.

4.5.3. Calidad física de la semilla

El número de semillas por fruto (NSP) se contó en 20 frutos al momento disectarlos para obtener la semilla. El contenido de humedad (CH) se determinó en 4 repeticiones de una muestra de 0.5 g de semilla previo al análisis de laboratorio, las semillas se secaron en una estufa convencional (3480, Thelco®, EE.UU.) a 103 °C durante 17 ± 1 h. El peso de mil semillas (PS) se obtuvo con el

procedimiento estándar de la ISTA (2021), se utilizaron cuatro repeticiones conformadas por ocho muestras de 100 semillas, se pesaron en una balanza PA2202 (Ohaus, China), con precisión de 0.001 g, multiplicando el promedio por 10. El largo (LS) y ancho (AS) de semilla se midieron en cuatro repeticiones de 100 semillas mediante procesamiento de imágenes con el programa Image J®; para ello, las semillas se escanearon en una impresora multifuncional (CANON g3100, Pixma, EE.UU.), donde se capturaron imágenes de 1200 dpi.

4.5.4. Calidad fisiológica de la semilla

Para la realización de la prueba de germinación (G) se sembraron cuatro repeticiones de 25 semillas en cajas de plástico (11 × 11 × 3.5 cm) sobre una capa de toallas de papel sanitas y se regaron con agua destilada, se colocaron en una cámara de germinación (SD8900, Seedburo®, EE.UU.) a 25 °C y luz constante. Después de 14 días se determinó el porcentaje de semillas germinadas (G) y muertas (SM) (ISTA, 2021). También se determinó la velocidad de emergencia (VE) de la radícula mediante conteos diarios. Con los valores obtenidos se calculó el índice de velocidad de emergencia de radículas (radículas d⁻¹) al final de la prueba de acuerdo con la fórmula de Maguire (1962) (Anexo 8).

Para evaluar el vigor de la semilla se realizó una prueba de envejecimiento acelerado (Navarro *et al.*, 2015); para ello, se establecieron cuatro repeticiones de 25 semillas colocadas en cajas de plástico y se sometieron a 45 °C y 100 % de humedad relativa por 72 h en estufa convencional (3480, Thelco®, EE.UU.). Después de este tratamiento, las semillas se sembraron en una prueba de germinación similar a la descrita anteriormente, en la que se evaluaron igualmente la germinación (GEA), las semillas muertas (SMEA) y la velocidad de emergencia de radícula (VEEA).

La respiración (R) se midió mediante la cuantificación del CO₂ liberado por la semilla durante el proceso de germinación. La tasa respiratoria se midió en cuatro repeticiones de 25 semillas a las 72 y 120 h de iniciada la imbibición de la semilla. Para esta cuantificación se utilizó un analizador de gases infrarrojo (LI-6400, LICOR Ne, EE.UU.) (Anexo 9).

La conductividad eléctrica de la solución de imbibición (CE) se determinó a partir del promedio de cuatro repeticiones de 50 semillas previamente pesadas, las cuales se sumergieron en 50 ml de agua desionizada por 48 h a 25 °C. Después de este periodo de imbibición, se midió la CE de la solución con un conductímetro compacto (Horiba, LAQUAtwin-EC-33, Japón).

4.5.5. Análisis estadístico

Con el objetivo de normalizar los datos de las variables medidas en porcentaje, previo al análisis de varianza, se transformaron los resultados mediante la función arco seno $\sqrt{X/100}$. Una vez transformados los datos, se realizó un análisis de varianza y una prueba de comparación de medias de Tukey ($P < 0.05$) con los paquetes estadísticos InfoSat Ver 2013 (UNC, Argentina) y R y su entorno de desarrollo integrado RStudio ver. 3.6.1.

4.6.RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.6.1. Condiciones de temperatura

La temperatura máxima promedio (TMP) en TC fue de 35.2 °C y en TA de 38.6 °C, es decir, la temperatura del micro-ambiente TA fue superior 3.4 °C. Las temperaturas promedio nocturnas para las dos secciones de invernadero fue de 15.2 °C (Figura 4.1).

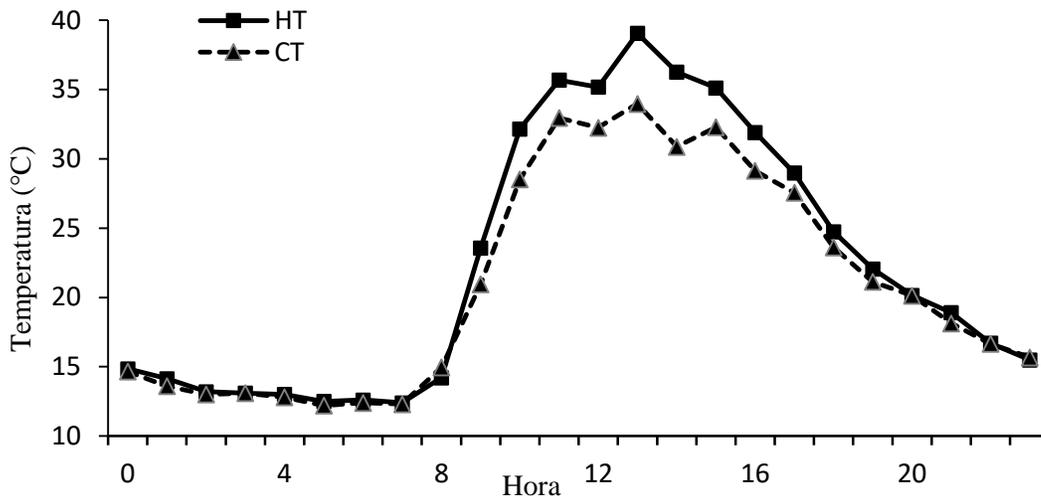


Figura 4.1. Comportamiento de la temperatura promedio de un día típico (12 de mayo 2020), dentro de los ambientes estudiados TA (temperatura alta) y TC (temperatura control).

TPM de TA superó por 13.6 °C a la temperatura óptima (25 °C) reportada para el crecimiento del cultivo de tomate y la temperatura media nocturna (15 °C) fue solo superior en 0.2 °C a la de ambos tratamientos (Bugbee y White, 1984). De acuerdo con Ruiz-Nieves *et al.*, (2021a), la temperatura nocturna es determinante en la calidad del fruto de tomate, la máxima calidad del fruto se alcanza a los 15 °C; mientras que no existe información al respecto para alcanzarla máxima calidad de la semilla.

4.6.2. Calidad física de la semilla

El contenido de humedad de las semillas (CH) de todos los tratamientos fue en promedio de 7.2 ± 0.3 % (valores no mostrados). De acuerdo con Taylor (2020), después de la cosecha, el CH de la semilla disminuye hasta ponerse en equilibrio dinámico con el ambiente que lo rodea; en este

experimento la semilla de todos los tratamientos fue beneficiada y almacenada de la misma forma, por lo que su contenido de humedad fue similar. Este porcentaje fue considerado bajo y que no interfiriera en el desempeño de las otras variables. La semilla de tomate entra en la clasificación de semillas ortodoxas que pueden permanecer viables por un largo periodo de tiempo durante su buen almacenamiento y son tolerantes a la pérdida de humedad o desecación alcanzando CH de hasta 5 a 10 % (ISTA, 2021).

Las fuentes de variación resultaron significativas en todas las variables de calidad física, excepto el efecto de la etapa de aplicación de temperatura alta (AT) sobre el número de semillas por fruto (NSP). Esto último indica que las etapas de aplicación de TA no indujeron cambios en los valores de NSP; es decir, que el NSP fue el mismo, ya sea que hayan sido trasladadas o no las plantas a la condición de AT. Lo anterior podría deberse a que la TA diurna no fue aplicada a todas horas durante el desarrollo de la semilla ya que, de acuerdo con Peet (2009), temperaturas diurnas permanentes superiores a 35 °C y nocturnas arriba de 21 °C reducen drásticamente la formación de semillas de tomate disminuyendo NSP (Cuadro 4.1.).

Cuadro 4.1. Cuadrados medios y nivel de significancia estadística, del análisis de varianza de las variables de calidad física de las semillas de tres genotipos de tomate (C40, MM y L52), sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.

FV	GL	NSP	PS	LS	AS
V	2	1672.89 **	0.75 **	1.76 **	0.67 **
AT	4	3981 ns	0.19 **	0.71 **	1.27 **
V × AT	8	3736.28 *	0.53 **	2.31 **	1.06 **
ERROR	14	1387.53	0.01	0.09	0.06

FV = fuente de variación; GL = grados de libertad V = variedad; AT = fases de aplicación de temperatura alta, GL = grados de libertad; NSP = número de semillas por fruto; PS = peso de mil semillas; LS = largo de semillas; AS = ancho de semillas; ** = altamente significativo ($P \leq 0.01$); * = significativo ($P \leq 0.05$); ns = no significativo.

