

**Universidad de Los Andes  
Facultad de Ciencias  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas  
Postgrado Ecología Tropical**

## **Tesis Doctoral**

### **Estudios Ecofisiológicos del ají dulce (*C. chinense* Jacq) bajo diferentes condiciones de temperatura y radiación**

**Trabajo presentado ante la Universidad de  
los Andes como requisito para optar al título  
de Doctor en Ecología Tropical**

**Presentado por: Ramón E. Jaimez**

**Tutor: Dr. Fermín Rada**

Junio 2006

Mérida, Venezuela

# VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios del Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la **TESIS DOCTORAL** presentada por **Ramón Eduardo, Jaimez Arellano** para optar al título de **Doctor en Ecología Tropical** y que se titula: **“Estudios Ecofisiológicos del Ají Dulce (C. chinense Jacq) bajo Diferentes Condiciones de Temperatura y Radiación.”**

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** que hoy **14 de junio de 2006** a las 9:00 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Fermín J. Rada R. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro de jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de éste mismo día, se reunió en el Salón A-17 de la Facultad de Ciencias y se dio curso al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DOCTORAL PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN.**

Dr. Fermín Rada  
Tutor



Dra. Aura Azócar  
Jurado

Dr. Tyrone Clavero  
Jurado

Dr. Wilmer Tezara  
Jurado

## **Agradecimientos**

A los productores Américo Ocando y Ramón Díaz, quienes me dieron el apoyo logístico para la preparación de terreno y realización de los experimentos en sus fincas. Especialmente los obreros con los que compartí muchas experiencias en todas las etapas de ejecución de esta tesis.

Al Sr. Alfonso (gato) por su apoyo incondicional en la finca de Don Américo. Fueron sus sugerencias que provienen de la experiencia en el campo, que me enseñaron a conocer el cultivo del ají y otras plantas.

Al Instituto de Investigaciones Agropecuarias, (su personal docente, técnico y obrero) de los cuales siempre recibí no sólo la ayuda y apoyo logístico, sino también el compañerismo y compartir día a día. Ha sido el lugar donde han nacido muchas de las inquietudes que fueron estudiadas en esta tesis.

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, especialmente a todos sus profesores. Recibí un gran apoyo teórico y técnico. Muchas gracias a Nancy Gavidia, Zulay Molina e Idalba Guadua.

Al Prof. Carlos García quien trabajó conmigo en mediciones de fluorescencia tanto en campo como en laboratorio. Su apoyo ha sido de gran ayuda. Además fueron ratos de discusiones en los cuales las dudas fueron resolviéndose.

A la Licenciada Maritze Pérez. Por su ayuda en las mediciones y labores de campo.

Al Profesor Bruno Añez, un amigo. Muchas de sus sugerencias están plasmadas en esta tesis.

Al Profesor Luis Cedeño y al personal que trabaja en el laboratorio de Fitopatología que él coordina. Con él, he compartido y discutido aspectos de la fitopatología de cultivos, en especial del ají. Su gran espíritu de trabajo ha sido un constante contagio e impulso.

Al Profesor Clifford Peña y a los ingenieros Jorge Vásquez y Mario Dávila por los análisis físico químicos de una gran cantidad de muestras.

Al Prof. Alejandro Pieters del IVIC, por sus sugerencias de mediciones de algunas variables, recomendaciones de lecturas y evaluación de los primeros capítulos de esta tesis.

A los Profesores, Aura Azocar, Tayron Clavero y Wilmer Tezara, jurados de esta tesis, por sus lecturas y recomendaciones sugeridas que mejoraron este trabajo en una gran cantidad de aspectos.

Al Profesor Fermín Rada, mi tutor. A lo largo del camino de mis estudios doctorales y en la realización de esta tesis, han sido una gran cantidad de momentos en los que su apoyo, sugerencias, recomendaciones indudablemente me ayudaron llegar al final.

A la Universidad de Los Andes, la casa donde me he formado.

A mis seres queridos; Susana mi esposa, dulce y paciente dándome apoyo en todo momento, Isis que ya es mi colega, me ha dado una colaboración incondicional, Mikhael por sus ayudas en campo y conversaciones de la vida y de lo que hago. Mi madre ha sido una ayuda consecuente desde mis inicios en la universidad. A mis hermanos y a todos aquellos que rodean el entorno de mi familia.

*Dedicatoria:*

*A tres personas que ya no me acompañan: Antonio Ramón (mi viejo adorado), Magaly, mi hermana (sonrisa y alegría) y Nelly, mi prima (dedicación y amor).*

## RESUMEN

En los trópicos, el manejo de cultivos asociados que permita dar variaciones en las condiciones de luz sobre uno de ellos y la siembra y manejo de una especie en varias altitudes son estrategias usadas en el manejo de cultivos y establecen cambios en las condiciones microclimáticas. Bajo la óptica de una evaluación integral de respuestas morfológicas, fisiológicas y su posterior efecto en el rendimiento de frutos, en condiciones de campo, este trabajo tiene como propósito evaluar en *C. chinense* las diferencias en la dinámica de floración, producción de frutos, intercambio de gases y mecanismos de aclimatación en relación a cambios en temperatura y condiciones de luz. Además, se evaluó el efecto de la temperatura sobre la producción de asimilados y la asignación de éstos a los diferentes compartimientos de la planta durante las diferentes fases del ciclo de vida. En el caso de la radiación, se evaluó su efecto a través del estudio del cultivo bajo diferentes condiciones de luz dado por un cultivo y sombra artificial. Los tratamientos de temperatura se lograron a través del cultivo de *C. chinense* en tres pisos altitudinales con temperatura promedio de 30, 26 °C y 20 °C. Para los estudios de dinámica de floración y producción de frutos se contó el número de flores y frutos y se colectaron estos últimos durante dos ciclos continuos de producción. Las mediciones de intercambio de gases (conductancia estomática, tasas transpiratoria y de asimilación de CO<sub>2</sub>) se llevaron a cabo en el campo durante las diferentes etapas de desarrollo del cultivo; y los mecanismos de aclimatación a temperatura y luz (curvas temperatura-asimilación de CO<sub>2</sub>, radiación-asimilación de CO<sub>2</sub>) se realizaron tanto en campo como en el laboratorio, respectivamente. Las determinaciones de fluorescencia de clorofila se llevaron a cabo durante las diferentes fases de crecimiento del cultivo con el fin de relacionar la actividad fotoquímica del fotosistema II con las variables de luz. Los resultados demostraron que la sombra parcial en ambientes con promedios de temperaturas superiores a los 28 °C para plantas de *C. chinense*, crea un ambiente caracterizado por menores DPV y constantes cambios de intensidad de luz incidente. Bajo estas condiciones *C. chinense* presenta algunos mecanismos de aclimatación tanto a nivel morfológico (mayor IAF) y fisiológico (disminución clo a/b, mayores NPQ en altas radiaciones y mayores contenidos de Ca y una menor eficiencia en el uso de agua). En términos totales diarios la A disminuye, no obstante los rendimientos en producción son similares que en plantas cultivadas a plena exposición solar. Al parecer las mayores

temperaturas que la planta alcanza sin sombra influye en la caída de flores y por consiguiente en disminuciones en la producción de frutos.

Se determinó que el promedio óptimo de temperatura para lograr las mayores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> esta entre los 24-28 °C. Los incremento de temperaturas en el intervalo de temperatura evaluado aumentan las tasas respiratorias nocturnas foliares lo que demuestra probables aumentos en la velocidad de procesos enzimáticos en el aparato respiratorio. Una evidencia de la no aclimatación a cambios de temperatura queda fundamentada en las curvas de asimilación de CO<sub>2</sub>-temperatura, donde las máximas A fueron obtenidas a temperaturas similares en plantas de diferentes regiones. Adicionalmente queda demostrado que temperaturas foliares que sobrepasen los 36 °C influyen negativamente sobre la asimilación de CO<sub>2</sub>. De acuerdo a los resultados de los coeficientes de extinción fotoquímico (q<sub>p</sub>) y no fotoquímico (NPQ), y transporte de electrones, pareciera que el efecto de la alta temperatura debe ser a través de un daño a proteínas o enzimas asociadas al ciclo de Calvin o aumento de la fotorrespiración.

Los promedios de temperaturas de 20 °C influyeron para que tanto el momento de comienzo de la floración como de la producción fueran retardados aproximadamente un mes con respecto a promedios de temperaturas de 26 y 30 °C. Las bajas temperaturas influyeron en una alta caída de flores o frutos pequeños ocasionando posteriormente un 85 % de disminución en la producción. Las variaciones de temperatura o de luz no influyeron significativamente en la producción de flores y dependiendo posteriormente de las condiciones microclimáticas prevalecientes existieron los abortos florales y de frutos pequeños. Un aspecto resultante de la caída de flores y frutos debido a bajas temperaturas, es el cambio de distribución de asimilados. En este caso, las hojas pasan a ser el órgano de mayor crecimiento apoyando la teoría de la jerarquización en la distribución de asimilados en las plantas. Finalmente se proponen esquemas que explican e interrelacionan mecanismos fisiológicos y sus efectos sobre la producción de frutos en condiciones cambiantes de luz y temperatura. Estos esquemas nos permiten proponer algunas ecuaciones matemáticas que darían el fundamento para un modelo de producción de *C. chinense* en diferentes condiciones agroecológicas.

**Palabras claves:** Ají, *Capsicum*, radiación, temperatura, crecimiento, aclimatación, fluorescencia clorofila a.

## CAPITULO 1

### 1. INTRODUCCIÓN

La intensidad de la luz así como su calidad, afectan el desarrollo de las plantas (Bjorkman, 1981, Nilsen y Orcutt, 1996). En un ambiente heterogéneo de luz, creado por doseles con variada configuración de ramas y hojas, se dan incluso variaciones de tiempo de la intensidad lumínica, por lo que las plantas pueden presentar diferentes estrategias de adaptación que incluyen cambios en las características morfológicas, químicas, de estructura celular y algunas funciones fisiológicas (Anderson *et al* 1988, Nilsen y Orcutt, 1996, Adams *et al*, 1999, Rosenqvist, 2001). Esta variabilidad de la luz y sus efectos es importante en los cultivos, donde el balance de carbono diario influye en la producción de frutos u otra parte de la planta a cosechar. De manera que las adaptaciones que puedan presentar las plantas a los cambios diarios de las condiciones de luz se combinan para influir en la producción. El resultado final que se desee en los cultivos, manejando condiciones de luz implica un previo conocimiento para así crear las condiciones óptimas de esta variable ambiental.

Bajo esta óptica, lo importante pasa a ser el análisis integrado de los procesos de adaptación y sus efectos sobre la producción. Esto nos lleva probablemente a un cambio en los fines de los diseños de experimentos y evitar una tendencia muy establecida de analizar simples procesos aislados de otros que afectan en conjunto los procesos productivos de los cultivos.

Por otra parte, evaluar diferentes condiciones de luz para cultivos, en países tropicales, caracterizados por altas radiaciones, que conllevan a altas tasas evaporativas y transpiratorias y que por lo tanto implican disponer de sistemas de riegos para satisfacer las demandas hídricas o limitar el cultivo a periodos de lluvia, puede llevarnos a encontrar los sistemas de cultivos mixtos más apropiados donde uno de ellos (de ciclo largo) pueda dar sombra parcial a otro de corto ciclo corto. Esto puede constituirse en una estrategia viable en términos de crear ambientes menos estresantes y lograr producciones aceptables.



Bajo la amenaza de un cambio climático global futuro, que puede conllevar a una disminución en la disponibilidad de agua para los cultivos y mayores temperaturas, las adaptaciones de los cultivos en sistemas mixtos con condiciones de luz variable, para uno de ellos, establecido por la sombra no homogénea de ramas y hojas del otro cultivo, y que crea además otras condiciones microclimáticas de temperatura y humedad deberían ser evaluadas en función de conocer sus efectos en la producción. Esto a su vez, nos permitiría ir conociendo adaptaciones de variedades y cultivos, a condiciones que difieren de las que se establecen en plena exposición solar, en las que siempre han sido evaluados, y además tener proposiciones de sistemas agronómicos de cultivos mixtos adaptados a varias condiciones ambientales. Es la integración de evaluaciones netamente agronómicas con ecofisiológicas para llegar a establecer cambios en los manejos.

Por otra parte, es una práctica común el traslado de variedades exitosas de un cultivo en una región determinada para otras localidades, esto engloba experiencias del traslado de cultivos fuera de su origen natural a otras regiones (El-Sharkawy *et al*, 1992). En muchas ocasiones tales movimientos han sido exitosos y en otros han conllevado a resultados no satisfactorios, además algunas variedades de algunos cultivos se han convertido en malezas de otros. Muchos cultivos han estado bajo la presión de variaciones en el entorno abiótico que incluyen desde cambios en las condiciones de textura, fertilidad, pH del suelo, así como de factores microclimáticos (temperatura, humedad, precipitaciones, velocidad del viento). Paralelo al traslado de cultivos se ha desarrollado la manipulación genética de plantas con la obtención de híbridos adaptados a diferentes variaciones en el ambiente, especialmente en la temperatura lo que han conllevado a la amplitud de la frontera de muchos cultivos.

Se conoce que la temperatura óptima para la fotosíntesis varía entre las especies (Nilsen y Orcutt, 1996) y esto es el resultado de la aclimatación a determinadas condiciones climáticas y a la variación estacional en un ambiente. Dentro de un mismo hábitat los óptimos de temperatura para el proceso fotosintético pueden ser diferentes entre las especies que lo ocupan, lo cual está relacionado con el micrositio donde predominan (Rada *et al.*, 1992) y que reflejan una evolución adaptativa. En climas tropicales las variaciones de temperaturas son importantes con los cambios en la altitud y tales

variaciones pueden influir en procesos de distribución de asimilados que indudablemente también afectan la tasa de crecimiento de órganos. Indudablemente el traslado de cultivos a diferentes pisos altitudinales también conllevará a variaciones en la fenología de los mismos. De manera que son varios procesos afectados por cambios en las temperaturas y que en conjunto repercuten sobre la producción. Así mismo, no es sólo la variación de óptimos de temperatura entre las especies, sino que también se establecen diferencias entre cultivares (El-Sharkawy *et al*, 1992, Pastenes y Horton, 1996).

Como se aprecia los cultivos están inmersos en cambios constantes en las condiciones abióticas que los rodean. Esto nos lleva a plantear si es necesario establecer una visión integral de cómo los cambios de estos parámetros pueden estudiarse simultáneamente y conocer el óptimo en ambos gradientes para algunos procesos fisiológicos. Es probable que esto nos conduzca a expresiones matemáticas más acordes con la integración de varios procesos que ocurren cuando las plantas se someten a cambios en las variaciones ambientales. Tendríamos la inclusión de estas consideraciones matemáticas en modelos que permitan predecir la adaptación de las plantas a cambios simultáneos en varios factores ambientales. De este planteamiento, del que pudiera surgir la idea de establecer experimentos con cambios de cualquier variable ambiental y bajo la condición estable de los otros, también emerge la posibilidad de llevar a cabo experimentos en condiciones de campo, que incluya la variación simultánea de varios parámetros pero que en la realidad es lo que sucede. Esto además nos llevaría a tener en términos ecológicos las zonas agroecológicas adecuadas para los cultivos y estudiar en condiciones naturales la integración de varios procesos fisiológicos, de crecimiento y de producción.

En función de esto, el trabajo presentado en esta tesis, es un paso inicial en la idea de una integración de evaluaciones fisiológicas en diferentes condiciones ambientales y su relación con otros procesos metabólicos que incluyen variaciones considerables en temperatura y radiación. Para ello se seleccionó a *C. chinense* como el cultivo objeto de estudio distribuido ampliamente en zonas tropicales del continente americano y que por capacidad de adaptación nos permita estudiar respuestas de aclimatación a cambios en condiciones ambientales.

## 2. GENERALIDADES DEL AJÍ (*CAPSICUM CHINENSE* JACQ) EN VENEZUELA

*Capsicum chinense* Jacq, pertenece a la familia Solanaceae. Existen hoy día, aún divergencias en cuanto al número de especies dentro del género (Bosland y Votava, 2000). Uno de los últimos trabajos incluye 27 especies (Eshbaugh, 1980). Bianchini *et al.* (1974) reseñan que la etimología del género pueda ser debida al parecido del fruto a una caja (capsa) o que provenga de la palabra griega *capto* (mordaz) por el sabor picante de algunas variedades. El nombre chinense se remonta a 1776, dado por el holandés Kikolaus von Jacquinomist quien para ese tiempo argumentó que la especie tenía su origen en China (Bosland y Votava, 2000). Actualmente, se asevera que todas las especies del género *Capsicum* se originaron en el nuevo mundo (Pickersgill, 1971). Sin embargo, el nombre se mantiene debido a reglas taxonómicas.

Muchas de las especies en el género *Capsicum* han sido agrupadas en complejos que tienen como característica el intercambio genético entre las mismas y la conforman tanto especies domesticadas como silvestres. *C. chinense* está incluida en el complejo *annuum* junto a *C. annum*, *C. frutescens*, *C. chacoense* y *C. galapagoense*. El grado de picantés de los frutos es variable tanto en las variedades de *C. annum* como de *chinense* y esta característica aparentemente ha sido desarrollada como un mecanismo de atracción para determinadas especies de pájaros, como agentes dispersadores, más no para mamíferos quienes se alejan del picante y actúan como predadores naturales de semillas. Otras consideraciones de tipo filogenético de la familia Solanaceae han sido discutidas recientemente por Knapp (2002).