El NSP fue mayor ($P \leq 0.05$) en las variedades C40 y MM (99 semillas fruto⁻¹) respecto a la L52 (Cuadro 4.2.) En la interacción V × AT solo se observaron diferencias significativas en la variedad nativa C40 (Figura 4.2. A) en donde, los tratamientos T1, T3 y TC resultaron con valores estadísticamente similares y más altos, aunque T1 y TC fueron iguales estadísticamente a T2 y T4. Así entonces, pareciera que en la variedad C40 someter a las semillas a la temperatura alta (TA) usada en este experimento, a partir de los 30 dda, podría favorecer el NSP.

La variedad MM produjo la semilla más pesada (PS de 2.97 g) y larga (3.66 MM). La semilla menos pesada fue de C40, pero también la más ancha (Cuadro 4.2.). En ambas variedades, los valores de peso de mil semillas (PS), largo de semilla (LS) y ancho de semilla (AS) se encuentran en el intervalo de medidas encontradas por Delgado-Vargas *et al.* (2018) quienes estudiaron la semilla de cuatro variedades de tomate, incluidas C40 y MM.

En cuanto a los tratamientos de aplicación de TA, el PS fue estadísticamente superior en el tratamiento control TC (2.95 g) y los valores más bajos se encontraron en T3 y T4 (2.73 g) en promedio. Lo que sugiere que la incidencia de TA en la etapa final del desarrollo de la semilla, probablemente en la fase final de acumulación de reservas, afecta negativamente PS. En longitud de semilla (LS), el tratamiento control (TC) sobresale nuevamente, aunque es similar estadísticamente a T2 y T3, los valores de LS de esos tres tratamientos fueron superiores a 3.65 MM. En la variable ancho de semilla el T4 fue superior estadísticamente y similar nuevamente a TC. Así podemos considerar que el tratamiento de temperatura control, cuya temperatura máxima promedio fue 3.4 °C menor que TA, produjo semillas con características físicas mayores. Esto pudo deberse a que la temperatura alta puede disminuir el periodo de llenado de la semilla, y por tanto su masa final, lo cual se ha observado en semillas de especies como garbanzo y soya (Wang *et al.*, 2006; Thuzar *et al.*, 2010). Asimismo, en trigo, Farooq *et al.* (2011) reportaron que cuando la temperatura es elevada entre la antesis y la madurez de la semilla, el rendimiento se reduce porque disminuye el tiempo en la translocación de fotosintatos a la semilla. Lo anterior indicaría probablemente que alguno de los procesos fisiológicos involucrados en la fase de acumulación de reservas tales como síntesis y translocación de fotoasimilados (Taiz *et al.*, 2018) se vieron afectados negativamente por dichos tratamientos, lo cual generó semillas menos pesadas y largas.

Cuadro 4.2. Comparación de medias por factor independiente de estudio para las variables de calidad física de las semillas de tres variedades de tomate (C40, MM y L52) sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.

Variedad	NSP (semillas fruto ⁻¹)	PS (g)	LS (MM)	AS (MM)
C40	99.0 a	2.70 c	3.58 b	2.67 a
MM	99.0 a	2.97 a	3.66 a	2.61 b
L52	53.3 b	2.77 b	3.58 b	2.61 b
DMS	25.3	0.039	0.04	0.03
AT				
T1	97.7 ns	2.83 b	3.59 b	2.64 bc
T2	65.60 ns	2.80 b	3.65 ab	2.60 c
T3	97.9 ns	2.73 c	3.50 c	2.54 d
T4	66.0 ns	2.74 c	3.65 ab	2.71 a
TC	88.7 ns	2.95 a	3.70 a	2.67 ab
DMS	38.3	0.05	0.06	0.05

DMS = diferencia mínima significativa; AT = fases de aplicación de temperatura alta; NSP = número de semillas por fruto; PS = peso de mil semillas; LS = largo de semilla; AS= ancho de semilla; Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente ($P \leq 0.05$).

En cuanto a los efectos de la interacción $V \times TA$ (Figura 4.2.), el genotipo L52 parece mantener una mayor calidad física de la semilla ante las temperaturas altas, puesto que en T1 (TA incidiendo permanentemente) se encontró un mayor PS (2.97 g) y sus valores de LS (3.74 MM) y AS (2.7 MM) se encuentran dentro del grupo más elevado. Por otra parte, T3 disminuyó las características físicas de la semilla produciendo el menor PS (2.71 y 2.47 g) y LS (3.6 y 3.36 MM) en MM y L52,

respectivamente; igualmente en la variable AS, aunque sus valores resultaron estadísticamente iguales que otros tratamientos de aplicación de TA.

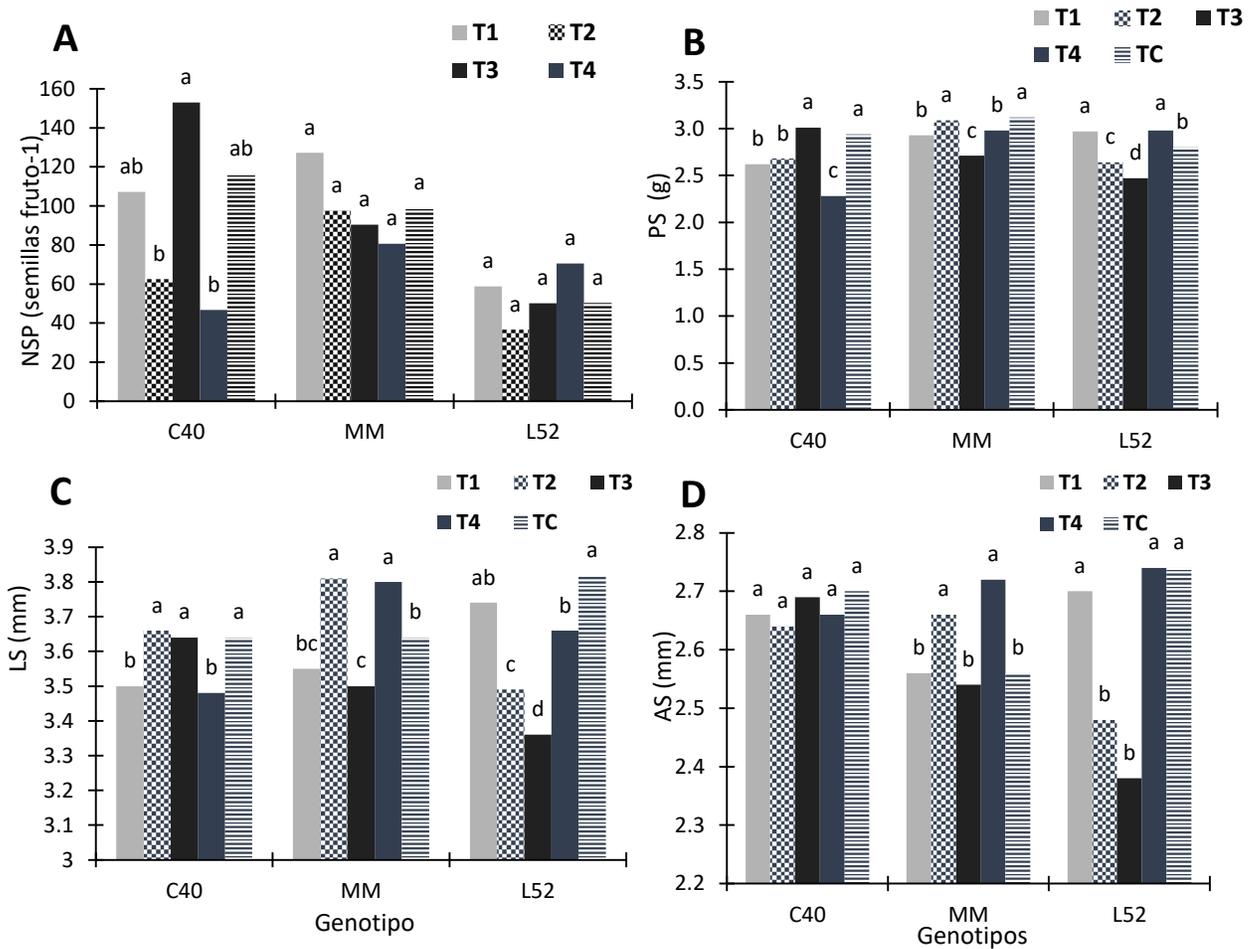


Figura 4.2. Efecto de la interacción genotipo × fases de aplicación de temperatura alta en variables de calidad física; A) Número de semilla por fruto; B) peso de mil semillas; C) largo de semilla; D) Ancho de semilla de tres variedades de tomate (C40, MM, L52).

4.6.3. Germinación, respiración y conductividad eléctrica de la solución de imbibición

El factor variedades (V) tuvo efectos altamente significativos ($P \leq 0.01$) en las variables de la prueba de germinación (% de germinación, % de semillas muertas y velocidad de emergencia) y la

respiración (R); además, no tuvo efecto sobre la conductividad eléctrica de la solución de imbibición (CE). La fuente de variación del efecto de la etapa de aplicación de temperatura alta (AT) no tuvo ningún efecto sobre las variables de la prueba de germinación, pero si lo tuvo sobre la R y CE (Cuadro 4.3.) Algo similar se encontró con la interacción $V \times AT$.

Cuadro 4.3. Cuadrados medios y nivel de significancia estadística, del análisis de varianza en variables de calidad fisiológica de las semillas de tres genotipos de tomate (C40, MM y L52), sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.

FV	GL	G	SM	VE	R 72 h	R 120 h	CE	GEA	SMEA	VEA
V	2	0.0033 **	0.0003 **	39.62 **	85.74 **	63.79 **	16.55 ns	0.0033 **	0.0017 **	43.75 **
AT	4	0.3261 ns	0.2882 ns	1.08 ns	3.68 *	25.41 **	170.98 **	0.0017**	0.0046 **	1.23 *
$V \times AT$	8	0.7241 ns	0.3972 ns	6.33 **	1.96 ns	11.97 **	48.2 **	0.097 ns	0.0046 **	1.15 *
ERROR	14	0.01	0.01	1.11	1.12	1.67	6.39	0.02	0.02	0.42

FV= fuente de variación; GL= grados de libertad V= variedad; AT= fases de aplicación de temperatura alta, GL=grados de libertad; G= germinación; SM = semillas muertas; VE= velocidad de emergencia de la radícula; R= respiración de semillas a 72 h, y 120 h; CE= conductividad eléctrica de la solución de imbibición; GEA= germinación después de envejecimiento acelerado; SMEA= semillas muertas después de envejecimiento acelerado; VEA= velocidad de emergencia de la radícula después de envejecimiento acelerado. **= altamente significativo ($P \leq 0.01$); *= significativo ($P \leq 0.05$); nsas= no significativo.

Los porcentajes de G fueron altos en los 3 genotipos (> 95 %), C40 y MM fueron similares estadísticamente, aunque sólo C40 superó a la línea L52 (Cuadro 4.4). De igual forma, la emergencia fue más rápida en las semillas de C40 (8.35 radículas d⁻¹) pero solo superó a la de MM (5.5 radículas d⁻¹). La velocidad de emergencia es considerada un parámetro del vigor de la semilla, una VE alta se relaciona con un mayor vigor (ISTA, 2021). La VE mayor de C40 se puede correlacionar con la respiración de la semilla durante la germinación; al inicio en la variable R 72 h, la semilla de esta variedad muestra un valor estadísticamente superior que desciende en R 120 h, mientras que en L52 y MM los valores se incrementan, siendo superior la respiración de L52. Esta variable se relaciona con el vigor de la semilla, la cual es controlada por la cantidad de sustratos respirables como los glúcidos. La respiración de la semilla provee energía requerida para la germinación (Taylor, 2020) y su intensidad depende de la funcionalidad de las mitocondrias (Taiz *et al.*, 2018). Por tanto, las semillas vigorosas requieren mayor aporte energético que las no vigorosas (Bewley *et al.*, 2013). Los valores de respiración encontrados en esta investigación se encuentran en el intervalo reportado por Ruiz-Nieves *et al.* (2021b).

Cuadro 4.4. Comparación de medias por factor independiente de estudio para variables de calidad fisiológica de las semillas de tres variedades de tomate (C40, MM y L52), sometidas a temperatura alta en diferentes etapas de su desarrollo.

V	G (%)	SM (%)	VE (radículas d ⁻¹)	R 72 h (nmol CO ₂ g ⁻¹ s ⁻¹)	R 120 h (nmol CO ₂ g ⁻¹ s ⁻¹)	CE (μScm ⁻¹ g ⁻¹)	GEA (%)	SMEA (%)	VEA (radículas d ⁻¹)
C40	99.20 a	0.60b	8.35 a	7.29 a	6.64 b	13.25	99.00 a	0.80 b	5.94 a
MM	97.00 ab	2.10 b	5.55 c	3.35 c	4.26 b	11.65	96.00 ab	4.00 ab	3.07 c
L52	95.80 b	4.40 a	7.19 b	6.42 b	7.75 a	13.2	92.40 b	7.20 a	3.88 b
DMS	2.3	2.2	0.80	0.81	0.98	1.93	3.83	3.61	0.49
AT									
T1	98.67	1.83	6.75	6.25 a	6.44 a	10.50 b	99.00 a	1.00 b	4.41 ab
T2	98.67	1.00	6.88	5.89 ab	7.68 a	11.58 b	99.00 a	1.00 b	4.38 ab
T3	97.00	2.67	7.53	6.08 ab	6.77 a	11.08 b	96.67 a	3.33 b	4.68 a
T4	96.33	3.00	6.98	5.23 ab	6.4 a	10.92 b	95.67 a	4.33 b	4.19 ab
TC	96.67	3.33	6.99	4.98 b	3.78 b	19.42 a	88.67 b	10.33 a	3.81 b
DMS	3.49	3.1	1.21	1.22	1.49	2.92	5.79	5.46	0.75

V = variedad; AT = fases de aplicación de temperatura alta; G = germinación; SM = semillas muertas; VE = velocidad de emergencia de la radícula; CE = conductividad eléctrica de la solución de imbibición; R = respiración de semillas a las 74 h, y 120 h; GEA = germinación después de envejecimiento acelerado; SMEA = semillas muertas después de envejecimiento acelerado; VEA = velocidad de emergencia de la radícula después de envejecimiento acelerado; DMS = diferencia mínima significativa; Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente ($P \leq 0.05$).

La conductividad eléctrica de la solución de imbibición (CE) fue mayor en las semillas producidas en TC ($19.42 \mu\text{Scm}^{-1} \text{g}^{-1}$) y menor en el resto de los tratamientos (Cuadro 4.4). Siendo inversamente proporcional a la respiración. Por otra parte, al medir la conductividad eléctrica de la solución de imbibición se miden los solutos liberados por las semillas lo cual es inversamente proporcional a la germinabilidad y vigor de estas, pues se considera que una mayor CE indica que

la organización o integridad de las membranas es deficiente (Bewley *et al.*, 2013). La prueba CE es igualmente considerada una prueba que mide el vigor de la semilla (ISTA, 2021).

4.6.4. Envejecimiento artificial y vigor de semilla

El efecto de las fuentes de variación resultó significativo en las variables de evaluadas en semillas envejecidas (GEA, SMEA y VEA), excepto para el efecto de la interacción $V \times AT$ sobre GEA, (Cuadro 4.3.).

Tradicionalmente la prueba de envejecimiento acelerado se usa para evaluar el vigor de semillas. La germinación de semilla envejecida (GEA) y la velocidad de emergencia de esta semilla (VEA) fue mayor en la variedad C40, lo que indica un mayor vigor de su semilla como se mencionó anteriormente (Cuadro 4.4.).

En cuanto al efecto de AT sobre estas variables, se puede constatar que TC tuvo un menor GEA y VEA (aunque similar estadísticamente a otros) y mayor SMEA lo cual indica un menor vigor de la semilla de ese tratamiento respecto a cualquiera de los otros que fueron sometidos a TA (Cuadro 4.4.).

Así entonces, las semillas que en cualquier etapa de su desarrollo fueron afectadas por TA, germinaron más y más rápido después de ser sometidas al tratamiento de envejecimiento acelerado, lo que podría indicar que, las semillas habrían adquirido mayor tolerancia a condiciones extremas de temperatura debido a la condición en que se desarrollaron. Aunque este aspecto tendrá que ser estudiado detalladamente en investigaciones posteriores ya fue sugerido anteriormente por Delgado-Vargas *et al.*, (2018).