Es tan común el uso del ají dulce en Venezuela, que es característico encontrar varias plantas sembradas en los jardines y patios traseros de las casas en zonas rurales. Incluso esta tradición se conserva en casas de la mayoría de las ciudades del país. Pese a ser un cultivo de amplia tradición, con posibilidades de exportación (Castellano, 1991), sigue siendo un rubro sembrado por pequeños productores a pequeñas escalas, cuya producción nacional, alcanza sólo para el consumo interno. La comercialización tradicionalmente se ha mantenido a través de la entrega a puerta de finca del producto a camioneros (comerciantes intermediarios) que se encargan de distribuirlo a los

diferentes mercados de la geografía nacional. Según los reportes del Ministerio de Agricultura y Tierra, la producción venezolana de ají entre los años 1999 al 2003 se ha mantenido entre 11 y 15 mil t (Figura 1). Estos reportes no tienen los porcentajes que corresponden a la producción de ají dulce o picante, sin embargo se resalta a Bolívar y Barinas como los dos estados de mayor producción y promedios por arriba de las 2800 t anuales para el periodo comprendido entre los años 2000 y 2003.

Esta información da una idea de la importancia que está tomando la producción de ají dulce en el territorio venezolano y muestra el incremento de su demanda en el mercado interno. No obstante, aún se mantienen algunas características en las fases de producción que muestran el poco desarrollo técnico en el campo venezolano con respecto a este cultivo y que constituyen barreras para aumentar su producción. Por ejemplo, se carece de una producción comercial certificada de semillas y usualmente los productores de cada región mantienen semilla colectada de sus propias cosechas (Castellano, 1991). Incluso una actividad frecuente, es el traslado de semillas entre diferentes regiones del país (observaciones personales). Algunos bancos de germoplasma mantienen colecciones de variedades de ají como por ejemplo en la Universidad de Oriente en la cual existe información de producción de cultivares de la región oriental (Montaño, 2000a; Souquett, 1993) y caracterizaciones morfológicas de cultivares de ají dulce (Benavides, 1995; Orta, 1985) y en la Universidad Nacional Experimental de Los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora (información personal). Lamentablemente no han existido programas de mejoramiento.

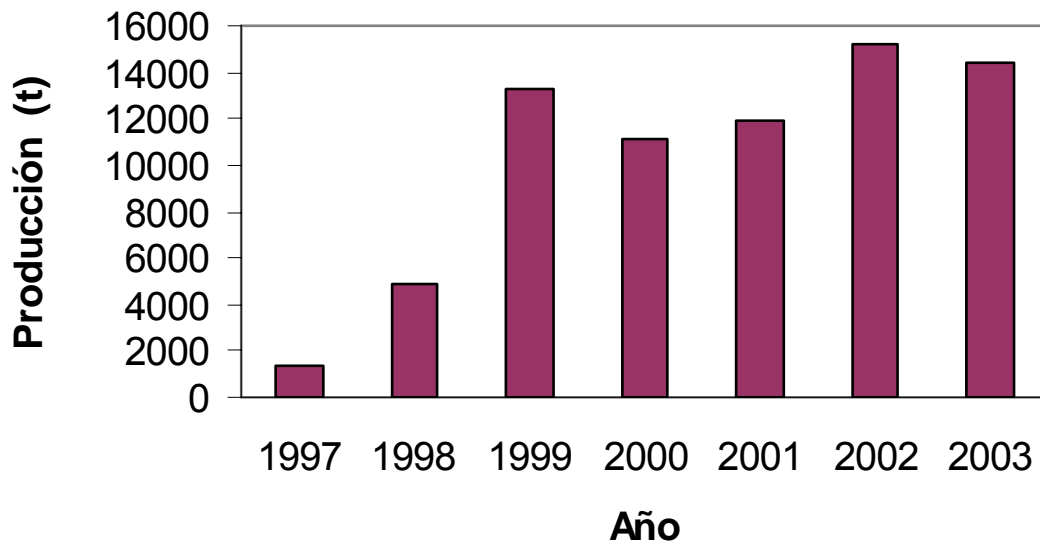


Figura 1: Producción Venezolana de ají. Fuente: Ministerio de Agricultura y Tierras. Dirección de Estadística.

Sumado a la falta de atención hacia la conservación de la variabilidad genética de este cultivo, existe muy poca información sobre su crecimiento, fenología y desarrollo. Wien (1997), en una revisión sobre aspectos fisiológicos de este género concluye que aún tenemos escaso conocimiento en lo que se refiere a este género y básicamente gran parte de la información ha sido obtenida del pimentón (*C. annuum*). Esta carencia de información sobre aspectos fisiológicos en *C. chinense* limita la posibilidad de establecer manejos agronómicos más adecuados que conlleven tanto a una mayor producción como mejor calidad de los frutos cosechados.

**3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA:** *Qué conocemos, que hacemos y que deberíamos conocer.*

### 3.1 El manejo de las condiciones de luz

En Venezuela, es frecuente ver plantas de ají en cultivos no comerciales, bajo la sombra de árboles, a pesar que verlo a plena exposición solar es lo usual. Esta práctica no es reciente ni exclusiva en Venezuela, ya que se ha referido a *C. chinense* como un cultivo

que ha formado parte de varios sistemas de cultivos asociados especialmente en zonas altas en la América tropical (Pinchinat *et al.*, 1977).

En el estado Mérida, la región al sur del lago de Maracaibo y especialmente en el municipio Alberto Adriani, la extensión dedicada al cultivo del ají dulce fue duplicada pasando de 12 ha establecidas en el año 94 a 23 ha para el año 97 (Jaimez, 1998). Los registros del Ministerio de Producción y Comercio (U.E.M.P.C. Mérida 1999-2001) muestran para este municipio que la extensión sembrada para el año 1999 había aumentado a 30 ha y la misma se mantenía en el año 2001. Este incremento sostenido convierte a este cultivo en una posibilidad para incorporarlo no sólo como un monocultivo en extensiones que sobrepasan las 1,5 ha, sino que puede ser usado como cultivo intercalado con otras especies que se han sembrado tradicionalmente en esta región. Es importante resaltar el aumento de las hectáreas dedicadas a este cultivo en los últimos años en el estado Mérida. En el período entre los años 1999 y 2003 se ha aumentado de 87 a 102 ha, es decir un 15 %.

Los bajos costos de inversión, su fácil manejo, que incluso lo hace un cultivo para ser realizado por miembros de la familia, confluyen para que sea un renglón que puede ser usado por pequeños productores. Las proyecciones de cultivos más adaptables para la región al Sur del Lago de Maracaibo, no incluían al ají como una posibilidad a comienzos de la década de los 80 y para ese entonces se aconsejaba mantener los cultivos permanentes ya existentes, tales como el cacao, las musáceas, coco, frutales, pastos mejorados (Kijewski *et al.*, 1981). Incluso las estadísticas muestran que las extensiones de otros cultivos alternativos como la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq) y la parchita (*Parssiflora edulis*) se han incrementado no en la proporción como el ají pero en el caso de la parchita en el municipio Zea la superficie de producción se ha duplicado en el año 2001 con respecto al año 1999.

Tenemos entonces, a un cultivo con una potencialidad de ser usado en pequeñas extensiones en la región del municipio Alberto Adriani, el cual pudiera sumarse al número finito de posibles cultivos que estos productores usan. La idea de usarlo en combinación con otros cultivos no es reciente, pues el ají en muchas regiones del país ha sido parte de sistemas multi-propósito de pequeños huertos familiares. Ha sido un cultivo tradicional desde épocas de la colonia no sólo en la región de los Andes sino en

la cuenca de Unare y cercanías de Barquisimeto (Fuentes y Hernández, 1992). Así que la incorporación del ají dulce en sistemas de mayor rentabilidad probablemente provenga de la aguda observación de los productores cuando un número pequeño de plantas fue visto bajo la sombra parcial de otros cultivos en pequeños sistemas de producción familiar, lo que se conoce como los patios traseros de las casas en zonas rurales. Esta idea debiera de alguna manera ser llevada también a cultivares picantes de ají, muchos de ellos pertenecientes a la especie *Capsicum frutescens* que también son parte de estos pequeños sistemas multi-propósitos familiares.

Es importante acotar que a escalas comerciales, en la región Sur del Lago de Maracaibo, desde hace aproximadamente tres años algunos productores han sembrado ají dulce entre plantas de *P. edulis*, donde las ramas de estas últimas se van extendiendo progresivamente sobre redes de alambre colocadas a una altura de 2 m. Tal crecimiento va produciendo una sombra progresiva sobre las plantas de ají. Es un sistema que pudiéramos catalogar como de asociación de dos cultivos con una disposición de filas alternadas con diferentes períodos de duración de producción, donde el ají dulce (período corto de producción), es sembrado al comienzo de crecimiento de un cultivo de largo período de producción como lo es el de *P. edulis*. Esta estrategia ha sido reportada para otras combinaciones de cultivos en zonas tropicales, como por ejemplo: caña de azúcar (largo período) con maíz o soya (Andrews y Kassam, 1977). Pero a diferencia de estas, el sistema ají dulce - parchita está caracterizado por la sombra que se da sobre las plantas de ají. Esto indudablemente implicaría cambios en la cantidad y calidad de la luz que llega a las plantas de ají que se manifestarían en reducción de la energía disponible para estas plantas y consecuencias sobre los procesos de intercambio de CO<sub>2</sub>. Además una menor radiación en el ambiente de las plantas de ají, también tendría como consecuencia una menor cantidad de energía para procesos de evapotranspiración y obviamente se manifestaría en un menor estrés hídrico en las plantas de ají. Por otra parte, un aspecto considerado por Allen *et al.* (1977) son los cambios en las cualidades espectrales de la radiación en función de la profundidad del dosel debido a las diferencias de absorción de las hojas lo cual influiría sobre los procesos fotosintéticos y morfológicos. Estos procesos simultáneos pueden influir sobre la dinámica de producción de las plantas de ají y es un aspecto relevante, poco evaluado y prioritario de conocer, ya que el propósito de cualquier productor es lograr un mayor retorno de beneficios especialmente en la producción en cultivos asociados. La comprensión de

como estos aspectos se dan e interaccionan obviamente permitirían plantear actividades que mejorarían el manejo de esta asociación.

Con respecto a la menor cantidad de luz que progresivamente pueden recibir las plantas de ají dulce, es indudable que esto también influirá en menores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, aspecto reportado ampliamente en la literatura para plantas tipo C<sub>3</sub> (Bjorkman, 1981). Adicionalmente, se conoce que plantas llevadas a condiciones de menor radiación, presentan posteriormente menores contenidos de clorofila y una disminución de la relación *chl a*/*chl b* (Bjorkman 1981, Johnson *et al.*, 1993b). Esto es debido a que plantas sombreadas presentan una mayor cantidad de clorofila asociada a los centros colectores de luz, los cuales tienen menor contenido de la relación *chl a*/*chl b* que en los sistemas fotosintéticos (fotosistema I y fotosistema II) (Lambers *et al.*, 1998). En cuanto a los aspectos morfológicos, el aumento de la sombra conlleva a un incremento del área foliar específica, lo cual está relacionado a una reducción de varios componentes del sistema fotosintético que prevalecen a altas densidades de luz. Cabría preguntarse si las plantas de ají, cultivadas bajo menores condiciones de luz, pudieran ser más eficientes en atrapar la luz y convertirla en energía química. Esto le conferiría una característica para ser exitosa en condiciones de sombra parcial. Como es referido para especies que crecen bajo condiciones de sombra y constante llegadas de flecos de luz, no sólo desarrollan una eficiencia en la tasa de fijación de CO<sub>2</sub> durante el fleco de luz, sino que las misma se mantienen alta por cortos periodos de tiempo posterior al fleco de luz. Es importante precisar que en el sistema aji-parchita, los espacios entre ramas y hojas es variable, por lo que la intensidad de los flecos de luz que alcanzan las hojas de ají dulce pueden llegar con valores muy similares a los del dosel en algunos momentos durante el día. Así mismo la duración de estos flecos pueden cambiar e influir en cambios en la eficiencia de utilización de la luz dependiendo del estado de inducción por demanda de CO<sub>2</sub> en que se encuentre la planta (Lambers *et al.*, 1998). Adicionalmente, los ciclos de xantofilas como mecanismo de disipación de energía pueden cambiar sus estados de po-oxidación o epox-oxidación dependiendo de la condición de luz en la que este creciendo la planta (Adams *et al.*, 1999). Tal variación conduce a preguntarnos si existe un grado de sombra óptimo para el cultivo de *C. chinense*. Esto tendría su respuesta en un ensayo con diferentes intensidades de luz, que permitiría estudiar mecanismos de adaptación a estas variaciones de intensidades de luz. Aún más interesante es evaluarlo en



condiciones de campo ya que daría una idea más cercana de las interacciones edafoclimáticas que ocurren y que se expresan en momentos de producción de frutos.

En lo que se refiere al microclima, un ambiente de sombra parcial puede estar influyendo en menores DPV, especialmente en momentos de altas radiaciones lo cual indudablemente crea un micro ambiente menos estresante para las plantas de ají, disminuyendo las regulaciones hidropasivas que influyen para que ocurran cierres estomáticos (Nilsen y Orcutt, 1996). A su vez, un ambiente con menor radiación también implicaría mayor disponibilidad de agua en el suelo que para *C. chinense* sería beneficioso debido a su poca tolerancia a déficit hídricos (Jaimez *et al.*, 1999).

A menor intensidad de luz se tendrán cada vez menores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> por lo que sería importante conocer cual es el umbral de luz en que las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> son tan pequeñas que traerían efectos negativos sobre la producción. Cabe también preguntarse si el hecho de ser el ají dulce una planta de sol, las condiciones de sombra parcial, moderada o muy fuerte realmente no sean las apropiadas y al contrario implique menores producciones. El hecho de ser afectada la producción de frutos también conlleva a preguntarnos si las variaciones en las condiciones de luz afectan la dinámica de floración y producción de frutos o como ha sido reportado para *C. annuum* también promuevan la caída de flores (Aloni *et al.*, 1994).

Quedan pues una serie de preguntas sobre las posibles interacciones que a nivel de intercambio de gases y sus efectos sobre la dinámica de producción de flores y frutos en ambientes con disminuciones cambiantes de luz pueden ocurrir en plantas de ají dulce y la comprensión de estas interacciones es necesaria en especial en condiciones tropicales lo que daría bases para proposiciones de manejo.

### **3.2 Siembra en gradiente altitudinal (cambios de temperatura)**

En lo que respecta a la siembra del ají en una diversidad de ambientes, la distribución de las variedades cultivadas de *C. chinense* comienza desde el centro de Brasil (lat 10° S) pasando por Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela en Sur América, abarcando parte de las islas del Caribe y algunos países de Centro América hasta llegar a México (lat 15° N) (Pickersgill, 1971). Tal distribución y múltiples condiciones edafoclimáticas

implican la posibilidad de existencia de una gran cantidad de variedades adaptadas a estos distintos ambientes. Además, es posible que la domesticación de algunas variedades fueran orientadas a la adaptación a condiciones edafoclimáticas muy particulares. En este sentido, no se conoce cual es la amplitud de la plasticidad de los caracteres morfológicos que *tiene C. chinense* como respuesta a condiciones dadas por cambios en algunos parámetros microclimáticos.

En el caso de Venezuela, se conoce que *C. chinense* se cultiva en muchas regiones con diferencias altitudinales, cuyas condiciones edafoclimáticas difieren significativamente y no conocemos si las variaciones en tamaño y forma corresponden a manifestaciones producto de la domesticación. Es decir, probablemente el origen de estas variedades sea la misma. Por otra parte, surge la pregunta si las variaciones de temperatura diurna y nocturna que también se dan en las diferentes regiones donde se cultiva *C. chinense* en Venezuela, hayan conducido a procesos de adaptación a condiciones muy particulares de crecimiento, o si la capacidad de adaptación de las variedades permitan que su cultivo se realice en diversos pisos que difieren en su promedios y variaciones térmicas. Cabe mencionar que en Venezuela es común el traslado de semillas entre regiones y esto obedece a la búsqueda de variedades con mayor rendimiento. Incluso no sólo el movimiento de semillas se da entre regiones con condiciones climáticas semejantes, sino que en numerosas ocasiones el flujo de las mismas se da entre zonas con características climáticas y ecológicas contrastantes. Por ejemplo, es común el flujo de semillas desde zonas costeras a regiones al sur del río Orinoco, concretamente al estado Amazonas. Así mismo, flujo de semillas de la región central del país y de la costa oriental hacia los Andes (datos personales). Por otra parte, la búsqueda fundamentalmente de mayor producción ha provocado, además, el movimiento de semillas entre diferentes pisos altitudinales. Lamentablemente se carece de información del comportamiento de una variedad en diferentes localidades y como las variaciones de temperatura entre los diferentes lugares pueda influir en los aspectos productivos.