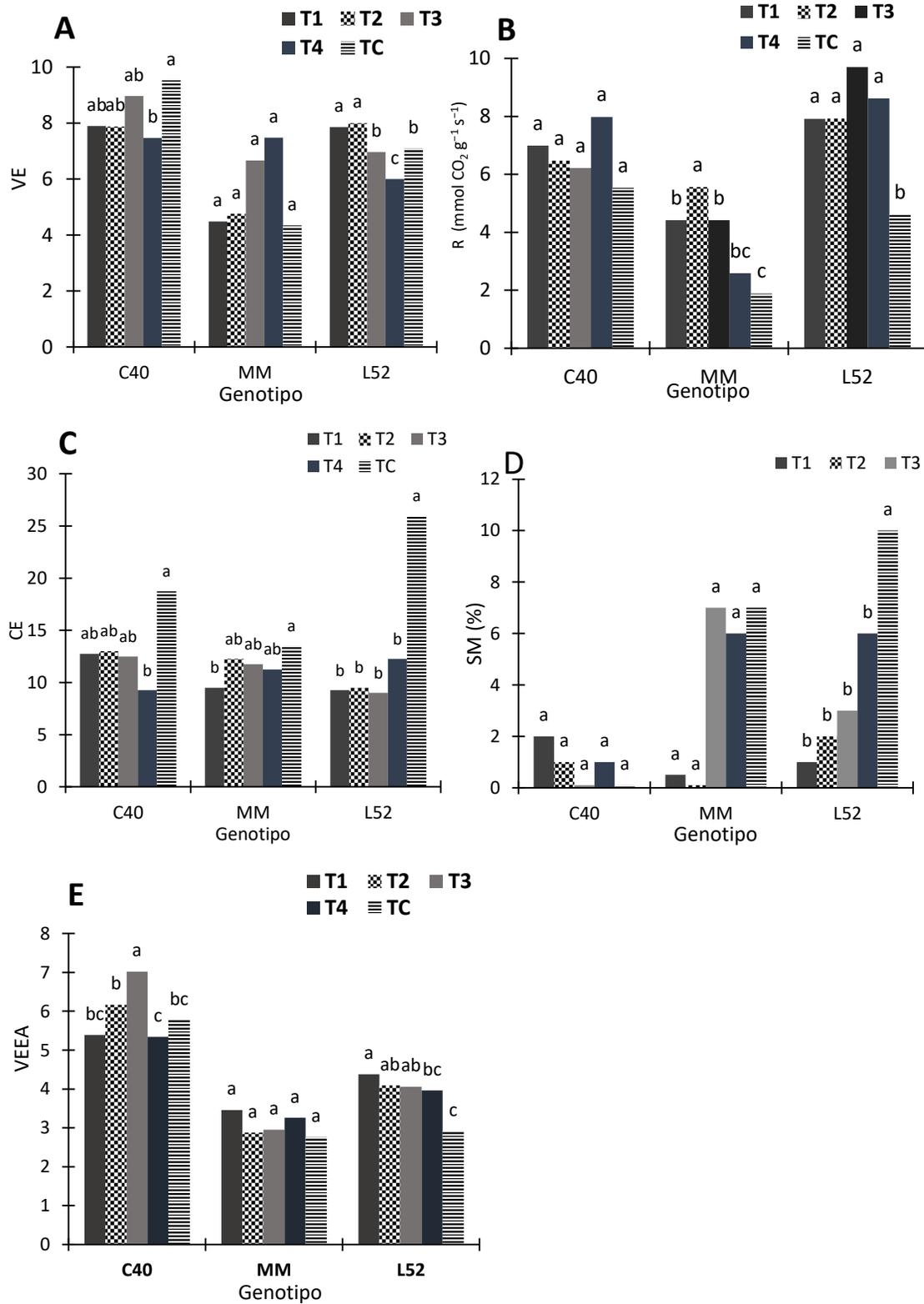
Por otra parte, al considerar el efecto de TA sobre las variables de calidad física (peso y tamaño) de las semillas y su influencia sobre los diferentes componentes del vigor, se muestra un efecto

contrario. De manera general, TA disminuye el valor de las características físicas de la semilla, pero aumenta su vigor. De acuerdo con Taiz *et al.*, (2018) cada proceso vegetal podría tener una temperatura máxima fisiológica diferente. Por lo que aquí se demostraría que el proceso de acumulación de reservas, que da como resultado el peso de la semilla es más susceptible a la TA que la fase final de la formación de la semilla, periodo en el cual se adquieren los atributos de vigor (Martínez-Muñoz *et al.*, 2019).

En la interacción G por AT para VE se observa que los tratamientos no modifican la velocidad de emergencia de radículas para C40 o MM, pero para L52 la TA reduce significativamente la VE para (T4) (Figura 4.3. A). La respiración de C40 no fue modificada en ningún tratamiento de TA, para MM la R aumenta significativamente en (T2) y disminuye significativamente en (T4 y TC), para L52 la respiración se ve severamente reducida en semillas que crecieron en TC (Figura 4.3. B).

La CE de la solución de imbibición de semillas a las 24 h de evaluación es estadísticamente superior cuando la semilla es proveniente de TC, ningún tratamiento de TA aumento la CE de los genotipos (Figura 4.3. C). El porcentaje más alto de semillas muertas (SM) se encontró para la L52 en el tratamiento TC (Figura 4.3. D).

La VEEA es afectada para C40 en el (T3) aumenta y en (T4) se reduce estadísticamente, no hay efecto de algún tratamiento para MM, para L52 la VEEA es mayor para T1 y estadísticamente menor para TC (Figura 4.3. E).



Cuadro 4.5. Interacción genotipo ambiente de; A) VE = velocidad de emergencia de radículas a los 14 d; B) R = respiración de semillas de la solución de imbibición a las 96 h; C) CE =

conductividad eléctrica de la solución de imbibición a las 24 h; D) SM = porcentaje de semillas muertas. E) VEEA = velocidad de emergencia de la radícula a los 14 d de semillas después de envejecimiento acelerado

4.7.CONCLUSIONES

La temperatura máxima promedio 35.2 °C favoreció las características físicas de la semilla (peso de mil semillas, largo y ancho). En contraste, el tratamiento de temperatura alta cuya TMP de 38.6 °C mejoró las características fisiológicas produjo (semillas con mayor vigor: respiración más alta, menor conductividad eléctrica de la solución de imbibición).

La TA presentó mejor germinación y velocidad de emergencia de semillas después de envejecimiento acelerado. Las semillas de la variedad nativa C40 fueron más vigorosas a pesar de ser de menor tamaño y menor peso.

CONCLUSIONES GENERALES

- ✓ Es importante continuar con investigaciones dirigidas al aumento de temperatura en la agricultura, ya que se observó que un aumento de pocos grados provoca cambios morfológicos y fisiológicos en la planta, además de modificaciones en componentes de sabor y nutricionales de los frutos y modifica la calidad física y fisiológica de la semilla de tomate.
- ✓ Será importante comprender los cambios fisiológicos ocasionados por el aumento de temperatura, lo cual permitirá que las plantas se adapten o resistan mejor a los problemas ocasionados por el cambio climático.
- ✓ Existen campos que han sido muy poco estudiados, como el efecto de altas temperaturas en el desarrollo y calidad de semillas de muchas especies de importancia agrícola, aspecto que debe ser estudiado rápidamente.

LITERATURA CITADA

- Abdelmageed**, A. H., Gruda, N. and B. Geyer. (2003). Effect of high temperature and heat shock on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) genotypes under controlled conditions. In: Conference on International Agricultural Research for Development. Deutscher Tropentag, October 8-10, Göttingen, Germany. pp: 8-10. Disponible en; <https://www.tropentag.de/2003/abstracts/full/50.pdf>
- Adams**, S. R., Cockshull, K. E. and Cave, C. R. J. (2001). Effect of temperature on the growth and development of tomato fruit. *Annals of Botany* 88: 869-877. doi.org/10.1006/anbo.2001.1524.
- Affah**, E. N., Murti, R. H., and Nuringtyas, T. R. (2019). Metabolomics approach for the analysis of resistance of four tomato genotypes (*Solanum lycopersicum* L.) to root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*). *Open life sciences*,14(1): 141-149.
- Ahmad**, A., Diwan, H., and Abrol, Y. P. (2010). "Global climate change, stress and plant productivity," in *Abiotic Stress Adaptation in Plants: Physiological, Molecular and genome foundation*, eds A. Pareek, S. K. Sopory, H. J. Bohnert, and Govindjee. Springer Science+Business Media B. V. 503–521 pp.
- Almeselmani**, M., Deshmukh, P. S., Sairam, R. K., Kushwaha, S. R., and Singh, T. P. (2006). Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant science*, 171 (3): 382-388. doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.04.009.
- Álvarez-Hernández**, J. C., Cortez-Madrigal, H., y García-Ruiz. I. (2009). Exploración y caracterización de poblaciones silvestres de jitomate (*Solanaceae*) en tres regiones de Michoacán, México. *Polibotánica* 28: 139-159. <http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-27682009000200007>.
- Anglés-Marín** A. (2001). Control climático y ciclo de cultivo. *Horticultura: Revista de industria, distribución y socioeconomía hortícola: frutas, hortalizas, flores, plantas, árboles ornamentales y viveros*, 152: 28-34. Disponible en; <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=171116>
- Anton**, D. D., Matt, P., Pedastsaar, I., Bender, R., Kazimierczak, M., Roasto. T., and Püssa. T. (2014). Three-year comparative study of polyphenol contents and antioxidant capacities in fruit of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars grown under organic and conventional conditions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 62: 5173-5180. doi.org/10.1021/jf500792k.
- Azzi**, L., Deluche, C., Gévaudant, F., Frangne, N., Delmas, F., Hernould M., and Chevalier, C. (2015). Fruit growth-related genes in tomato. *Journal of Experimental Botany* 66 (4): 1075-1086. doi.org/10.1093/jxb/eru527.
- Ayala-Tafoya**, F., Zatarain-López, D. M., Valenzuela-López, M., Partida-Ruvalcaba, L., Velázquez-Alcaraz, T. D. J., Díaz-Valdés, T., y Osuna-Sánchez, J. A. (2011). Crecimiento y rendimiento de tomate en respuesta a radiación solar transmitida por mallas sombra. *Terra Latinoamericana*, 29 (4): 403-410. Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0187-57792011000400403&script=sci_arttext

- Bacallao, M. F., y Gil, M. Álvarez.** (2015). Aspectos relacionados con el estrés de calor en tomate (*Solanum lycopersicum L.*). *Cultivos Tropicales*, 36: 77-95. disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=193243640008>
- Baldwin, E. A., Scott, J. W., Einstein, M. A., Malundo, T. M., Carr, B. T., Shewfelt, R. L., and Tandon, K. S.** (1998). Relationship between sensory and instrumental analysis for tomato flavor. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 123 (5): 906-915. doi: <https://doi.org/10.21273/JASHS.123.5.906>
- Barraza, F. V., Fischer, G., y Cardona, C. E.** (2004). Estudio del proceso de crecimiento del cultivo del tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*) en el Valle del Sinú medio, Colombia. *Agronomía Colombiana*, 22 (1): 81-90. doi:<https://www.redalyc.org/pdf/1803/180317823011.pdf>
- Barrientos, Llanos, H., del Castillo Gutiérrez, C. R., y García Cárdenas, M.** (2015). Análisis de crecimiento funcional, acumulación de biomasa y translocación de materia seca de ocho hortalizas cultivadas en invernadero. *Revista de Investigación e Innovación Agropecuaria y de Recursos Naturales*, 2 (1): 76-86. doi: <http://www.scielo.org.bo/scielo.php?pid=S2409-16>
- Bernal, L. I.** (1994). Aspectos bioquímicos de la germinación y deterioro. Departamento de bioquímica y Vegetal. Facultad de Química, UNAM. México. 108p.
- Berrie, A. M. M.** (1984). Germination and dormancy. *Advanced plant physiology*, 440-468 p.
- Bewley, J. D.** (1986). Membrane changes in seeds as related to germination and the perturbations resulting from deterioration in seed storage. In: *Physiology of the seed deterioration*. M.B. McDonald Jr. and C.J. Nelson Eds. CCSA: Madison, USA. 22 pp.
- Bewley, J. D. and Black, M.** (1994). *Seeds: Physiology of development and germination*. 2nd Ed. Plenum Press. New York, USA. 367 pp.
- Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, W. H. M., y Nonogaki, H.** (2013). *Seeds. Physiology of development, germination and dormancy*. New York, USA: Springer. 392 pp.
- Bhandari, S. R. and Lee, J. G.** (2016). Ripening-dependent changes in antioxidants, color attributes, and antioxidant activity of seven tomatoes (*Solanum lycopersicum L.*) cultivars. *Journal of analytical Methods in Chemistry*. 1: 13. doi/10.1155/2016/5498618.
- Bitá, C. E., Zenoni, S., Vriezen, W. H., Mariani, C., Pezzotti, M. and Gerats. T.** (2011). Temperature stress differentially modulates transcription in meiotic anthers of heat-tolerant and heat-sensitive tomato plants. *BMC Genomics* 12: 384. doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-384>
- Bitá, C., y Gerats, T.** (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*. 4: 273. doi.org/10.3389/fpls.2013.00273.

- Bonhomme, R.** (1993). The solar radiation: characterization and distribution in the canopy. In: Varlet-Grancher, C et al. (Eds). Crop structure and light microclimate; characterization and applications INRA. (France). 17-28 pp.
- Boote, J. K., Rybak, M. R., Scolberg J. M. and Jones, J. W.** (2012). Improving the crop growth-tomato model for predicting growth yield response to temperature. American society for Horticultural Science. 47: 1038-1049 p. doi.org/10.21273/HORTSCI.47.8.1038.
- Bugbee, B., White, J.W.** (1984). Tomato growth as affected by root zone temperature and the addition of gibberellic acid and kinetin to nutrient solutions. American Society for Horticultural Science 109: 121-125. https://doi.org/10.2503/jjshs1.MI-001
- Carvalho, H. A., Chitarra, A. B., Chitarra, M. I. F.** (2001). Efeito da atmosfera modificada sobre componentes da parede celular da goiaba. Ciência Agrotécnica, Lavras, 25 (3): 605– 615. Disponible en: https://pdfs.semanticscholar.org/7579/
- Casanova, A.S., Gómez O., Pupo, F., Hernández, M., Chailloux, M., Depestre, T., Hernández, J.C., Moreno, V., León, M., Igarza, A., Duarte, C., Jiménez, I., Santos, R., Navarro, A., Marrero, A., Cardoza, O., Piñeiro, F., Arozarena, N., Villarino, L., Hernández, M.T., Salgado, J.M., Socorro, A., Cañet, F., Rodríguez, A., Osuna, A.** (2007). Producción protegida de plántulas de tomate. Manual para la producción protegida de hortalizas. Ministerio de la Agricultura. “Liliana Dimitrova”, La Habana, Cuba. 138 pp. Disponible en: http://www.mag.go.cr/bibliotecavirtual/F01-10921.pdf
- Chen, F.** (2014). Plant Development. Plant Sciences. University of Tennessee. http://slideplayer.com/slide/5664539/ (Consultado 05 agosto 2021).
- Colaric, M., Stampar, F., Hudina, M.** (2007). Content levels of various fruit metabolites in the ‘Conference’ pear response to branch bending. Scientia Horticulturae. 113: 261-266. doi.org/10.1016/j.scienta.2007.03.016.
- Comlekcioglu, N., Simsek, O., Boncuk, M., and Aka-Kacar, Y. I.** (2010). Genetic characterization of heat tolerant tomato (*Solanum lycopersicon*) genotypes by SRAP and RAPD markers. Genetics and molecular research, 9 (4): 2263-2274. doi: https://geneticsmr.com/year2010/vol9-4/pdf/gmr876.pdf
- Copeland, L. O., and McDonald, M. B.** (2001). Principals of Seed Science and Technology. 4th ed. Burgues Publishing Company. 122-169 pp.
- Debjit, B., Sampath, K. K. P., Sharavan, P., and Shweta, S.** (2012). Tomato-A Natural Medicine and Its Health Benefits. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. 1:1. pp. 33-43. doi: https://www.phytojournal.com/archives/2012/vol1issue1/PartA/3.pdf
- Delwiche, M. J.** (1987). Theory of fruit firmness sorting by impact forces. Transactions of the ASAE. 30 (4): 1160-1171. doi: 10.13031/2013.30537
- Delgado-Vargas, V. A., Magdaleno-Villar, J. J., Ayala-Garay, Ó. J., y Garfias-Sánchez, D.** (2018). Seed quality of three native tomato varieties and a commercial one produced under

- high temperatures. *Revista Chapingo. Serie horticultura*, 24(3): 215-227. doi.org/10.5154/r.rchsh.2018.04.009.
- Desai**, B. B., Kotecha, P.M. and Salunkhe, D. K. (1997). Seed Morphology and development. In: *Seeds Handbook: biology, production, processing and storage*. Marcel Dekker Inc. USA. 7-22 pp.
- Díaz**, Caravantes, R. E. (2018). Vulnerabilidad y riesgo como conceptos indisociables para el estudio del impacto del cambio climático en la salud. *Región y sociedad*, 30: 73. /doi.org/10.22198/rys.2018.73.a968
- Ebadi**, M. T., Sefidkon, F., Azizi, M., and Ahmadi, N. (2016). Effects of air velocity and infrared radiation intensity on drying factors of lemon verbena (*Lippia citriodora Kunth.*). *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 32 (1): 161-173. Retrieved from <https://www.researchgate.net/profile/Mohammad-Taghi-Ebadi/publication/>
- Esau**, K. (1987). *Anatomía de las plantas con semillas*. Editorial Omega, Barcelona, España. 512 p.
- FAO**. Food and Agriculture Organization. (2015). La diversidad genética: una herramienta secreta para luchar contra el cambio climático: <http://www.fao.org/news/story/es/item/275178/icode/>. (Consultado el 18 junio 2020).
- FAOSTAT**, (2018). Food and Agriculture Organization of the United Nations Statistics Division website: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/>. (Consultado el 10 de agosto del 2020).
- Farooq**, M., Bramley, H., Palta, J. A. and Siddique, K. H. M. (2011) Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences* 30: 1–17.
- Fischer**, G., y Pérez, C. P. (2012). Efecto de la radiación solar en la calidad de los productos hortícolas. In *Memorias del Congreso Internacional de Hortalizas en el Trópico (en CD)* 28-30 pp.
- Florido-Bacallao**, M., y Álvarez-Gil, M. (2015). Aspectos relacionados con el estrés de calor en tomate (*Solanum lycopersicum L.*). *Cultivos Tropicales*, 36(1): 77-95. http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0258-59362015000500008
- Gallardo**, K., Signor, C., Vandekerckhove, J., and Thompson. D. (2003). Proteomic of *Medicago truncatula* seed development establishes the time frame of diverse metabolic processes related to reserve accumulation. *Plant Physiology*: 664-682 pp.
- Gall**, G., Colquhoun, I. J., Davis, A. L., Collins, G. J., and Verhoeyen, M. E. (2003). Metabolite profiling of tomato (*Lycopersicon esculentum*) using ¹H NMR spectroscopy as a tool to detect potential unintended effects following a genetic modification. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(9): 2447-2456.
- García**, F. P., y Villamil, J. M. P. (2001). Viabilidad, vigor, longevidad y conservación de semillas. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Secretaria General de Estructuras. 16 pp.