Para las otras especies de *Capsicum*, Wien (1997) menciona la falta de información con respecto a óptimos de temperatura y plantea que probablemente *C. frutescens*, *C. chinense* y *C. baccatum* tengan óptimos de temperaturas mayores a los de *C. annuum* (21-23 °C) por ser especies seleccionadas de ambientes con promedios más altos de temperatura. Sin embargo, este autor no menciona la posibilidad de aclimatación de las

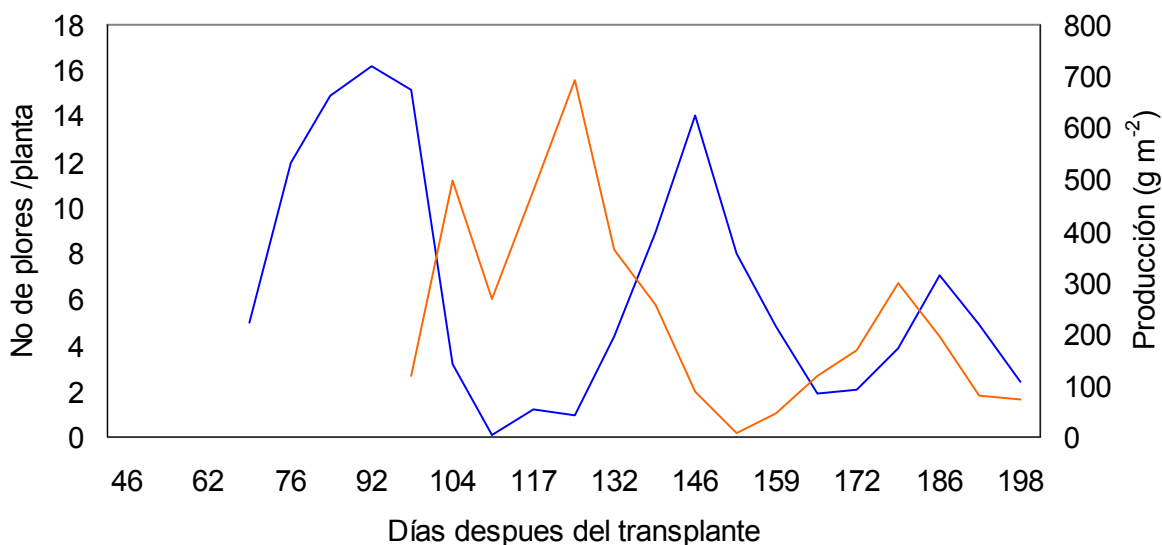
especies a varias condiciones de temperatura y que los óptimos de intercambio de gases, crecimiento y producción puedan variar en función de la temperatura donde se desarrollan. Lógicamente, es probable que el rango de aclimatación varíe entre las especies y exista un rango óptimo donde los promedios de temperatura por debajo o encima de este rango óptimo, influyan negativamente sobre la producción. Es aún más resaltante la respuesta a cambios de temperatura entre variedades dentro de una misma especie, aspecto reportado para varios cultivos y especies en ambientes naturales (Rada, *et al* 1992; Nilsen y Orcutt, 1996; Lambers *et al.*, 1998). Así pues, es importante para cada especie estudiar sus mecanismos de adaptación a variaciones en la temperatura y en el caso que nos ocupa, un cultivo tropical, del cual poco se conoce y que está sometido constantemente al cambio de microclimas es imperante conocer tales estrategias adaptativas y su relación con la producción. Probablemente, estudios realizados en *C. annuum* nos permitan predecir que pueda pasar con *C. chinense* respecto a los cambios de temperatura, sin embargo, muchos de ellos se han realizado en condiciones de invernadero y en condiciones de climas templados por lo que resulta riesgoso predecir y extrapolar la validez de estos resultados a condiciones de campo donde las variaciones de suelo y los cambios de los variables que conforman el microclima cambian más rápidamente. Obviamente, si es procedente mencionar algunos aspectos evaluados tanto en el comportamiento de intercambio de gases crecimiento y producción que se han reportado en especies del género *Capsicum*.

A altas temperaturas la actividad oxigenante de Rubisco es mayor por lo que el proceso de fotorespiración pasa a ser más importante. Aloni *et al.* (1991b) (en plantas de *C. annuum* colocadas en cámaras de crecimiento), encontraron que las tasas de asimilación no eran afectadas por altas (35 °C día /25°C noche) o bajas (25 °C día/18 °C noche) temperaturas. Sin embargo, utilizando plantas marcadas con <sup>14</sup>C encontraron menores cantidades de <sup>14</sup>C en plantas sometidas a altas temperaturas, lo cual puede indicar, según estos autores, incrementos en las tasas respiratorias. Tal planteamiento coincide con lo reportado por Nilsen y Orcutt (1996) que por cada 10 °C de incremento la respiración se incrementa en un factor de 2.

Otros trabajos se han referido a los efectos de la temperatura sobre aspectos de floración y en este sentido Aloni *et al.* (1994) concluyen que la relación entre el porcentaje de flores caídas y el incremento de temperatura varía entre los cultivares de *C. annuum* y

está regulado por la producción de etileno de cada cultivar. También en *C. annuum* se han reportado mayores producciones y mayor tamaño de frutos en plantas que estuvieron en temperaturas intermedias (26 °C) antes de iniciarse la floración, mientras que en aquellas plantas sometidas a temperaturas menores (18 °C) se obtuvieron frutos de menor tamaño, así como frutos deformes (muy planos). Estos últimos resultados a bajas temperaturas coinciden con posteriores experimentos realizados por Pressman *et al.* (1998) con bajas temperaturas nocturnas (por debajo de 14 °C) con otros cultivares de *C. annuum*. Estos autores plantean que al igual que las altas temperaturas, las bajas influyen negativamente sobre la viabilidad del polen.

Al igual que con trabajos en diferentes condiciones de luz, los efectos de la temperatura sobre la dinámica de floración, producción, tamaño y peso de frutos han sido muy limitados. Se ha reportado la incidencia de cambios de la temperatura sobre la producción semanal de flores y sus abortos, lo cual varía entre cultivares. Adicionalmente, se ha encontrado que no hay ninguna incidencia de la temperatura sobre el tamaño y el porcentaje de germinación de las semillas (Kham y Passam, 1992). Sólo se conoce la dinámica de floración y producción de ají para zonas semiáridas a plena exposición solar (Jaimez *et al.*, 2000). En estas condiciones se ha demostrado que la floración del ají se da por ciclos que duran aproximadamente 6 semanas. Un ciclo similar se da en la producción, pero el mismo dura 10 semanas. Estos ciclos son alternos, es decir el máximo número de flores es alcanzado cuando la producción está en su más bajo nivel (Figura 2). El problema fundamental es que debido a la falta de información sobre dinámicas de floración y producción bajo diferentes condiciones tampoco es posible dar predicciones sobre el comportamiento que el cultivo tendría en una determinada localidad y más aún hace imposible la elaboración de modelos. Tenemos pues, falta información básica que permita entender con mayor precisión los mecanismos básicos de adaptación del ají dulce bajo condiciones que usualmente encontramos en el campo.



**Figura 2.** Dinámica de floración (—) y producción (—) de ají dulce en zonas semiáridas. Fuente: Jaimez *et al.*, 2000.

Un aspecto prioritario sería conocer el comportamiento ecofisiológico del ají bajo diferentes condiciones climáticas y poder establecer sus diferencias en cuanto a respuestas adaptativas. Existiendo estas brechas de falta de información, que no permiten dar recomendaciones sobre manejo del ají bajo diferentes condiciones agroecológicas y como manejar las condiciones de luz, este proyecto tiene como prioridad abordar estos aspectos.

## 4 HIPÓTESIS:

### 4.1 Hipótesis 1

En un ambiente con alta demanda evaporativa, un sistema con asociación de dos cultivos, donde la sombra parcial y heterogénea, dada por la intercepción de un cultivo, sobre la otra especie tipo C3 (plantas de *C. chinense*) pueden crear condiciones variables de luz y a su vez un microambiente menos estresante, en comparación con aquellas plantas cultivadas a plena exposición solar que implican también mayores temperaturas. Tales disminuciones en la luz incidente afectarán las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, siendo estas menores, pero un ambiente menos estresantes sus implicaciones sobre la producción no serán muy diferentes de aquellas plantas cultivadas a plena exposición solar.

## **4.2 Hipótesis 2**

En un gradiente altitudinal, que conlleva a cambios en las condiciones microclimáticas, un cultivo debe presentar variaciones en los óptimos de actividad fotosintética así como en la distribución de asimilados a los diferentes órganos en el período vegetativo y de producción. Las variaciones en las temperaturas promedio diarias de cada lugar, producirán cambios tanto en el inicio de la floración como de producción y en sus respectivos ciclos, implicando cambios en el número de flores y frutos y en el peso de estos últimos. Estas variaciones en conjunto implicarán un desarrollo óptimo y exitoso del cultivo en alguna condición agroecológica específica.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 General**

Estudiar las características ecofisiológicas de *C. chinense* en términos de relaciones hídricas, intercambio de gases y su relación con la asignación de recursos, dinámica de floración y producción bajo cambios en temperatura y variaciones de radiación solar.

### **5.2 Específicos**

1. Determinar si el ají dulce tiene mecanismos de aclimatación a cambios en temperatura
2. Establecer las diferencias en producción, dinámica de floración, producción de frutos e intercambio de gases de ají dulce en cuanto a plantas sometidas a diferentes condiciones de luz y cambios de temperatura.
3. Evaluar el grado de fotoinhibición bajo condiciones de plena exposición solar.
4. Establecer orientaciones en cuanto al manejo óptimo del ají dulce en condiciones de sombra y cambios de temperatura.

## CAPITULO 2

### ***Variaciones diarias de intercambio de gases, fluorescencia de clorofila y su relación con la dinámica de floración y producción de frutos de ají (*Capsicum chinense* Jacq) bajo diferentes condiciones de luz***

#### 1. INTRODUCCION

Los cambios en las intensidades de luz que reciben las plantas en condiciones de campo, pueden influir notablemente en la actividad fotosintética. De modo que cualquier cambio en la estructura fotosintética como respuesta a variaciones en las condiciones de luz también pudiera reflejarse en otros procesos tales como el crecimiento y la producción.

En lo que se refiere al efecto de la radiación sobre la producción de frutos en el género *Capsicum*, la mayoría de las investigaciones se han enfocado en las variaciones estacionales, debido a diferencias en la nubosidad en épocas de invierno, en condiciones de invernadero en países subtropicales y templados. Tal situación de cambios importantes en radiación no es la que se presenta en condiciones tropicales, aún en meses de menores temperaturas. Como se conoce, las zonas tropicales son caracterizadas por altas radiaciones durante la mayor parte del año y las mismas pueden disminuir en aquellas regiones caracterizadas por la incidencia de nubes especialmente en zonas montañosas (Graedel y Crutzen, 1993). Existen evidencias reportadas para tres híbridos de pimentón, cultivados en invernaderos en Venezuela, donde las máximas tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> se obtuvieron a DFF entre 1500 a 1600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Jaimez *et al.*, 2005). Otro estudio, realizado en Israel, en condiciones de campo y época de verano, reporta para pimentón bajo condiciones de sombra parcial (25 % menos que a plena exposición) mayor producción significativa que en plantas a plena exposición solar. La mayor producción obtenida fue debida a un mayor tamaño significativo de los frutos, mientras que el número de estos no varió entre las dos condiciones (Rylski y Spigelman, 1986). Estos autores también reportaron que en condiciones de sombra de un 50 % se encontraron producciones comerciales superiores que a plena exposición, sin embargo fueron menores que a 75 % de radiación.

Las relaciones entre condiciones luz y aspectos de floración han sido evaluados en condiciones de invernadero en *C. annuum*, encontrándose que en ambientes con disminuciones de radiación entre 60 al 90 % se producen un mayor número de abscisión de flores (Aloni *et al.*, 1994) y disminuciones en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> que difieren entre los cultivares (Aloni *et al.*, 1996). Sin embargo, estos últimos autores plantean que las diferencias en las tasas de asimilación no explican las diferencias en la susceptibilidad a la sombra por cada cultivar, sino que la distribución de asimilados a las flores y su metabolismo dentro de ellas es un factor de mayor importancia. Lee *et al.* (1999) han reportado para pimentón una disminución funcional del fotosistema II en la medida que incrementa la exposición de fotones (acumulativa de luz) y esta es mayor en plantas cultivadas en condiciones de baja radiación que las que se han desarrollado en altas condiciones de luz. Adicionalmente, encuentran que cuando aproximadamente 40 % del fotosistema II es inactivado, comienzan las limitaciones en la capacidad del transporte de electrones que se manifiesta en una disminución lineal en la fotosíntesis dependiente del contenido de unidades funcionales en el fotosistema II. Lo que no ha sido estudiado para el género *Capsicum*, especialmente en condiciones de campo en el trópico, es el comportamiento de la actividad fotosintética en momentos de altas radiaciones que usualmente también son los periodos de mayores diferencias de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire (DPV) y mayores temperaturas foliares. La suma de estos factores de estrés pueden contribuir a un cierre estomático temporal, que conllevaría a disminuciones en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, como también a probables efectos fotoinhibitorios dinámicos reversibles, lo cual ha sido reportado para varias especies (Lambers, 2000; Adams *et al.*, 1999) y que se manifiesta mayormente en hojas senescentes (Lu *et al.*, 2003). Los procesos fotoinhibitorios se deben a un exceso de energía que no se puede procesar y están interrelacionados con varios procesos de la fotosíntesis. Usualmente, la sobreexcitación es prevenida por la disipación de la misma como calor a través de la extinción no fotoquímica (Q<sub>N</sub>). Existen varios tipos, pero el de mayor importancia es el que se produce por la energetización de la membrana de los tilacoides y que incluye dos mecanismos: la conversión de la violaxantina a anterazantina catalizada por la violaxantina depooxidasa (VDE) y la protonación de la cadena de aminoácidos de la clorofila unida a la proteína PsbS (Figura 1).



Bajas intensidades lumínicas causan limitaciones en las tasas fotosintéticas y en consecuencia disminuciones en el crecimiento y producción en especial en plantas de sol como es el caso del género *Capsicum*. No ha sido reportado el cultivo de alguna especie del género *Capsicum* bajo la sombra de algún árbol, aunque recientemente se está observando plantaciones de *C. chinense* bajo la sombra de plantas de *P. edulis* en la zona al Sur del Lago de Maracaibo en Venezuela (observación personal). Tales asociaciones implican un mejor aprovechamiento del espacio vertical. A diferencia de condiciones sombreadas producidas con telas plásticas que dan una sombra homogénea como en el trabajo realizado por Rylski y Spigelman (1986), las sombras dadas por árboles u otros cultivos están caracterizadas por rayos de luz que cambian durante el día. Es probable que estos rayos de diferentes intensidades conlleven a cambios fluctuantes de las variables microclimáticas, tales como la humedad relativa y temperatura que influyen sobre procesos de intercambio de gases. Es posible incluso encontrar, debido a la no homogeneidad de la cobertura, flecos de diferentes intensidades de luz sobre una misma planta. La condición de sombra parcial, dada por estas sombras no homogéneas, evitaría disminuciones muy rápidas del contenido de agua disponible en el suelo comparado con suelos a plena exposición solar en los períodos de sequía.

Evaluar las relaciones entre las condiciones dadas por sombra parciales que impliquen flecos de luz sobre los procesos de intercambio de gases y su relación con el microclima que se establece es importante, ya que permite conocer las mejores condiciones para las actividades de intercambio de gases. Además, el conocer como esto influye en los procesos productivos conlleva a establecer y propiciar ambientes óptimos para lograr mejores y mayores producciones de frutos. Por otra parte, el hecho de existir cambios en la condiciones de luz implica cambios en las tasas de transpiratorias y asimilatorias de CO<sub>2</sub>, lo cual pueden influir en el movimiento de nutrientes .