- Garruña-Hernández, R., Orellana, R., Larque-Saavedra A., and Canto. A. (2014)** Understanding the physiological responses of a tropical crop (*Capsicum chinense* Jacq.) at high temperature. PLoS ONE 9.
- Gautier, H., Diakou-Verdin, V., Benard, C., Reich, M., Buret, M., Bourgaud, F., Posëssel, J. L., Caris- Veyrat, C., and Génard, M. (2008).** How does tomato quality (sugar, acid, and nutritional quality) vary with ripening stage, temperature, and irradiance. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 56(4): 1241-1250. doi: 10.1021/jf072196t
- Gent, M. P. N. (2007).** Effect of degree and duration of shade on quality of greenhouse tomato. American Society for Horticultural. 42 (3): 514-520. doi:10.21273/HORTSCI.42.3.514
- Geilfus, C. M. (2019).** Controlled environment horticulture. Quality of vegetables and medicinal plants. Springer Nature. Switzerland. 233 p. doi.org/10.1007/978-3-030-23197-2
- Gómez, O., Casanova, A., Cardoza, H., Piñeiro, F., Hernández, JC., Murguido, C., León, M., y Hernández, A. (2010).** Guía técnica para la producción del cultivo del tomate. Editora Agroecología. Biblioteca ACTAF. IIH “Liliana Dimitrova”, La Habana, Cuba. 49 p.
- Gómez, de Enciso, C. (2012).** Ecofisiología en hortalizas. Manual para el cultivo de hortalizas. Produmedios, Bogotá. 55-72 p.
- Guzmán, A., Corradini, F., Martínez, P., Allende, M., Abarca, P., y Ferlmer, S. (2017).** Manual de cultivo del tomate al aire libre. Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Santiago de Chile-Chile. 96 p.
- Hatfield, J. L. y Prueger J. H. (2015).** Temperature extremes: Effect on plant growth and development. Weather and Climate Extremes, 10(Part A), 4–10. doi: 10.1016/j.wace.2015.08.001
- Hemaprabha, E., Balasaraswathi, R. (2008).** Internal quality characterization and isolation of lycopene specific genes from tomato. Journal of Applied Horticulture, 10: 21-24. http://horticultureresearch.net/jah/2008_10_1_24_29.PDF
- Hoshikawa, K., Pham, D., Ezura, H., Schafleitner, R., and Nakashima, K. (2021).** Genetic and Molecular Mechanisms Conferring Heat Stress Tolerance in Tomato Plants. Frontiers in Plant Science.12: 786688. doi: 10.3389/fpls.2021.786688. PMID: 35003175; PMCID: PMC8739973.
- Ibrahim, E. S. Z. (2016).** Tomato Breeding for Heat Stress Conditions. European Journal of Academic Essays, 3 (2): 87-93.
- Iba, K. (2002).** Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. Annual Review of Plant Biology. 53: 225-245. doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100201.160729.
- Iglesias, N. y Muñoz, A. (2007).** Comparacion de la transmission de la radiación fotosinteticaente activa (PAR) en invernaderos al norte de la Patagonia. Horticultura Argentina. 26 (60): 10-16 <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=DJ2012066701>

- Ilahy, R., Hdidier, C., Lenucci, M. S., Tlili I., and Dalessandro. G. (2011).** Antioxidant activity and bioactive compound changes during fruit ripening of high-lycopene tomato cultivars. *Journal of Food Composition and Analysis* 24 (4): 588-595.
- International Seed Testing Association (ISTA). (2021).** International rules for seed testing. ISTA, Zurich, Switzerland. 19 Chapter; 429 p. doi.org/10.15258/istarules.2021
- IPCC, (2013).** The physical science basis. Contribution of working group into the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. IPCC. United Kingdom y USA. 216-220 p.
- IPCC. (2018).** SuMMary for Policymakers. In: Global Warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. In Press.
- Islam, M. T. (2011).** Effect of temperature on photosynthesis, yield attributes and yield of tomato genotypes. *International Journal of Agricultur*, 2(1): 8-11. <https://www.researchgate.net/profile/Md-Islam-Effect-of-temperature-on-photosynthesis-yield-attributes-and-yield-of-tomato-genotypes.pdf>
- Jaramillo-R, A., Areila-P. J., Montoya-R. E. and Quíroga-Z. F. (2006).** La radiación solar; consideraciones para su estudio en las plantaciones de café (*Coffea arabica l.*). Meteorología. Colombia. Bogotá, D. C. Colombia. 11 p.
- Jarma-Orozco, A., Cardona Ayala, C., and Araméndiz Tatis, H. (2012).** Effect of climate change on the physiology of crop plants: A review. *Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica*, 15 (1): 63-76. doi.org/10.31910/rudca.v15.n1.2012.803
- Jones, J. B. (2013).** Instructions for Growing Tomatoes in the Garden and Green-House. GroSystems, Anderson, SC, USA 123 p.
- Karipcin, M. Z., Dinç, S., Kara, M., Kahraman, S. D., Alp, I. E., and Cicekci, H. (2016).** High temperature-tolerant tomato lines: bioactive compounds. *Journal für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit*, 11, 117-125. doi.org/10.1007/s00003-016-1021-9
- Kim, K., Deka, H., Woo, C., Shagol, C., and Tong. M. (2010).** Isolation and evaluation of inoculation effect of azospirillum sp. on growth, colonization and nutrient uptake of crops under green house condition. 19th World congress of soil science, Soil solutions for changing world. Brisbane, Australia. 1-6 p.
- Kóppen, W. (1884).** Die Wärmezonen der Erde, nach der Dauer der heissen, gemässigten und kalten Zeit und nach der Wirkung der Wärme auf die organische Welt betrachtet. *Meteorologische Zeitschrift*, 1 (21): 5-226.

- Kubien, D., Von Caemmerer, S., Furbank, R., Sage, R. (2003).** C4 photosynthesis at low temperature. A study using transgenic plants with reduced amounts of Rubisco. *Plant Physiol.* 132 (3): 1577-1585
- Krzyzanowska, J., Czubacka A. and Oleszek. W. (2010)** Chapter 7: Dietary phytochemicals and human health. *Bio-Farms for Nutraceuticals: Funcional Food and Safety Control by Biosensors.* 75-97 pp.
- Krzyzanowski, F. C., Vieira, R. D. and França Neto, J. B. (1999).** Vigor de sementes: conceitos e testes. ABRATES. Londrina, Brasil. 218 pp.
- Larcher, W. (2003).** Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer Science y Business Media. 665–675 pp.
- Li, L. Aro, E. M. and Millar, H. (2018).** Mechanisms of photodamage and protein turnover in photoinhibition. *Trends in Plant Science* 23 (8): 667-676. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.05.004>
- Marcos, Filho, J. (2011).** Testes de vigor: dimensão e perspectivas. *Seed News.* Disponible en: <https://seednews.com.br/artigos/1111-testes-de-vigor-dimensao-e-perspectivas-edicao-janeiro-2011>
- Martínez-Muñoz, M., Ayala-Garay O. J., Aguilar-Rincón V. H., Conde- Martínez V. y Coronatorres T. (2019).** Seed quality and LEAprotein expression in relation to fruit maturation and postharvest storage of two chilies types. *The Horticulture Journal* 88(2): 245-252. doi: 10.2503/hortj.UTD-04.
- Maguire, J. D. (1962).** Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science.* 2: 176-177.
- Matthews, S., Noli, E., Demir, I., Khajehhosseini, M. and Wagner, M.H. (2012).** Evaluation of seed quality: from physiology to international standardization. *Seed Science Res.* 22: 69. doi: <https://doi.org/10.1017/S0960258511000365>
- McDonald, M. B. (1999).** Seed deterioration: physiology, repair and assessment. *Seed Science and Technology* 27:177 pp.
- Moretti, C. L., Mattos, L. M., Calbo, A. G., and Sargent, S. A. (2010).** Climate changes and potential impacts on postharvest quality of fruit and vegetable crops. *Food Research International*, 43 p. doi.org/10.1016/j.foodres.2009.10.013.
- Navarro, M., Febles, G., y Herrera, R. S. (2015).** El vigor, elemento indispensable de la calidad de las semillas. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 49(4): 447-458.
- Nuez, F. (1995).** El cultivo del tomate. Mundi-Prensa. Madrid, España. 793 p.
- OMM, Organización Meteorológica Mundial. (2017).** WMO Guidelines on the Calculation of Climate Normals. WMO-No.1203. 29 pp. Disponible en: https://library.wmo.int/opac/index.php?lvl=notice_display&id=20130#.WxAZCoq-lph “Consultado 16 de agosto 2020”.