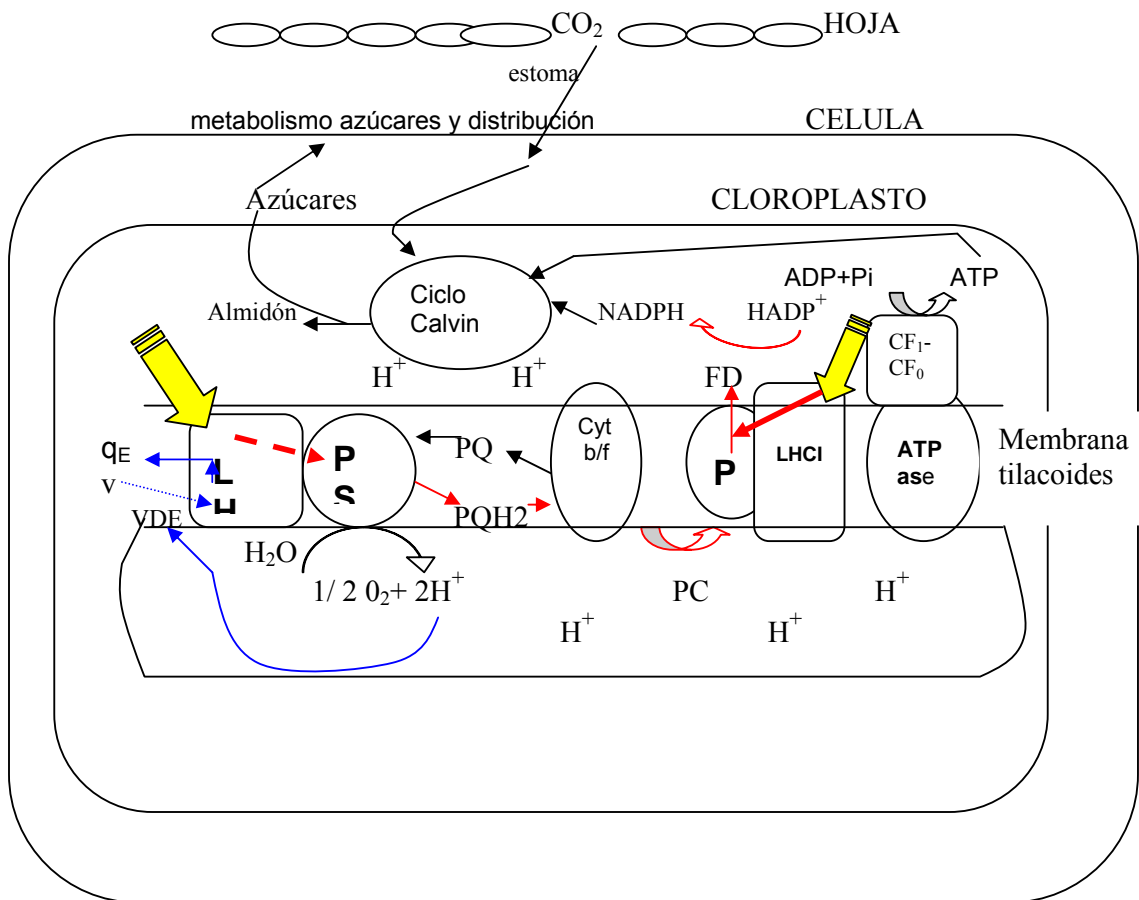


Figura 1: Esquema que muestra el acoplamiento de electrones entre los dos fotosistemas y la formación de ATP y NADPH y su asociación con el ciclo de Calvin

La luz es capturada por los centros “coleccionadores de Luz” (LHC) y luego es pasada a los centros de reacción fotoquímica, Fotosistema I y II (PSI, PSII, respectivamente) ubicados en la membrana de los tilacoides en los cloroplastos. Las moléculas de clorofilas situadas en estos fotosistemas son excitadas por la luz y comienza el transporte de electrones a lo largo de un serie de transportadores redox conocido como la cadena de transporte de electrones (línea rojas) que comienza desde el PSII y la oxidación de  $\text{H}_2\text{O}$  liberando protones y  $\text{O}_2$ , para luego pasar por el complejo de plastoquinona, citocromo b/f, plastocianina (PC), llegar al PSI y finalmente transferidos a la ferredoxina (FD) que reduce el NADP a NADPH. Paralelo a esto se establece un potencial electroquímico de protones que conlleva a la producción de ATP a través de la ATP asa. Este proceso debe estar bien acoplado ya que un exceso de energía de la que puede ser procesada puede conllevar a efectos foto inhibitorio producidas por sustancias altamente reactivas. El ATP y NADPH son usados en algunos procesos de metabolismo de cloroplasto y en el ciclo de Calvin para la producción de carbohidratos (azúcares). Excesos de energía pueden disiparse a través del mecanismo de depooxiación de la violazantina (modificado de Baker y Rosenqvist, 2004 y Cruz *et al.*, 2005).

En función de lo anterior los objetivos del presente estudio son: 1) Evaluar la dinámica de floración, producción de frutos, intercambio de gases, mecanismos de disipación de energía y su relación con el microclima en plantas de *C. chinense* cultivadas en varias condiciones de luz propiciadas artificialmente con mallas o por la disposición de hojas y ramas de *P. edulis* 2) Evaluar la relaciones entre condiciones de luz y las concentraciones de nutrientes foliares.

## **2. MATERIALES Y METODOS.**

### **2.1 Lugar de estudio y cultivar**

El estudio se realizó en el municipio Alberto Adriani, estado Mérida, Venezuela (lat 8°, 32' N, 71 °37' W) a una altitud de 130 m.s.n.m. Es una región con un promedio anual de precipitación de 1822 mm y temperatura de 27,9 °C (datos obtenidos del Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables de Venezuela para el período 1945-1995 para precipitación, período 1970-1984 para temperatura). El promedio máximo mensual de temperatura en los periodos en los que se realizaron los experimentos que se describirán posteriormente estuvieron entre 33 y 35 °C y las mínimas temperaturas promedios mensuales oscilaron entre 19,4 y 22,8 °C. (Datos obtenidos del Fuerza Aérea de Venezuela, estación El Vigía). De acuerdo a la taxonomía de suelos del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA), el suelo está clasificado como Fluventic Eutropepts, isohipertermica, bien drenado (Kijewski *et al.*, 1981). El análisis físico químico del suelo se muestra en el Tabla 1.

El cultivar usado es llamado Pepón, proviene de la región oriental del país y se siembra ampliamente en la zona de este estudio. De acuerdo al manual de “Descripciones para el género *Capsicum*” establecidas por el International Board for Plant Genetic Resource (IBPGR, 1983) el cultivar presenta un hábito de crecimiento compacto, ausencia de pubescencia en el tallo y hoja, frutos en forma cónica, color rojo en la madurez y sabor dulce (Imagen 1)



Imagen 1: *C. chinense* (cultivar Pepón)

**Tabla 1:** Características físico químico del suelo

	<b>a</b> %	<b>L</b> %	<b>A</b> %	<b>Clase</b> <b>textural</b>	<b>CO</b> %	<b>N</b> %	<b>P</b> ppm	<b>K</b> ppm	<b>Mg</b> ppm	<b>Na</b> ppm	<b>Ca</b> ppm
0-20	53,6	38,6	6,8	Fa	0,35	0,06	38	97,5	70	42,1	309

## 2.2 Diseño Experimental

### 2.2.1 Experimento bajo sombra de *P. edulis*

Las semillas de ají se sembraron en semilleros previamente desinfectados preparados con cantidades iguales de arena y materia orgánica. El transplante de las plántulas al campo se realizó a los 50 días después de la siembra (dds) (9/11/2001) en el momento en que las plantas de parchita tenían 45 días de haberse transplantado. Estas plántulas se sembraron a una distancia de 1 x 1 m en el medio de hileras de parchitas que estaban separadas cada 12 m. Mediante la orientación de las ramas de las plantas de parchita sobre la malla de alambre se consiguió paulatinamente la sombra para ciertas plantas

(imagen 2). Así se obtuvieron dos tratamientos; plantas bajo la sombra (SOM) de parchita y plantas mantenidas a plena exposición solar. Las plantas de ají dulce fueron fertilizadas a los 25 días después del transplante (ddt) con  $40 \text{ kg ha}^{-1}$  de N en la forma de fosfato diamónico, luego a los 60, 100, y 130 ddt se aplicaron el equivalente a 20, 19, 30 y  $5 \text{ kg ha}^{-1}$  de N P K Mg, respectivamente de una fórmula comercial de 12-11-18-3 y microelementos. En este experimento no hubo riego adicional sino la aportada por las precipitaciones. El diseño usado fue un bloque completamente al azar con 5 repeticiones para cada tratamiento.



Imagen 2: Plantas de *P.edulis* cuyas ramas se extienden sobre mallas de alambre. Plantas de *C. chinense* en el medio. Algunas plantas quedan bajo sombra.

### 2.2.2 Experimento bajo sombra artificial (mallas).

Similar al experimento anterior las plantas fueron sembradas en semilleros y transplantadas al campo a los 45 dds utilizando la misma densidad (27/3/2003). A los 60 ddt la intensidad de radiación incidente fue modificada mediante la colocación de

mallas de polietileno cuyos orificios tenían diferentes tamaños de abertura. Se establecieron dos condiciones de sombra: fuerte (60 %), parcial (40 %) y un control a plena exposición solar lo que constituyen las 3 condiciones de luz (tratamientos). El diseño utilizado fue el de bloques al azar con tres repeticiones. Cada parcela estaba constituida por 10 plantas. En este experimento las plantas fueron regadas regularmente cada 6 días en el período de sequía. La fertilización utilizada fue similar a la del experimento anterior. Este ensayo fue realizado en la misma finca y en un terreno continuo a la del anterior experimento.

### **2.3 Variables microclimáticas**

La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFF) fue medida mediante un sensor cuántico incorporado a la cámara foliar del LCA4 (LCA-4, ADC, Hoddesdon, R.U.). Las temperaturas foliares y del aire se midieron con termopares chromel-alumel (calibre 36 gauge) y la humedad relativa con un higrómetro digital (Extech, Instruments, modelo 407445). Estas variables microclimáticas fueron usadas para determinar la diferencia de presión de vapor de agua hoja-aire (DPV) usando la siguiente ecuación:

$$DPV = p_h - (p_a * HR / 100) \quad (\text{Percy } et al., 1989)$$

donde:  $p_h$  = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja;  $p_a$  = presión de saturación de vapor de saturación a la temperatura del aire; HR = humedad relativa.

### **2.4 Intercambio de gases y relaciones hídricas**

Para ambos ensayos todas las mediciones se realizaron en los momentos de floración y producción de las plantas de ají dulce. En el primer ensayo se realizaron 3 cursos diarios de intercambio de gases (114, 124 y 170 ddt de las plantas de ají dulce) con mediciones cada 2 horas y para el segundo ensayo las mediciones se realizaron a los 115, 135 y 157 ddt con la misma regularidad en las mediciones comenzando a las 9 am hasta 6 pm. En cada hora se tomaron mediciones de 3 hojas ubicadas entre el segundo y quinto nudo contados a partir del ápice, evitando así problemas de sombra y disminuciones en las tasas de intercambio gaseoso debido a envejecimiento de las hojas. De cada hoja se tomaron 3 mediciones (27 mediciones por tratamiento). El equipo usado fue un sistema de intercambio de gases portátil en modo abierto (LCA4). Las determinaciones de fotosíntesis y transpiración fueron calculadas automáticamente por este equipo a partir

de las diferencias entre las concentraciones de CO<sub>2</sub> y vapor de agua de los flujos que entran y salen de la cámara utilizando el modelo propuesto por von Caemmerer y Farquhar (1981). La asimilación de CO<sub>2</sub> diaria total ( $A_{tot}$ ) fue estimada de la integración de las curvas de estas variables (6 horas) siguiendo metodología planteada en Rada *et al.* (1996).

El potencial hídrico foliar se midió con una bomba de presión (Modelo SKPM 1400, SKYE, Powys, R.U.). Se determinó el potencial hídrico foliar en las primeras de la mañana ( $\Psi_{Li}$ ) entre las 08:00-09:00 h y el mínimo foliar ( $\Psi_{Lm}$ ) entre las 12:00-13:00 h. Las mediciones también se realizaron en cuatro hojas ubicadas entre el segundo y quinto nudo por debajo del ápice de cuatro plantas tomadas al azar para cada tratamiento.

## 2.5 Mediciones de fluorescencia de clorofila

Las mediciones de fluorescencia de la clorofila *a* se llevaron a cabo usando un fluorómetro modulado modelo MFMS/2S (Hansatech Instruments LTD, R.U.) a los 130 y 175 ddt (equivalente a 40 y 85 días de haber comenzado la sombra sobre las plantas de parchita) en el primer ensayo y a los 30, 90 y 118 días después de haberse simulado la sombra con las mallas plásticas. Previa a las mediciones de fluorescencia, 10 hojas de cada condición de luz fueron cubiertas con papel de aluminio por una hora en el campo (8 a 9 am). Luego en condiciones de laboratorio se determinó la mínima fluorescencia ( $F_o$ ) usando una baja DFF ( $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En este punto todos los componentes de la cadena transportadora de electrones (platoquinonas, plastocianina) están abiertas (capaces de realizar fotoquímica o completamente oxidados). Posteriormente la hoja fue expuesta a un pulso saturante de DFF ( $9000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para obtener el máximo nivel de fluorescencia ( $F_m$ ) indicativo que los centros estaban totalmente reducidos e incapaces de realizar fotoquímica. La eficiencia cuántica máxima del Fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) dada por la ecuación  $F_m - F_o / F_m$  fue calculada para determinar el grado de fotoinhibición, el grado de daño que está ocurriendo en la maquinaria fotosintética (Ögren, 1991). Los coeficientes de extinción fotoquímico ( $q_p$ ) y no fotoquímico (NPQ) y la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{psII}$ ) fueron estimados para un intervalo de diferentes intensidades de luz logrados con el uso de filtros. En cada condición de luz,

una fluorescencia estable ( $F_s$ ) fue medida, posteriormente se aplicó un pulso de luz saturante retirando los filtros para medir el  $F'_m$  y luego se midió el  $F'_o$  colocando un filtro rojo. La razón del uso del filtro rojo es que esta luz preferencialmente excita el fotosistema I con respecto al fotosistema II y de esta manera los electrones de todos los aceptores de electrones del fotosistema II son pasados al fotosistema I, quedando abiertos todos los centros de reacción del Fotosistema II (Baker y Rosenqvist, 2004).

$q_p$ , NPQ y  $\Phi_{PSII}$  fueron estimados utilizando las siguientes ecuaciones:

$$q_p = (F'_m - f_s) / (F'_m - f_o); \quad NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m; \quad \Phi_{PSII} = f'_m - f_s / F'_m \quad (\text{Schreiber } et al., 1986)$$

La estimación del transporte total de electrones ( $J$ ) de la hoja, se calculó usando la siguiente ecuación :

$$J = \Phi_{PSII} * DFF * 0.84 * f \quad (\text{Krall y Edwards, 1992})$$

donde  $f$  es la fracción de electrones que se transporta por el PSII dividido por el transporte total (fotosistema I y II); asumiendo que ambos fotosistemas están involucrados por igual en el transporte lineal de electrones,  $f$  igual a 0,5.

0.84 es la fracción de DFF absorbida por la hoja. Este es un valor medido para muchas plantas  $C_3$  (Björkman y Demmig, 1987). Tezara *et al.* (2005) han medido la absorción de DFF en plantas tropicales  $C_3$ . El valor obtenido fue 0,80.

La relación entre las tasas de cambio entre los coeficientes de extinción fotoquímico y no fotoquímico ( $NPO/q_p$ ) fue calculada para cada DFF. La pendiente de esta relación fue calculada para estimar la tasa de recambio entre ambos coeficientes (Rosenqvist, 2001).

## **2. 6 Determinación de concentración de nutrientes foliares**

### **2.6.1 Determinación de N total en hojas**



Las muestras foliares fueron tomadas a los 162 ddt de las primeras 4 hojas a partir del ápice de varias plantas, luego se secaron a 70 °C a peso constante, se molieron y pasaron por un tamiz de 0,01 cm. Para la determinación de la concentración de todos los elementos el procesamiento de la muestra se inició con la digestión por vía húmeda (ácida caliente) de la materia orgánica para la liberación de los minerales (N, P, K, Ca, Mg), convirtiéndolos en formas adecuadas para su determinación analítica. En el caso de la determinación de N se homogeneizaron y se tomaron 100 mg de muestra seca para la determinación de N por el método de Kjeldahl modificado, donde se realizó una digestión sulfúrica, con sales y catalizadores (Acevedo, 1994; Malavonta, *et al.*, 1989).

#### **2.6.2** Determinación de Fósforo, Calcio, Magnesio y Potasio:

Las muestras se sometieron a una digestión por medio de ácido nítrico y ácido perclórico en proporción 2:1 volúmenes, inmediatamente se enrasó a 50 ml y se filtró, el filtrado constituyó la *solución madre* que contenía el P, Ca, Mg y K. (Malavolta *et al.*, 1989; Benton Jones *et al.*, 1991).

La determinación de fósforo se realizó por el método colorimétrico mediante dinitrofenol (DNF) (Horwitt, 1952). Después de digerir la muestra por el método de acenización húmeda se transfiere a un matraz volumétrico de 50 ml y se completa con agua destilada. Se toma una alícuota, se le añaden unas gotas de DNF y se procede a llevar el pH a 3-4 con hidróxido de amonio (NH<sub>2</sub>OH). Luego con el reactivo molibdato y cloruro estañoso, se agita y enrasa realizándose posteriormente la lectura en un fotocolorímetro Chentrix Tipo 20A a 660 nm después de 8 a 12 minutos. Con una curva de concentraciones conocidas (mg de P x % Transmitancia), se encuentra la concentración de fósforo en el extracto, para finalmente hallar el porcentaje de fósforo en el material vegetal.

La determinación del Potasio, Calcio y Magnesio se realizó mediante espectrofotometría de absorción atómica en un Perkin Elmer 603, y para evitar interferencias en el aparato, se hizo una disolución con lantano al 5%. Los resultados se expresan como porcentajes de la materia seca. Para cada elemento se realizaron tres mediciones que corresponden a muestras de cada bloque.

## 2.7 Mediciones del contenido de clorofila

Se tomaron varias hojas ubicadas entre los primeros cinco nudos a partir del apice, de las cuales se le estimó el área. Luego fueron maceradas en acetona al 100 % siguiendo metodología de Arnon (1949) y Lichtenthaler y Wellburn (1983). El contenido de clorofila se midió a 662 y 645 nm usando un espectrofotómetro (marca: spectronic 20). Las fórmulas usadas para el cálculo de los contenidos de clorofila “a” y “b” son modificaciones de esta metodología dadas por Lichtenthaler y Wellburn (1983). Las mismas son:

$$\text{Clo a} = 11,75 A_{662} - 2,35 A_{645}$$

$$\text{Clo b} = 18,61 A_{645} - 3,96 A_{662}$$

Donde  $A_{645}$  y  $A_{662}$  son las absorbancias medidas a 645 y 662 nm, respectivamente.

## 2.8 Dinámica de producción de flores y frutos

En el primer ensayo, cada parcela constó de 7 plantas de las cuales se seleccionaron cuatro plantas centrales (20 por tratamiento) a las cuales se les llevó el registro semanal del número de flores abiertas y frutos y peso de frutos. En el segundo ensayo se utilizó un diseño de bloques al azar con tres repeticiones. Cada parcela de tratamiento constó de 10 plantas y se seleccionaron cuatro plantas centrales a los cuales también se les llevó registros semanales de producción de frutos y flores un mes posterior a la instalación de la sombra.

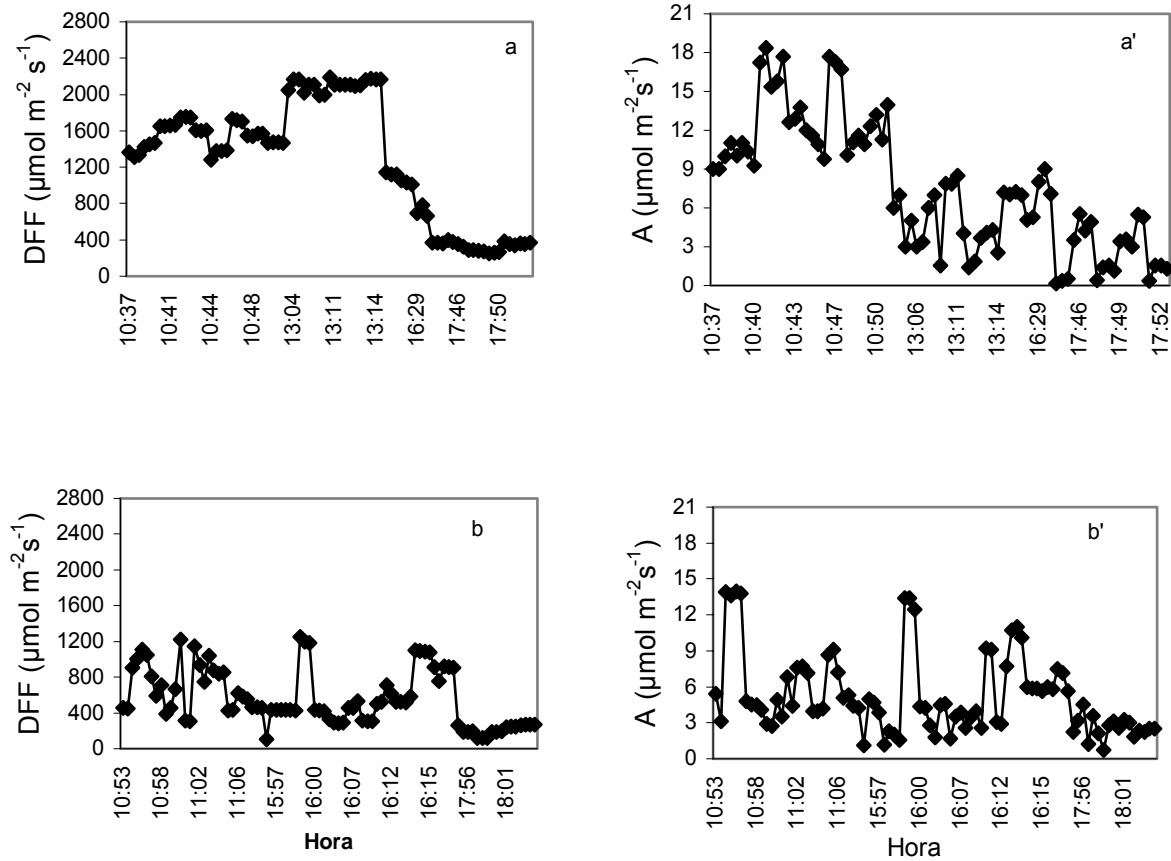
Las diferencias en producción y número total de frutos, flores y peso de frutos fue analizado usando un análisis de varianza (ANOVA) para el primer ensayo. Para el segundo experimento se aplicó el ANOVA y posteriormente el procedimiento de Tukey para comparar los efectos de las intensidades de luz en el segundo ensayo. Las significancias estadísticas se establecieron para  $p < 0,05$ .

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Cursos diarios de variables microclimáticas e intercambio de gases

##### Experimento bajo sombra de *P. Edulis*

La sombra de parchita fue aumentando progresivamente de tal manera que entre las 12 – 13:00 horas a los 114 y 170 ddt de las plántulas de ají, el porcentaje de sombra (estimado por la diferencia entre los DFF medidos por arriba y debajo de la troja de parchita) sobre ellas era de 35, y 47 %, respectivamente. Los valores de DFF a esta hora oscilaron entre 1750 a 2050  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para días soleados, mientras que en días nublados los máximos variaron entre 700 y 920  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La cobertura no era homogénea lo que generaba flecos de luz que cambiaban en el día en los diferentes lados de las plantas de ají. A una misma hora era posible encontrar diferencias en los valores de DFF que llegaban a diferentes partes de la planta. Estas diferencias fueron cercanas a los 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 1 ). Cuando las plantas de parchita tenían aproximadamente 300 ddt sus ramas se habían extendido sobre la malla de alambre de tal manera que absorbían aproximadamente 70 % de la radiación. Las respuestas de asimilación fueron variables de acuerdo a la condición de luz. No obstante, las tasas de asimilación de las plantas bajo la sombra parcial de parchita alcanzaron tasas máximas de 13,8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en plantas a plena exposición solar se obtuvieron tasas máximas de asimilación de  $\text{CO}_2$  de 18  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figuras 1 a' y 1b')



**Figura 1:** Cambios diurnos de DFF (a) a plena exposición solar y (b) bajo la sombra de parchita (*P.edulis*) (a') Cursos diarios de asimilación de CO<sub>2</sub> de *C. chinense* a plena exposición solar y (b') bajo sombra durante varios momentos en un día despejado. El Vigía, estado Mérida. Las plantas de *P. edulis* tenían 180 ddt.

Los DPV en horas de la mañana y horas del mediodía fueron más altos en plantas a plena exposición, mientras que fueron similares en ambas condiciones de luz en horas de la tarde (Figura 2c y Figura 2c del anexo). El promedio del día del DPV de los cursos realizados son superiores y significativos en las plantas en sol que en sombra (2,0 y 1,7 kPa, respectivamente) (Tabla 2). Sin embargo, los potenciales hídricos foliares en ambas condiciones de luz no fueron significativamente diferentes tanto en horas de la mañana como del mediodía. (Tabla 3).

**Tabla 2:** Tasa promedio de densidad de flujo de fotones (DFF,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiración (E,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) máximo promedio de  $\text{CO}_2$  (Amax,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática (Gs,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura foliar (Tf,  $^{\circ}\text{C}$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV, kPa), asimilación de  $\text{CO}_2$  total (A<sub>tot</sub>,  $\text{m mol m}^{-2}$ ) y eficiencia de usos de agua (EUA,  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ) para plantas de *C. chinense* a plena exposición solar y bajo la sombra de parchita. Errores estándar entre paréntesis. Datos incluyen tres días de medición.

Tratamiento	DFF	E	A	Amax	Gs	Tf	DPV	A tot	EUA
No sombreadas	1234 (230)a	4,3 (0,61)	8,5 (1,54)a	11,24 (0,27)a	232,6 (21)	32,6 (1,05)	2,0 (0,15)a	205,4 (14)a	1,97 (0,26)
Sombreadas	702 (80)b	3,9 (0,58)	5,1 (1,05)b	6,40 (0,78)b	246,4 (32)	31,7 (1,78)	1,7 (0,09)b	157,1 (27)b	1,49 (0,14)

\* valores con distinta letra son significativamente diferente ( $p < 0.05$ )

**Tabla 3:** Potenciales hídricos foliares (MPa) de *Capsicum chinense* a plena exposición solar y bajo la sombra de parchita (*P.edulis*). Promedio de cuatro hojas  $\pm$  error estándar \*

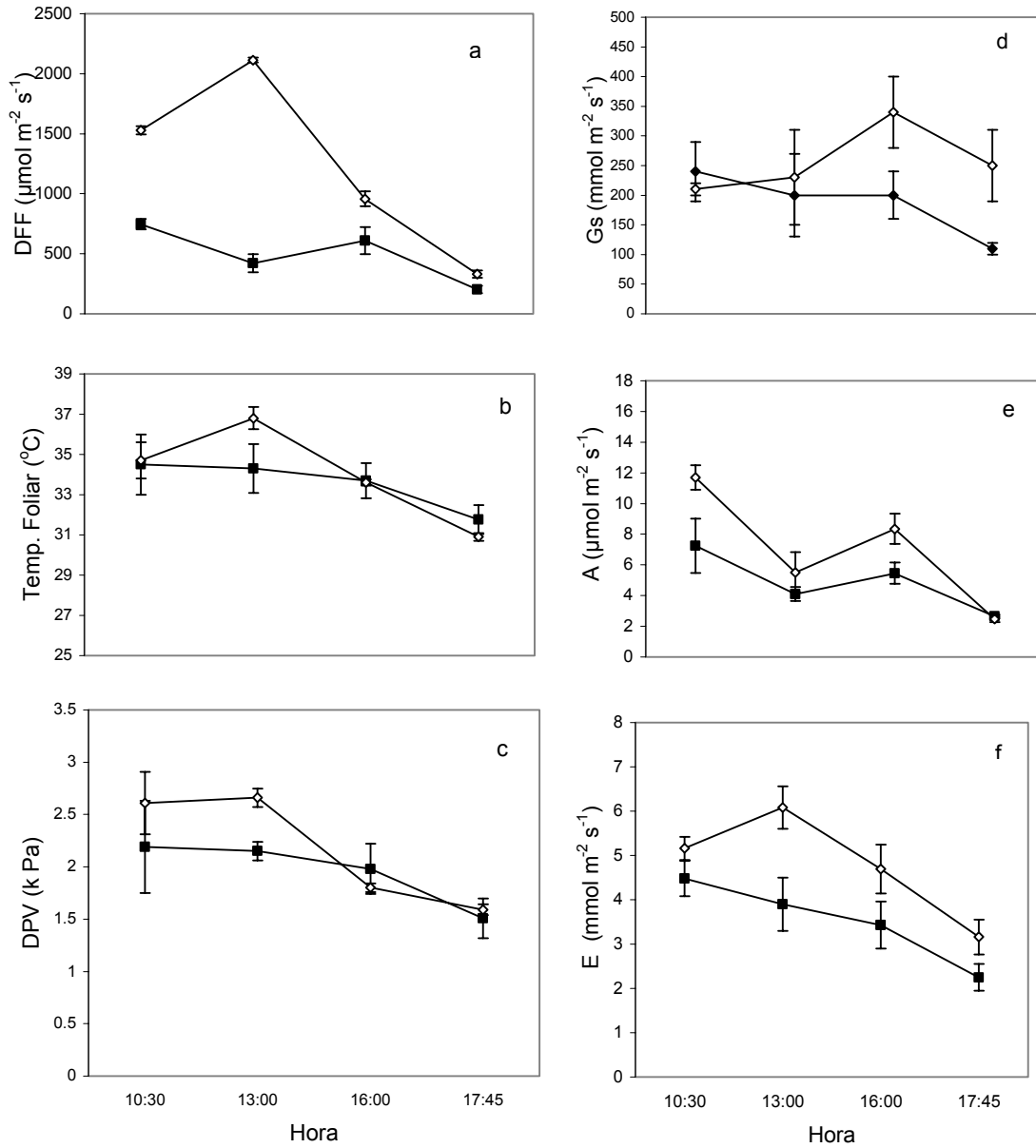
Hora	135 ddt		$\Psi$ 170 ddt	
	Sol	Sombra	Sol	Sombra
9:00- 9:30	-1,63 $\pm$ 0,02 a	-1,50 $\pm$ 0,07a	-1,51 $\pm$ 0,03 a	-1,48 $\pm$ 0,04a
12:00-13:00	-1,72 $\pm$ 0,05a	-1,61 $\pm$ 0,08a	-1,52 $\pm$ 0,06 a	-1,34 $\pm$ 0,06 <sup>a</sup>

\* valores con diferente letra es significativa ( $p < 0.05$ )

Los máximos Gs en plantas bajo sombra, se presentaron en horas de la mañana y paulatinamente fueron disminuyendo (Figura.2d, y Figura 2d del anexo), no obstante pareciera que esta tendencia dependerá de las DFF que han prevalecido en el día. En el caso de días de poca radiación la Gs mostró una tendencia opuesta (Figura 1c del anexo). En condiciones de sombra, donde las DFF no sobrepasaron en promedio diario los  $705 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (tabla 3), las Gs respondieron lineal y positivamente con los aumentos del DPV entre 1,3 y 2,1 ( $R^2 = 0,50$ ) (Figura 3c). En plantas en sol, las Gs no presentaron una tendencia consistente. Los valores promedios diarios para las mediciones realizadas indican Gs similares a los de condiciones de sombra parcial (Tabla 2). Por el contrario, al comportamiento mostrado por plantas cultivadas en sombra, las plantas en sol presentaron tendencias ligeras de disminución de Gs en la

medida que el DPV se incrementaba. Tal aumento de los DPV, sólo explica un 16 % del cierre estomático a plena exposición solar de las plantas de ají.

Las tasas de A en plantas bajo sombra siguieron el mismo patrón de variación de los DFF, indicando que dependiendo de la variabilidad de la radiación en un día tendremos tendencias similares en las tasas de A (Figura 2 a y 2 e, Figuras 1 a y 1d del anexo y Figura 2 a y 2e del anexo). La sombra parcial produjo disminuciones mayores al 30% en los DFF y bajo estas condiciones las tasas de A sólo alcanzaron valores de  $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 2e), que representó aproximadamente un 67 % del total de las máximas A promedios que se obtuvieron a plena exposición solar. Al igual que las plantas bajo sombra, las tasas de A de plantas a plena exposición siguen dinámicas muy similares a la variación del DFF, pero disminuyen drásticamente con radiaciones por encima de los  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Este comportamiento se aprecia claramente en las relaciones de DFF y A (Figura 3a, Figura 3ay 6 del anexo) y fue independiente de la apertura estomática (Figura 3c). En las plantas bajo sombra parcial se encontró una tendencia lineal positiva entre A y Gs ( $R^2 = 0,52$ ) y como se mencionó anteriormente, esto se aprecia con DFF por debajo de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para las plantas a plena exposición solar, la relación entre estas dos últimas variables no mostraron tendencia definida (Figura 3c). La sombra parcial no homogénea entre los 120 y 150 ddt sobre las plantas de *C. chinense* influyeron sobre variaciones en las tasas de A dentro de una misma planta y fue posible encontrar para una misma hora variaciones de  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En promedio la sombra parcial produjo una disminución significativa de un 23% en las tasas de  $A_{\text{tot}}$  (Tabla 2).

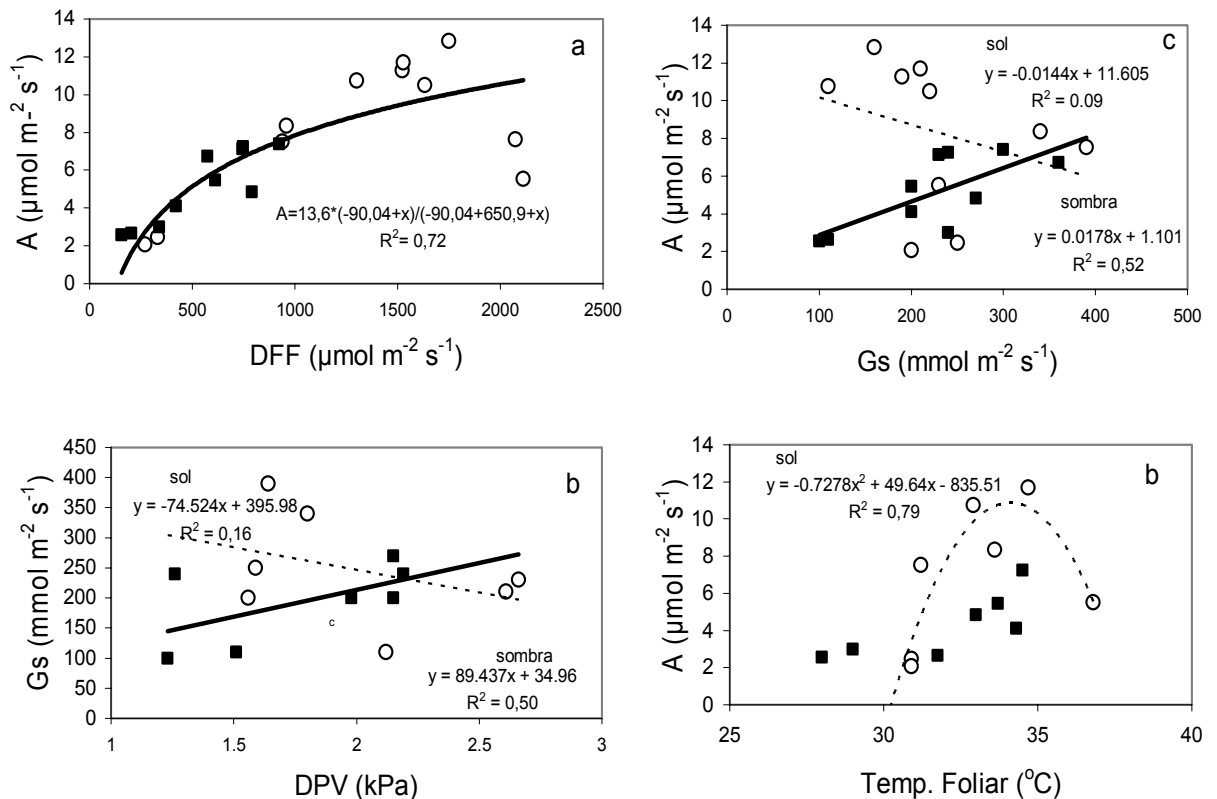


**Figura 2:** Curso diario de a) densidad de flujo de fotones (DFF), b) Temperatura foliar, c) diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), d) conductancia estomática (Gs), e) asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) y e) transpiración (E) de *C. chinense* a plena exposición solar ( $\circ$ ) y bajo la sombra de *E. edulis* ( $\blacksquare$ ). Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas de 124 ddt de edad.