- Oren-Shamir, M., Gussakovsky E. E., Spiegel E., Nissim-Levi A., Ratner K., Ovadia R., Giller Y. E. and Shahak. (2001).** Mallas de sombreo de color pueden mejorar la producción y la calidad de ramas decorativas verdes (*Pittosporum variegatum*). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 76:353-361.
- Orozco, A. J., Ayala, C. C., y Tatis, H. A. (2012).** Efecto del cambio climático sobre la fisiología de las plantas cultivadas: una revisión. *Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica*. 15 (1): 63 – 76.
- Peet, M. M. (2009).** Physiological disorders in tomato fruit development. *Acta Horticulturae*, no. 821, pp. 151-160, ISSN 0567-7572, 2406-6168, doi: 10.17660/ ActaHortic.2009.821.16.
- Pérez-Camacho, I., Ayala-Garay, Ó. J., González-Hernández, V. A., Carrillo-Salazar, J. A., Peña-Lomelí, A., y García-de los Santos, G. (2008).** Indicadores morfológicos y fisiológicos del deterioro de semillas de tomate de cáscara. *Agrociencia*, 42 (8): 891-901. Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-31952008000800004&script=sci_arttext
- Pérez-Cerda, F. J., Carballo –Carballo, A., Santacruz-Varela, A., Hernández-Livera, A. y Molina-Moreno, J. C. (2007).** Calidad fisiológica en semillas de maíz con diferencias estructurales. *Agricultura Técnica en México* 33: 53-61. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0568-25172007000100006&script=sci_arttext
- Pérez-Díaz, F., Arévalo-Galarza, M., Pérez-Flores, L. J., Lobato-Ortiz, R., and Ramírez-Guzmán, M. E. (2020).** Fruit growth and postharvest characteristics of native tomato genotypes (*Solanum lycopersicum* L.). *Revista fitotecnia mexicana*, 43(1): 89-99. doi.org/10.35196/rfm.2020.1.89.
- Pék, Z., Szuvandzsiev, P., Nemenyi, A., Helyes, L. y Lugasi, A. (2011).** The effect of natural light on changes in antioxidant content and color parameters of vine-ripened tomato (*Solanum lycopersicum* l.) *Fruit. American Society for Horticultural*. 46: 583–585. doi.org/10.21273/HORTSCI.46.4.583.
- Picardi, L. (2010).** Tomates silvestres: color y sabor con larga vida. Consultado en <http://www.fcagr.edu.com.ar>. (Consulta 16 junio de 2021).
- Pichardo-Gonzalez, J. M., O. J. Ayala-Garay, H. V. González-Hernández, C.M. Flores-Ortíz, J. A. Carrillo-Salazar, A. Peña-Lomelí, y A. Robledo-Paz. (2010).** Calidad fisiológica, ácidos grasos y respiración en semillas de tomate de cáscara deterioradas artificialmente. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33: 231-238. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S018773802010000300007&script=sci_arttext.
- Picquart, M., y Morales, I. C. (2017).** De la temperatura y su medición. *Latin-American Journal of Physics Education*, 11: (1). Disponible en: 10. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=6019786>
- Porch, T.G., and Hall. A. E. (2013).** Heat tolerance. In: C. Kole, editor, *Genomics and breeding for climate-resilient crops*. 167-202 p. doi: 10.1007/978-3-642-37048-9_4

- Raffo, A., Salucci, M., Azzini, E., Bertone, A., Quaglia, G. B., Fogliano, V., La Malfa, G. (2003).** Nutritional characteristics of greenhouse cherry tomatoes. In VI International Symposium on Protected Cultivation in Mild Winter Climate: Product and Process Innovation 614: 681-686.
- Raffo, M. y Iglesias, N. (2004).** Efecto de la intercepción y distribución de la radiación fotosintéticamente activa en manzanos cv. Fuji, bajo cuatro sistemas de conducción en alta densidad. *Revista de investigación agropecuaria*. 33: 29-42. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/864/86433203.pdf>
- Razifard, H., Ramos, A., Della Valle, A. L., Bodary, C., Goetz, E., Manser, E. J., and Caicedo, A. L. (2020).** Genomic evidence for complex domestication history of the cultivated tomato in Latin America. *Molecular biology and evolution*, 37(4), 1118-1132. doi.org/10.1093/molbev/msz297
- Rosales, M., Cervilla, L. M., Sánchez-Rodríguez, E., Rubio-Wilhelmi, M. M., Blasco, B., Ríos, J. J., Soriano, T., Castilla, N., Romero, L. and Ruiz, J. M. (2010).** The effect of environmental conditions on nutritional quality of cherry tomato fruit: evaluation of two experimental mediterranean greenhouses. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 91: 152-162. doi.org/10.1002/jsfa.4166
- Ruggieri, V., Calafiore, R., Schettini, C., Rigano, M.M., Olivieri, F., Frusciante, L., Barone, A. (2019).** Exploiting genetic and genomic resources to enhance heat-tolerance in tomatoes. *Agronomy*, 9, 22. doi.org/10.3390/agronomy9010022.
- Ruíz-Nieves, J. M., Ayala-Garay O.J., Serra V., Dumont D., Vercambre G., Génard, M., Gautier H. (2021a).** The effects of diurnal temperature rise on tomato fruit quality. Can the management of the greenhouse climate mitigate such effects. *Scientia Horticulturae*. 278: 109836. doi: 10.1016/j.scienta.2020.109836.
- Ruíz-Nieves, J. M., Magdaleno-Villar, J.J., Sanchez-Alonso, M. G., Delgado-Vargas, V. A., Gautier, H., and Ayala-Garay, O. J. (2021b).** Parameters of Physical and Physiological Quality in Tomato Seeds Produced under High Temperature Condition during Different Periods of Development. *AGROProductividad*, 14(5): 45-50. doi.org/10.32854/agrop.v14i05.1858
- Samaniego-Gómez, B. Y., Garruña, R., Tun-Suárez, J. M., Kantun-Can, J., Reyes-Ramírez, A., and Cervantes-Díaz, L. 2016.** *Bacillus* spp. inoculation improves photosystem II efficiency and enhances photosynthesis in pepper plants. *Chilean Journal of Agricultural Research* 76: 409-416. doi:10.4067/S0718-58392016000400003.
- SIAP, Servicio de información agroalimentaria y pesquera (2020).** Escenario mensual de productos agroalimentarios. Tomate rojo (Jitomate). Disponible en https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/621464/Escenario_Tomate_rojo__Jitomate_feb_2021.pdf
- Singkaew, J., Miyagawa, S., Wongs-Aree, C., Vichitsoonthonkul, T., Sokaokha, S., and Photchanachai, S. (2017).** Season, fruit maturity, and storage affect on the physiological quality of F1 hybrid ‘VTM580’ tomato seeds and seedlings. *The Horticulture Journal*, MI-087. doi.org/10.2503/hortj.MI-087.