En cuanto a las tasas de E, los mayores promedios registrados son de  $6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  obtenidos a plena exposición solar, mientras que en condiciones de sombra parcial fueron de  $5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 2f). No hubo diferencias significativas entre los valores promedios diarios en las dos condiciones de luz (Tabla 2).

Las temperaturas máximas foliares en ambas condiciones de luz se registraron en horas donde prevalecían también los máximos DFF. Por otra parte, en plantas de sol la relación entre A y temperatura foliar es de tipo parabólico ( $R^2= 0,79$ ) donde a temperaturas foliares mayores a  $36 \text{ }^\circ\text{C}$  las tasas de A disminuyeron. Bajo condiciones de sombra las plantas de ají pepón mostraron una relación lineal entre A y la temperatura foliar que corresponde a temperaturas menores a  $35 \text{ }^\circ\text{C}$ . (Figura 3d).





**Figura 3:** Relación entre: a) densidad de flujo fotones (DFF) y asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), b) diferencia de presión vapor de agua (DPV) y conductancia estomática (Gs), c) Gs y A, d) temperatura foliar y A en plantas de *C. chinense* a plena exposición solar ( $\circ$ ) y bajo la sombra de *P. edulis* ( $\blacksquare$ ). Para DPV y temperatura foliar cada punto representa el promedio de cuatro medidas. Las otras variables son promedios de 27 mediciones. Regresiones líneas punteadas (plantas en sol), continua (sombra)

### Experimento bajo sombra artificial (mallas)

En condiciones de máxima radiación, especialmente en horas del mediodía, cuando los DFF en plantas a plena exposición solar estuvieron cercanos a los  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , los valores de DFF que llegaron a las plantas de ají, por debajo de la tela de 40 %, estuvieron alrededor de  $1100\text{-}1250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en condiciones de 60 %

de sombra las DFF no alcanzaron los  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Tales diferencias, también influyeron en los DPV, donde los máximos fueron obtenidos en condiciones de plena exposición solar para la mayoría de las horas (Figura 4c y Figura 4c del anexo). Para las dos condiciones de sombra los DPV no alcanzaron los 2 kPa, mientras que para ambientes con sombra de parchita se obtuvieron DPV cercanos a los 2,5 kPa. Esto debe tener relación con la alta cantidad de flecos de luz que ofrecía la sombra de parchita, lo cual incluso se manifestó en mayores promedios diarios de DPV que en las condiciones de sombra dadas por la malla donde la condición de luz no fue tan variable (Tabla 3 y 4). Los promedios diarios de DPV en condiciones de plena exposición fueron 0,6 y 0,72 kPa más altos y estadísticamente diferentes que a 40 y 60 % de sombra, respectivamente (Tabla 4).

Los potenciales hídricos, siguieron tendencias casi iguales que en el experimento anterior, es decir, no se encontraron diferencias en los potenciales hídricos en plantas de diferentes condiciones de luz. (Tabla 5).

El comportamiento diario de las Gs no fue constante para todas las condiciones de luz. Tal como en el experimento anterior, las Gs en plantas a plena exposición solar no mostraron un comportamiento regular (Figura 4d, Figura 4 y 5c del anexo). Las mayores Gs alcanzaron valores entre  $300$  y  $350 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y se obtuvieron en las horas del día con los máximos DFF (alrededor de los  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Para las plantas en 40 % de sombra se obtuvieron máximos de  $350 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en plantas con sombra del 60 % existió una tendencia de mayores Gs en horas de la mañana y a ir disminuyendo paulatinamente hacia horas de la tarde. Los máximos valores bajo esta última condición no alcanzaron los  $300 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Al igual que en el ensayo con sombra de parchita, la tendencia de las Gs en condiciones de sombra obtenidas con las mallas sintéticas es a ir aumentando linealmente con incrementos del DPV ( $R^2 = 0,42$ ). Mientras que en condiciones de plena exposición solar se encontró una tendencia lineal negativa de los Gs con aumentos del DPV ( $R^2 = 0,37$ ) (Figura 5c). Los promedios diarios de Gs no mostraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre plantas a plena exposición solar y las que estaban bajo las mallas de 40 % de sombra. No obstante con 60% de sombra, sí hubo un cierre estomático diario significativo ( $p < 0,05$ ) aproximadamente de un 33 % (Tabla 4).

**Tabla 4:** Tasa promedio de Transpiración (E,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) máximo promedio de  $\text{CO}_2$  (Amax,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática (Gs,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura foliar (Tf,  $^{\circ}\text{C}$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV, kPa), asimilación de  $\text{CO}_2$  total (Atot  $\text{mmol m}^{-2}$ ) y eficiencia en el uso de agua (EUA,  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ) para plantas de *C. chinense* a plena exposición solar, 40 y 60 % de sombra. Errores estándar entre paréntesis.

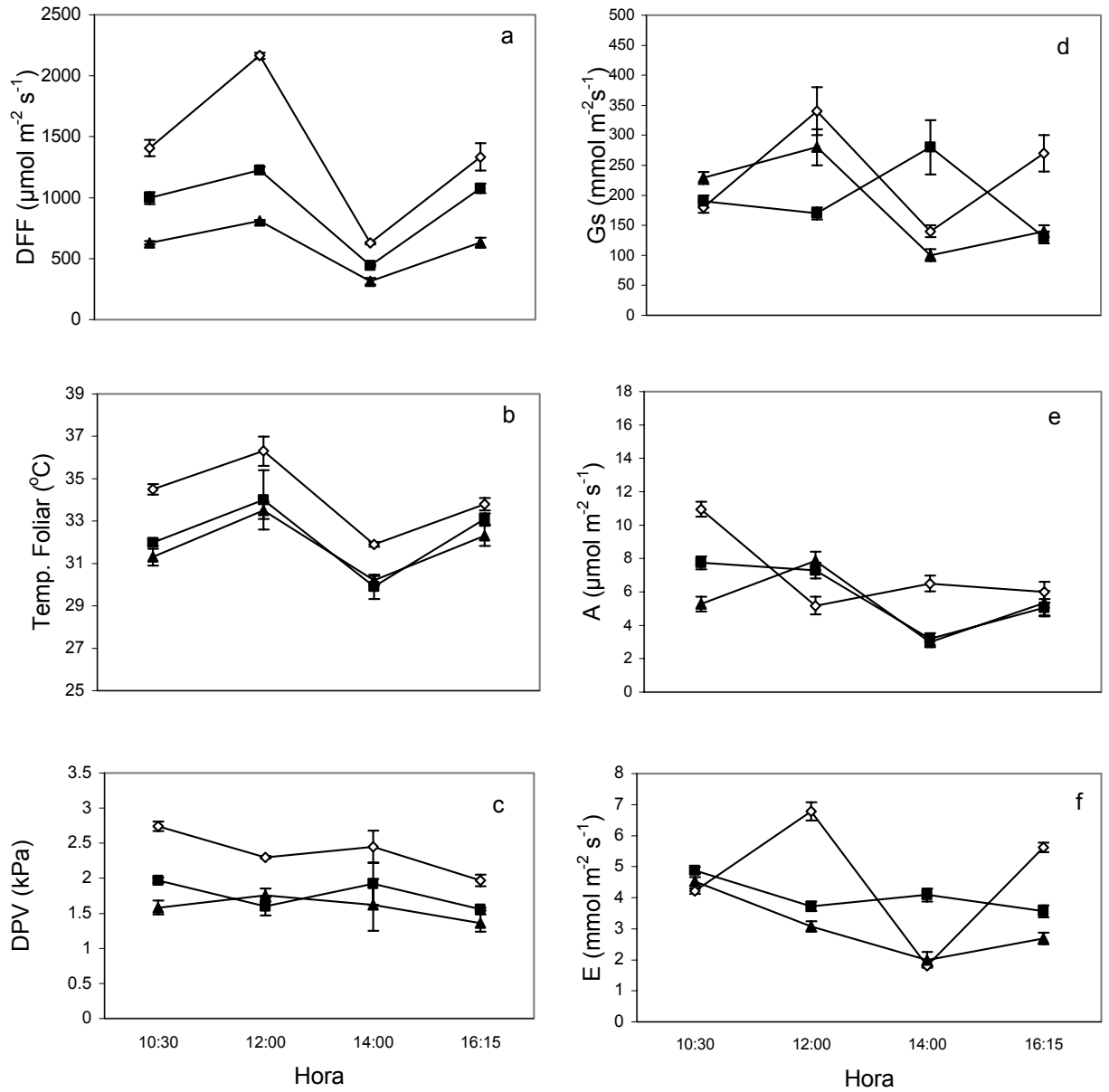
	DDF	E	A	Amax	Gs	Tf	DPV	A tot	EUA
<b>(%) Sombra</b>									
Control (sin sombra)	1519 (77,02)	3,99 a (0,87)	9,58 a (1,23)	13,1 a (1,14)	252 a (16)	34,11a (0,01)	2,21 a (0,03)	244 a (38)	2,37 (0,32)
40	931 (26,12)	3,72 a (0,46)	8,23 ab (1,21)	9,40 b (1,30)	250 a (28)	32,6 b (0,28)	1,64 b (0,09)	209 ab (50)	1,84 (0,24)
60	593 (19,42)	2,64 a (0,23)	6,63 b (0,69)	8,98 b (1,13)	171 b (12)	32,08 c (0,23)	1,48 b (0,01)	190 b (18)	2,01 (0,36)

\*valores con diferentes letras en una misma columna son significativos aplicando test de Tukey ( $p < 0,05$ )

**Tabla 5:** Potenciales hídricos foliares (MPa) de *Capsicum chinense* a plena exposición solar y sombra de 40 y 60 %. Promedio de tres plantas  $\pm$  error estándar.

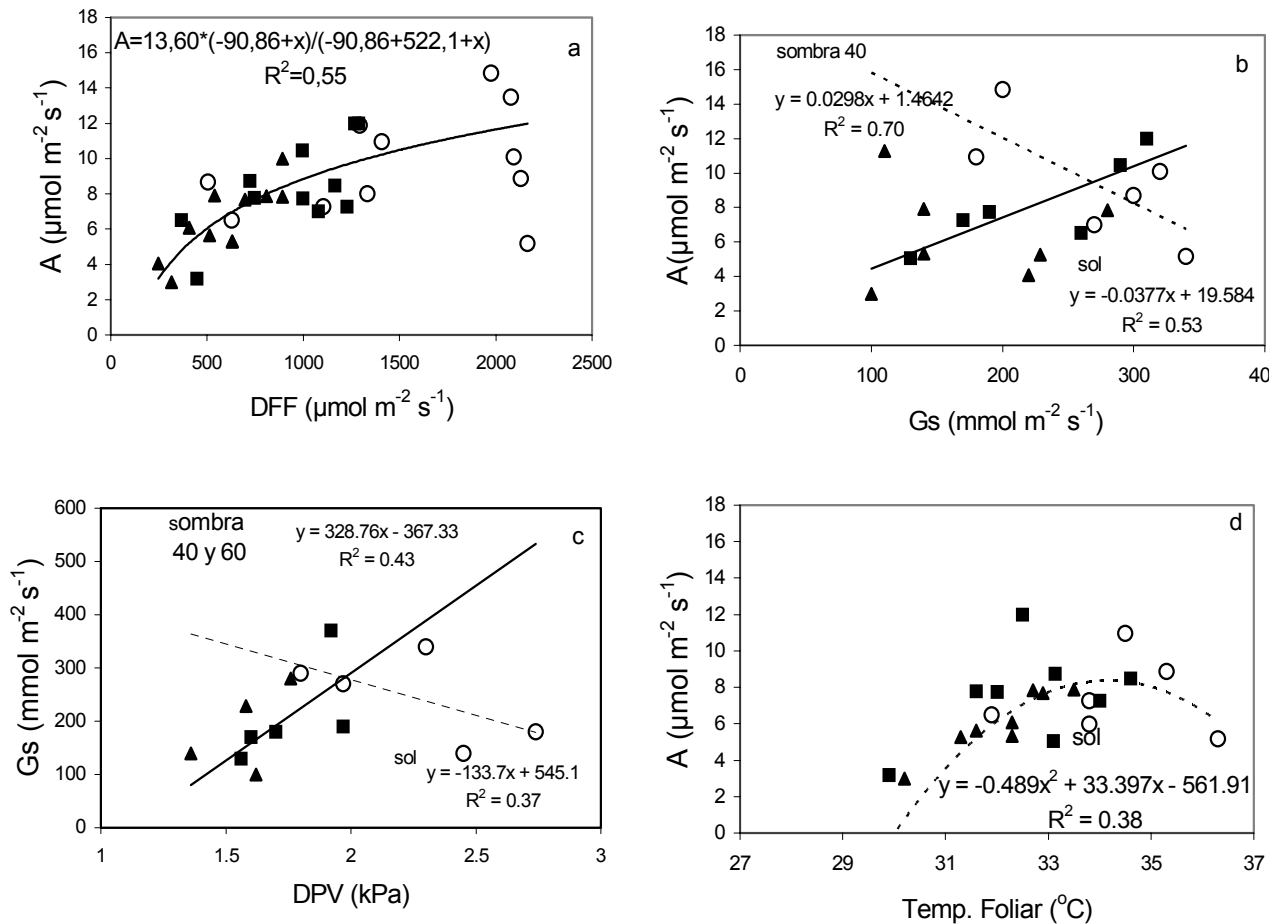
Hora	135 ddt			157 ddt		
	Sol	40 %	60 %	Sol	40 %	60 %
9:00-9:30	1,39 $\pm$ 0,04 a	1,33 $\pm$ 0,09 a	1,40 $\pm$ 0,10 a	1,72 $\pm$ 0,06a	1,61 $\pm$ 0,1a	1,53 $\pm$ 0,1a
12:00-13:00	1,69 $\pm$ 0,07 a	1,45 $\pm$ 0,08 a	1,39 $\pm$ 0,05b	1,81 $\pm$ 0,05a	1,63 $\pm$ 0,1a	1,49 $\pm$ 0,06 b

\*valores con diferentes letras en una misma fila son significativos aplicando test de Tukey ( $p < 0,05$ ).



**Figura 4:** Curso diario de a) densidad de flujo de fotones (DFF), b) Temperatura foliar, c) diferencia de vapor hoja-aire (DPV), d) conductancia estomática (Gs), e) asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) y f) transpiración (E) de *C. chinense* a plena exposición solar (○), 40 (■) y 60 (▲) % de sombra. Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$ error estándar. Plantas tenían 157 ddt

El comportamiento diario de  $A$ , en plantas a plena exposición solar mostró una tendencia similar de disminución con valores de DFF por encima de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , pese a no existir un cierre estomático severo (Figura 4e, Figura 4e y 5 del anexo ). Las figuras 5a y figura 5 del anexo muestran claramente esta tendencia la cual coincide con la mostrada en la Figura 3a. Las máximas tasas promedio ( $12 -15,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se obtuvieron en condiciones de DFF mayores a los  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Las tasas promedios diarias de  $A$  de las plantas bajo 40 % de sombra mostraron un 15 % de disminución con respecto a las de plena exposición solar, mientras que la sombra de 60 % implicó una disminución del 31 % (Tabla 4). En este ensayo, los promedios de  $A_{\text{max}}$  obtenidos fueron significativamente mayores para la condición a total exposición solar, esta tendencia fue similar que en el ensayo anterior. No obstante, una mayor asimilación significativa con respecto a plantas cultivadas a 60 % de sombra, pero no con plantas a 40 % de sombra total fue encontrada (Tabla 4). La disminución en la  $A_{\text{tot}}$  en plantas bajo malla de 40% fue de 15 %, mientras plantas con 60 % de sombra experimentaron 25 % de reducción con respecto a las de plena exposición. Entre las dos condiciones de sombra no se encontraron diferencias significativas y la diferencia fue de solo 10 %. Una tendencia lineal negativa fue encontrada entre  $G_s$  y  $A$  en plantas no sombreadas ( $R^2= 0,53$ ) (Figura 5b). En plantas bajo sombra las tendencias entre estas dos últimas variables fueron similares y varió de acuerdo a la incidencia de radiación.



**Figura 5:** a) Relación entre densidad de flujo fotones (DFF) y asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) b) conductancia estomática (Gs) y A, c) diferencia de presión vapor de agua (DPV) y Gs, d) temperatura foliar y A en plantas de *C. chinense* a plena exposición solar ( $\circ$ ) y 40 ( $\blacksquare$ ) y 60 ( $\blacktriangle$ ) % de sombra. Para DPV y temperatura foliar cada punto representa el promedio de cuatro medidas. Las otras variables son promedios de 27 mediciones. Regresiones líneas punteadas (plantas en sol), continua (sombra).

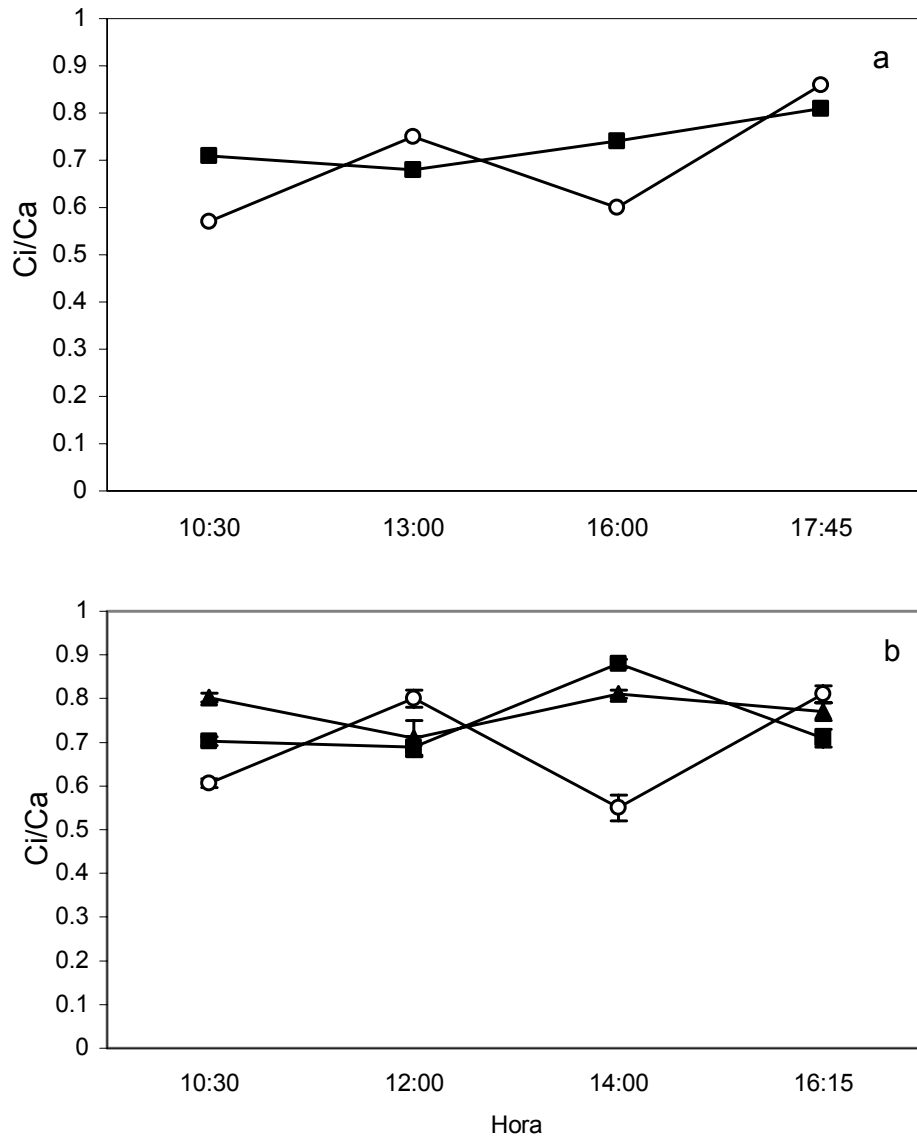
En cuanto al comportamiento de E, básicamente siguen un patrón muy similar al DFF y Gs (Figura 4f, Figuras 4f del anexo). Los máximos valores registrados alcanzaron  $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en plantas a plena exposición solar. Para plantas bajo sombra de 40 % los máximos E fueron de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en plantas de 60 % de sombra, no sobrepasaron los  $4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 4f y Figura 4f del anexo). Una mayor exposición también implicó un mayor promedio diario de transpiración disminuyendo

en la medida que la sombra aumentaba, sin embargo no se encontraron diferencias significativas (Tabla 5).

Las temperaturas foliares en todas las condiciones de luz mostraron un comportamiento similar al que fue registrado para los DFF. En los cursos realizados, la temperaturas foliares en plantas no sombreadas, fueron mayores que las que estaban bajo la sombra de las mallas en la mayoría de las horas. Usualmente en los momentos de alta radiación, las temperaturas foliares en sol, alcanzaron valores por encima de los  $35,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (entre las 12:00 y 15:00 horas) (Figura 4b y Figura 4b del anexo), mientras que en plantas bajo sombra las temperaturas foliares no sobrepasaron los  $33\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Bajo estas dos condiciones de sombra se encontró una relación lineal positiva ( $R^2= 0,87$ ) entre A y la temperatura foliar, mientras en plantas en sol se obtuvo una relación parabólica ( $r^2=0,38$ ). Pareciera que temperaturas foliares por arriba de los  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  causan disminución en A (Figura 3d, 5d).

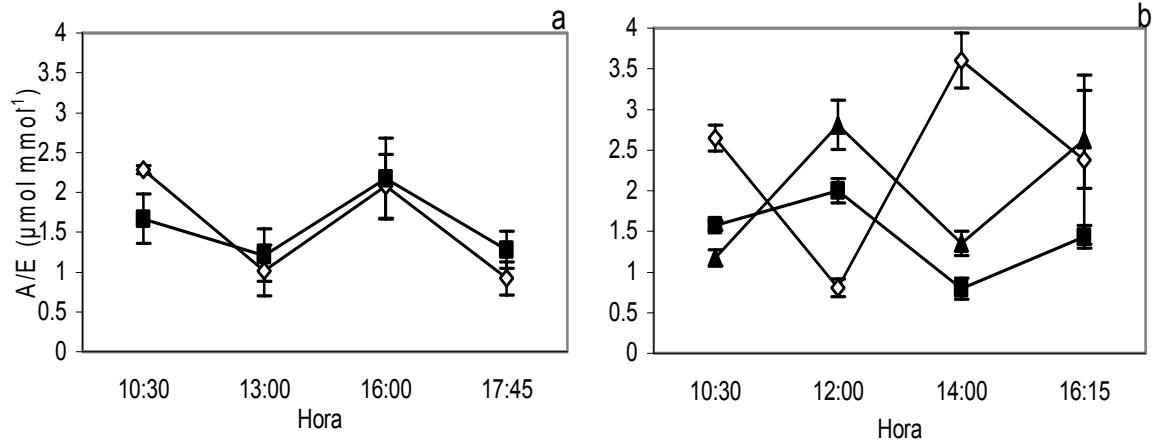
Las bajas tasas de asimilación en horas del mediodía en plantas no sombreadas no correspondieron con disminuciones del Ci. La relación Ci/Ca se mantuvieron constantes para todas las condiciones de luz (valores entre 0,7 y 0,8) (Figura 6).

Se encontró la tendencia de un incremento de la eficiencia de uso de agua (EUA, A/E) en la medida que el DFF aumentaba, sin embargo esta tendencia es hasta DFF por debajo de los  $1500\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ . En plantas cultivadas a 40 % de sombra el comportamiento fue relativamente similar. No obstante cuando los DFF fueron superiores a  $1550\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , la tendencia encontrada fue a una disminución paulatina de la EUA manifestada en plantas a plena exposición solar (Figura 7), incluso en horas del mediodía con altos DFF ( $2000\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) se encontraron los menores valores de EUA y siempre fue mayor en plantas en condiciones de sombra en ambos experimentos (Figura 7). Los valores promedios diarios obtenidos de EUA (Tablas 3 y 4) muestran que no hay diferencias significativas en las plantas cultivadas a diferentes condiciones de luz.



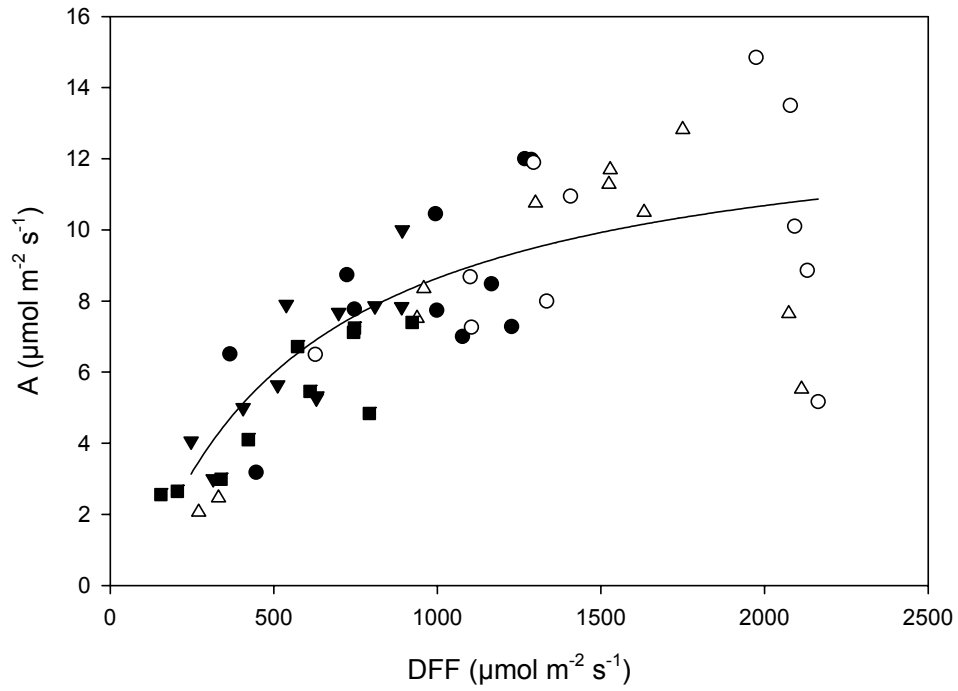
**Figura 6:** Curso diario de Ci/Ca de plantas de *C. chinense* a) a plena exposición solar (○) y bajo la sombra de parchita (■) b) *C. chinense* luz a plena exposición solar (○) y sombra artificial de 40 (■) y 60 (▲) %. Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$ error estándar





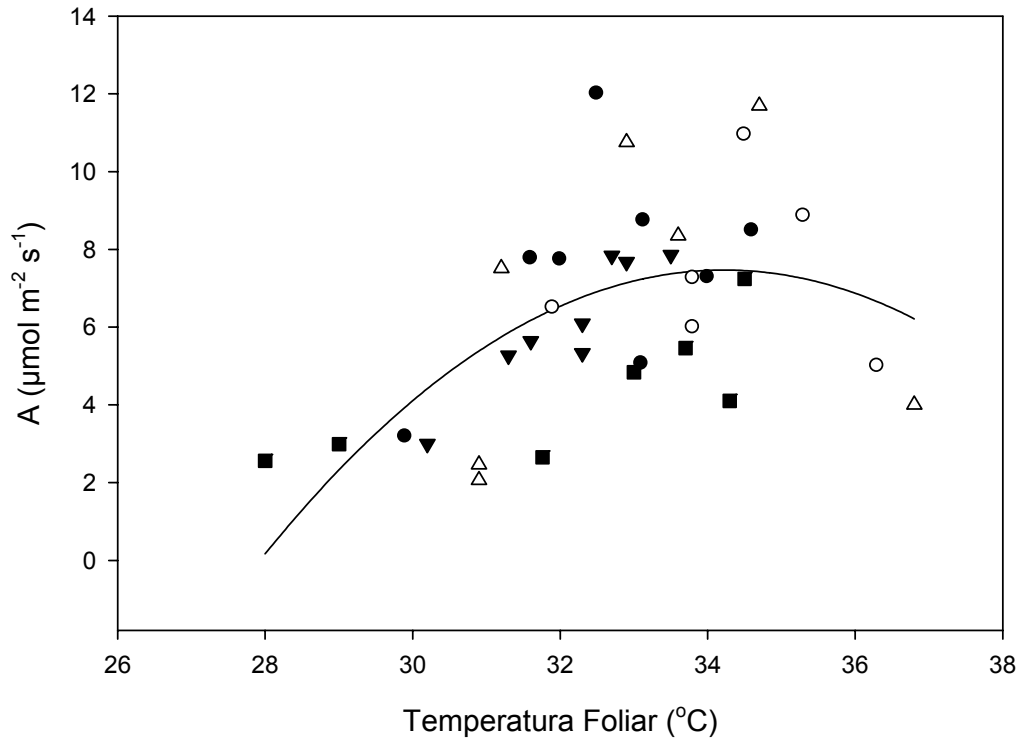
**Figura 7:** Curso diario de eficiencia de uso de agua (A/E) de plantas de *C. chinense* a) a plena exposición solar ( $\circ$ ) y bajo la sombra de parchita ( $\blacksquare$ ) b) *C. chinense* luz a plena exposición solar ( $\circ$ ) y sombra artificial de 40 ( $\blacksquare$ ) y 60 ( $\blacktriangle$ ) %. Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$ error estándar.

Las figuras 8 y 9 resumen las relaciones existentes entre A con DFF y temperatura foliar, respectivamente, de los dos experimentos realizados. Es claro que el cultivar pepón tiene una tasa máxima que no sobrepasa los  $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y la saturación se alcanza a DFF de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aproximadamente. El punto de compensación ocurre a una DFF de  $98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Con respecto a la temperatura foliar, cuando ésta alcanzan valores arriba de los  $36 \text{ }^\circ\text{C}$ , las tasas de A comienzan a disminuir. El óptimo de temperatura estimado de la regresión parabólica fue  $34,1 \text{ }^\circ\text{C}$ .



**Figura 8:** Relación entre DFF y Asimilación de  $\text{CO}_2$  de *C. chinense* en condiciones de plena exposición solar (símbolos no rellenos) y sombra parcial : sombra de *P. edulis* (■), sombra dada por malla de 40 (●) y 70 % (▼). Cada punto es el promedio de 20 mediciones

$$A = 13,50 * (-97,76 + \text{DFF}) / (-97,76 + 554,13 + \text{DFF}) \quad R^2 = 0,68$$



**Figura 9:** Relación entre Temperatura foliar y Asimilación de CO<sub>2</sub> de *C. chinense* en condiciones de plena exposición solar (símbolos no rellenos) y sombra parcial : sombra de *P. edulis* (■), sombra dada por malla de 40 (●) y 70 % (▼). Cada punto es el promedio de 20 mediciones para A y 5 para temperatura ( $A = -213,42 + 12,9,90 Tf - 0,188(Tf)^2$ )  $R^2 = 0,42$

### 3.2 Concentración de clorofilas y fluorescencia de la clorofila a

En plantas de *C. chinense* las concentraciones de clorofila a y b fueron menores en sombra. Incluso la relación cloa:b también mantuvo la misma tendencia (Tabla 6).

**Tabla 6:** Concentración de clorofila a y b ( $\mu\text{mol}$  clorofila  $\text{m}^{-2}$ ), relación entre ellas y suma de ambas en *C. chinense* bajo tres condiciones de luz. Entre paréntesis error estándar. \*

Sombreamiento (%)	Clo a	Clo b	Clo a/b	Clo a+b
0 (sin sombra)	263 a (9,50)	194 (18,50)	1,39 (0,09)	457 (20,22)
40	207 b (8,62)	188 (15,80)	1,11 (0,08)	395 (21,23)
60	197 b (8,09)	172 (4,17)	1,14 (0,04)	369 (9,30)

\* valores con diferentes letras en una misma columna son significativos aplicando test de Tukey ( $p < 0,05$ )

La eficiencia máxima fotoquímica del fotosistema II, dada por la relación  $F_v/F_m$  fue significativamente menor en plantas en condiciones de sol que las que estaban bajo sombra de parchita (Tabla 7). Sin embargo en el experimento de mallas no se encontraron diferencias significativas entre los tres tratamientos para las mediciones de 30, 90 y 120 días después de haber colocado las mallas (Tabla 8). El coeficiente de extinción fotoquímico, usado como indicador de la oxidación del aceptor inicial de electrones del Fotosistema II ( $Q_A$ ) fue decreciendo con incrementos de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos para todas las condiciones de luz que se establecieron en los experimentos, no encontrándose diferencias significativas entre las condiciones de luz (Figura 9). El coeficiente de extinción no fotoquímico si fue afectado en las diferentes condiciones de luz obteniéndose valores más altos en plantas bajo sombra de parchita en relación a las no sombreadas especialmente a DFF por arriba de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La producción cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{psII}$ ) fue disminuyendo progresivamente en la medida que aumentó el DFF para todas las condiciones y no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de luz (Figura 10). El transporte de electrones de plantas bajo sombra de parchita fue mayor en altas radiaciones (a partir de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Figura 11a). No obstante, en el experimento usando las mallas sintéticas para producir las condiciones de sombra, se apreció un mayor transporte de electrones en plantas a plena exposición solar para la mayoría de las condiciones de DFF (figura 11 b). La relación  $NPQ/q_p$  en función del DFF mostró la tendencia de una mayor pendiente en plantas bajo sombra y la misma aumentó a mayor sombra. Sin embargo, la condición de luz no afectó las tasa de recambio a

radiaciones por debajo de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A DFF mayores a los  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  se obtuvo una mayor velocidad de recambio del NPQ por el qp en plantas bajo sombra (Figura 12).

**Tabla 7 .** Eficiencia máxima del FII (Fv/Fm) de plantas de *C. chinense* a plena exposición solar y bajo la sombra de parchita.