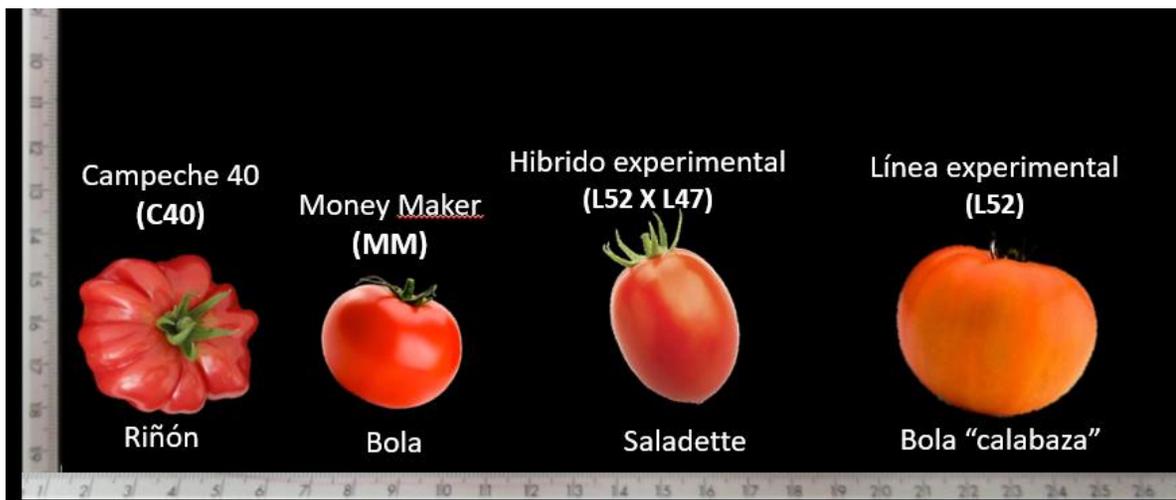
- Shahak**, Y. (2006). Photo-selective netting for improved performance of horticultural crops. A review of ornamental and vegetable studies carried out in Israel. In XXVII International Horticultural Congress-IHC2006: International Symposium on Cultivation and Utilization of Asian, 770 (pp. 161-168). Disponible en: https://www.actahort.org/books/770/770_18.htm
- Shamshiri**, R. R., Jones, J. W., Thorp, K. R., Ahmad, D., Che Man, H., and Taheri, S. (2018). Review of optimum temperature, humidity, and vapour pressure deficit for microclimate evaluation and control in greenhouse cultivation of tomato: a review. *International agrophysics*, 32 (2). doi: 10.1515/intag-2017-0005
- Shaheen**, M.R., Ayyub, C. M., Amjad, M. and Waraich, E. A. (2016). Morpho-physiological evaluation of tomato genotypes under high temperature stress conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 96: 2698–2704. doi.org/10.1002/jsfa.7388.
- Steiner**, A. A. (1984). The universal nutrient solution. In: Proceedings of 6th International Congress on Soilless Culture: 633-650. Lunteren Wageningen. Netherlands.
- Stikić**, R., Jovanović, Z., Vucelić-Radović, B., Marjanović, M. and Savić, S. (2015). Tomato: a model species for fruit growth and development studies. *Botanica Serbica* 39 (2): 95-102. Disponible en: <http://aspace.agrif.bg.ac.rs/bitstream/id/2269/3692.pdf>
- Taiz**, L. and Zeiger. E. (2009). *Fisiología Vegetal*. 3a ed. Artmed. Porto alegre. 581 p.
- Taiz**, L., Zeiger, E., Moller, I. M. and Murphy, A. (2018). *Plant physiology and development*. 6th edition, Sinauer Associates, Inc., Publishers. Massachusetts, USA. 761 pp.
- Taylor** A. G. (2020). Seed storage, germination, quality and enhancements. *The Physiology of Vegetable Crops*, 2nd ed.; Wien, HC, Stutzel, H., Eds, 1-30.
- Teixeira**, E. I., Fischer, G., Van Velthuisen, H., Walter, C., and Ewert, F. (2013). Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 170, 206-215. doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.002.
- Tian**, J., Belanger, F. C. and Huang, B. (2009). Identification of heat stress-responsive genes in heat-adapted thermal *Agrostis scabra* by suppression subtractive hybridization. *Journal of plant physiology*. 166: 588–601. doi: 10.1016/j.jplph.2008.09.003
- Tinoco**, C. E., Cruz, D. L. G., y Argüello, L. A. L. (2017). Efecto del déficit de presión de vapor en el crecimiento de plantas de agave potatorum zucc. Bajo ambiente controlado y en campo. *UniversidadCiencia*. 6: 18-26.
- Thuzar**, M., Puteh A. B., Abdullah N. A. P., Lassim M. B. M. and Jusoff K. (2010). The effects of temperature stress on the quality and yield of soya bean. *Journal of Agricultural Science*. 2: 172–179.
- Urrieta-Velázquez** J. A., Rodríguez-Mendoza, M. D. L. N., Ramírez-Vallejo, P., Baca-Castillo, G. A., Ruiz-Posada, L. D. M., y Cueto-Wong, J. A. (2012). Variables de producción y calidad de tres selecciones de jitomate de costilla (*Solanum lycopersicum* L.). *Revista Chapingo. Serie horticultura* 18 (3): 371-381. doi.org/10.5154/r.rchsh.2010.05.016

- Valera, D.,** Molina, F. y Gil, J. (2001). Las mallas como técnica de control climático en invernaderos. *Vida Rural* 8: 50-52.
- Wahid, A.;** Gelani, S.; Ashraf, M.; Foolad, M.R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and experimental botany*. 61(3):199-223.
- Wang, J.,** Gan Y. T., Clarke F. and McDonald C. L. (2006). Response of chickpea yield to high temperature stress during reproductive development. *Crop Science*. 46: 2171–2178.
- Wan, P.,** Toudeshki, A., Tan, H., and Ehsani, R. (2018). A methodology for fresh tomato maturity detection using computer vision. *Computers and Electronics in Agriculture*, 146: 43-50. doi: 10.1016/j.compag.2018.01.011
- Wahid, A.,** Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in Plnats: An overview. *Environmental and Experimental Botany*. 61: 199-223. doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011
- Wise, R.,** Olson, A., Schrader, S., and Sharkey, T. (2004). Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown pima cotton plants at high temperature. *Plant Cell Environ*. 27: 717–724. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01171.x
- Wunsche, J. N.,** Lakso, A. N., Robinson, T. L., Lenz, F., and Denning, S. S. (1996). The bases of productivity in apple production systems: the role of light interception by different shoot types. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 121: (5), 886-893. doi.org/10.21273/JASHS.121.5.886.
- Xu, J.,** Wolters-Arts, M., Mariani, C., Huber, H. y Rieu, I. (2017). Heat stress affects vegetative and reproductive performance and trait correlations in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Euphytica*, 213: 156. doi: 10.1007/s10681-017-1949-6
- Yepes, A.,** and Buckeridge, M. S. (2011). Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global: Revisión. *Colombia forestal*, 14: (2), 213-232. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=423939616005>

ANEXOS



Anexo 1. Túnel experimental correspondiente al tratamiento de irradiación T4 del CAPÍTULO I, éstas estructuras fueron diseñadas para este experimento, Yucatán México, 13 de abril del 2019.



Anexo 2. Variedades utilizadas en diferentes fases de esta tesis. Frutos en estado 'Rojo Maduro' grado 6



Anexo 3. Trasplante de los materiales vegetales utilizados en los experimentos de los CAPÍTULOS II, III Y IV, el 29 de febrero a los 45 dds. Invernadero ubicado en Montecillo, Edo. de México.



Anexo 4. Organización de las cuatro variedades (C40, MM, L52 y CH-F1) dentro del ambiente control (TC) a los 15 d después del trasplante, experimentos de los CAPÍTULOS III Y IV. Invernadero ubicado en Montecillo, Edo. de México.



Anexo 5. Etiquetado de flores del cuarto racimo en anthesis para darle seguimiento hasta la cosecha de los frutos. Experimento de los CAPÍTULOS III Y IV.



Anexo 6. Estado de maduración de frutos utilizados para variables físicas y bioquímicas del experimentos reportados en el CAPÍTULO III y IV. Frutos en estado 2: green turning pink, 3: pink and 4: red mature. 5: Frutos rojo maduro, en esta fase los frutos fueron utilizados en la etapa de investigación IV para la extracción de semilla.



Anexo 7. Recuperación de las semillas mediante el método de fermentación: la pulpa y jugo de los frutos se dejaron fermentar por 48 h, pasado este tiempo la semilla se lavó con agua corriente mediante una esponja de fibra suave y un escurridor para retirar restos de mucílago y posteriormente poner a secar y almacenar. Fase de experimentación IV.



Anexo 8. A) La semilla era considerada como germinada cuando ocurría la aparición de la radícula, al cabo de 3 a 4 d según la variedad. B) Semillas después de 14 d después de imbibición. Experimento reportado en el CAPÍTULO IV de la presente tesis.



Anexo 9. Medición de la tasa respiratoria a las 72 y 120 h de iniciada la imbibición de la semilla. Prueba realizada mediante un analizador de gases infrarrojo (LI-6400, LICOR Ne, EE.UU.). Corresponde a la fase de experimentación IV.



Anexo 10. A) Ambiente de temperatura control, plantas a los 50 días después de transplante (ddt). B) plantas a los 128 ddt en temperatura alta (TA). Plantas usadas en los experimentos reportados en la fase II, III y IV de esta tesis. Invernadero ubicado en Montecillo. Estado de México.