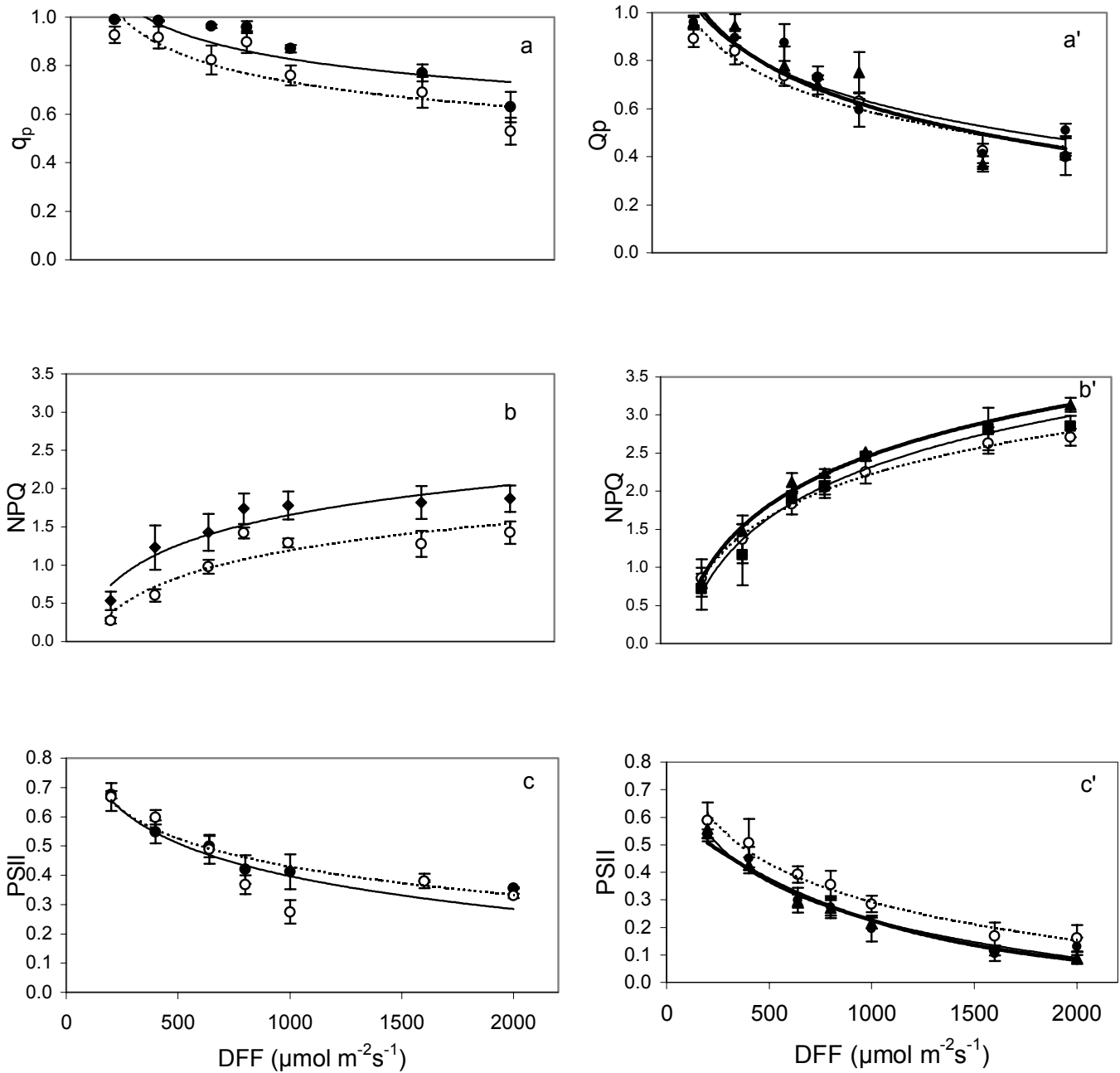
Tratamiento	Marzo	Mayo
No sombreadas	0,76 (0,003)b	0,71 (0,037)b
Sombreadas	0,78 (0,006)a	0,77 (0,008)a

\*valores con diferentes letras en una misma columna son significativos aplicando test de Tukey ( $p < 0,05$ )

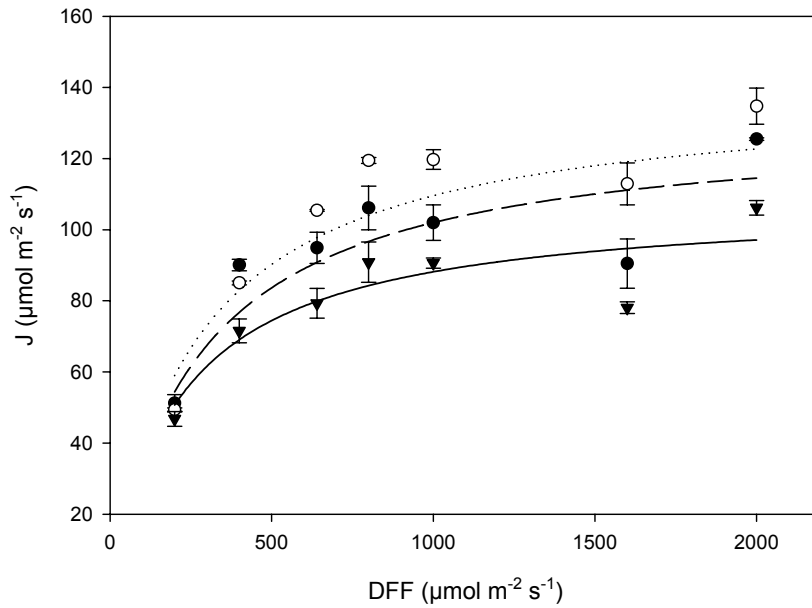
**Tabla 8.** Eficiencia cuántica máxima (Fv/Fm) de plantas de *C. chinense* en tres condiciones de luz durante tres períodos de crecimiento. Errores estándar entre paréntesis.

Sombreamiento (%)	Julio	septiembre	Octubre
Control (sin sombra)	0,78 (0,009)	0,79 (0,004)	0,79 (0,003)
40	0,78 (0,006)	0,77 (0,02)	0,73 (0,004)
60	0,78 (0,008)	0,72 (0,02)	0,76 (0,01)

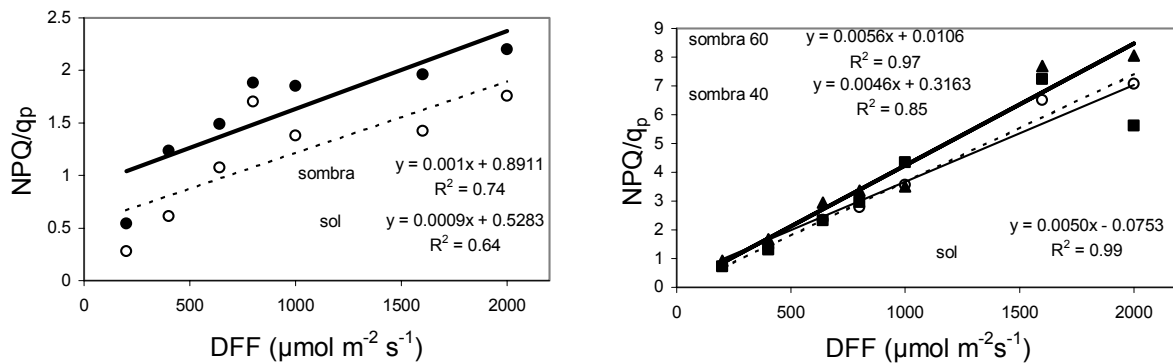
\*valores con diferentes letras en una misma columna son significativos aplicando test de Tukey ( $p < 0,05$ )



**Figura 10:** Respuesta del coeficiente de extinción fotoquímico ( $q_p$ ) y no fotoquímico (NPQ) y la eficiencia cuántica del fotosistema II en plantas de *C. chinense* cultivada bajo la sombra de parchita (●) y a plena exposición solar (○--) (lado izquierdo: a, b y c) y sombra artificial de 40 (●→) y 60 (▲→) y a plena exposición solar (○) (lado derecho a', b', y c'). Cada punto representa promedio de 4-6 hojas. Barras indican error estándar.



**Figura 11:** Respuesta del transporte de electrones (J) en plantas de *C. chinense* cultivada bajo la sombra artificial de 40 (● - -) y 60 (▼) y a plena exposición solar (○...). Cada punto representa promedio de 6 hojas. Barras indican error estándar

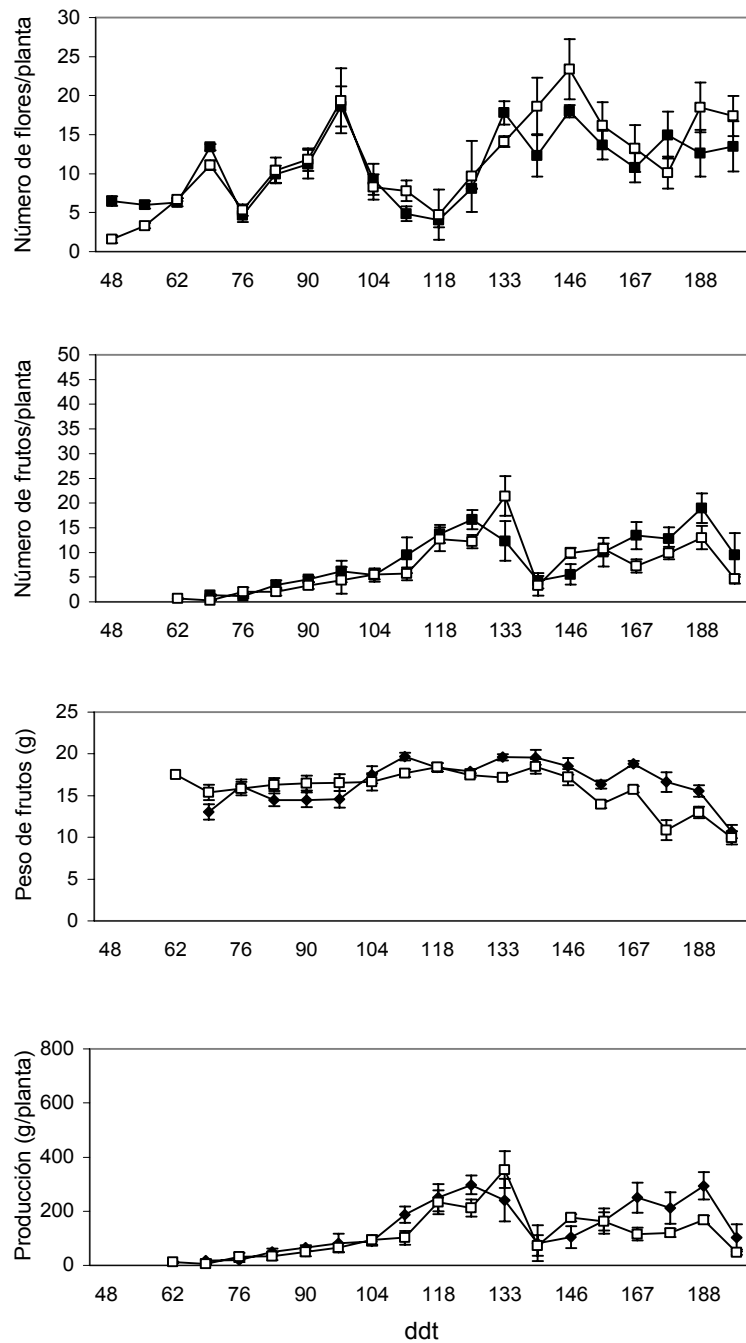


**Figura 12:** Variación de la relación  $\text{NPQ}/q_p$  (a) en plantas de *C. chinense* a plena exposición solar (○) y bajo la sombra de parchita (■) y (b) tres condiciones de luz (sin sombra ○), (40% sombra ■) y 60% sombra (▲)

### **3.3 Dinámica de floración y producción de frutos**

Bajo las condiciones del estudio a los 46 ddt, el 55 % de las plantas habían iniciado la floración. En la dinámica floral el máximo número de flores se alcanzó a los 97 y 146 ddt, tanto para plantas sombreadas como para las no sombreadas. Entre estos máximos de floración hay aproximadamente 50 días. El 50 % de las plantas con frutos para cosechar fue obtenido a los 67 ddt y el número de frutos por planta aumentó progresivamente llegando a un máximo entre 17 y 20 frutos/planta a los 125 y 133 ddt para plantas sombreadas y no sombreadas, respectivamente. Otro máximo se alcanzó a los 188 ddt para ambos tratamientos. El peso del fruto se mantuvo cercano a los 17 g para plantas a exposición solar, mientras que en plantas sombreadas existió mayor fluctuación en el peso, oscilando entre 14 y 19 g. A partir de los 167 ddt, el peso de los frutos comenzó a disminuir paulatinamente en ambas condiciones de luz (Figura 13). No se presentaron diferencias significativas en el número total de flores (NTF), número total de frutos (NTFr) y producción total (Tabla 9). En un periodo de 197 días se obtuvo un promedio de 1,7 y 1,5 kg de fruto/planta cosechados en plantas bajo sombra y a plena exposición, respectivamente.





**Figura 13:** Dinámica del número de flores y frutos por planta, peso del fruto y producción de *C. chinense* bajo la sombra de *Passiflora edulis* (■) y plena exposición solar (□). Cada punto es el promedio de 15 planta  $\pm$  error estándar.

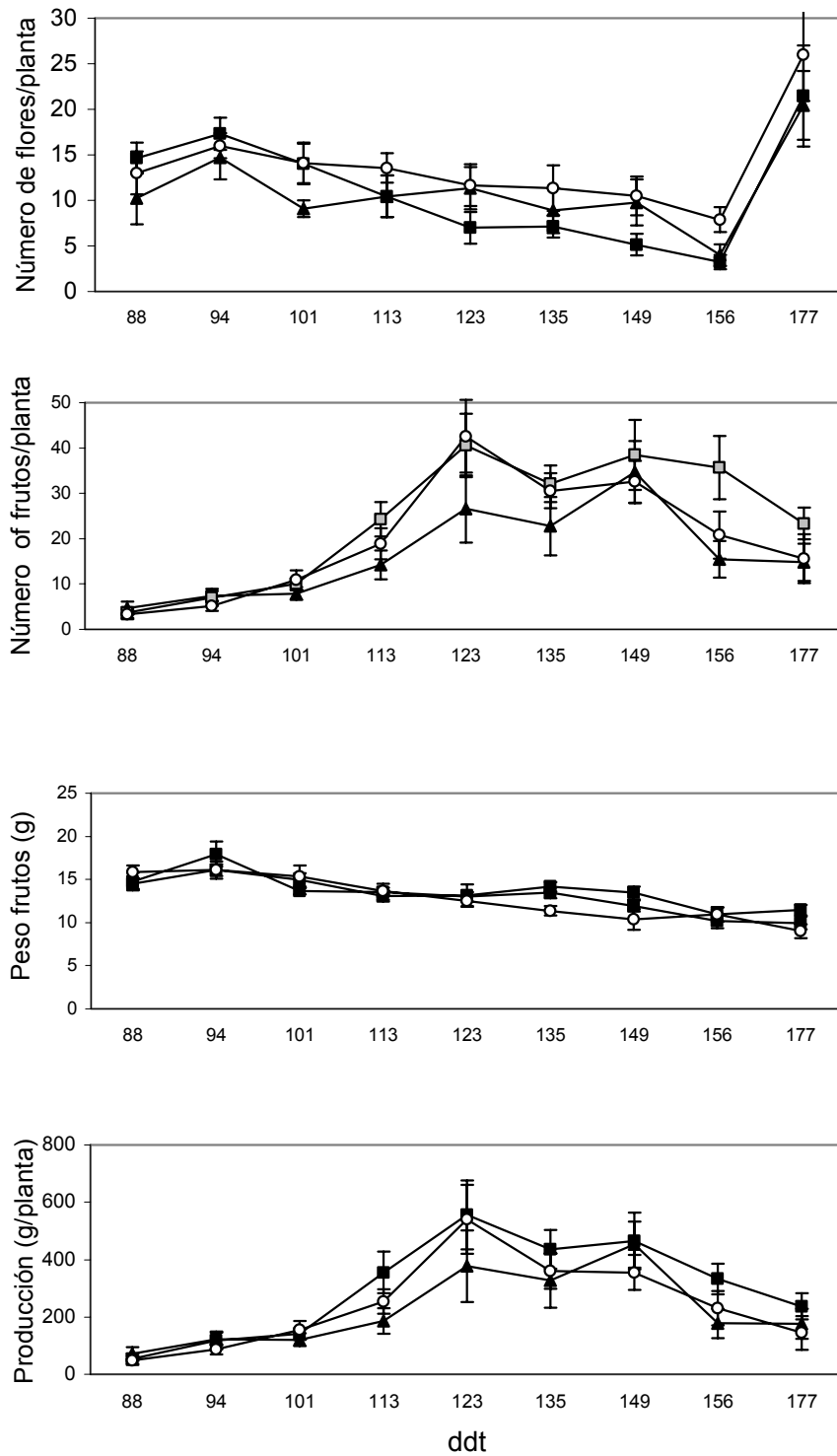
La relación NTFr/NTF no fue significativa, no obstante en plantas bajo sombra presentaron promedio de peso de fruto significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) (Tabla 9). Adicionalmente en la condición de sombra parcial *C. chinense* presentó una mayor área foliar específica significativa diferente que en condiciones de plena exposición solar.

**Tabla 9.** Número total de flores (NTF), de frutos (NTFr) por planta, peso de fruto (PF, gr), producción total por planta (PT, g/planta), área foliar específica (AFE,  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) y la relación NTFr/TNF en *C. chinense* bajo la sombra de *P. edulis* y plena exposición solar.

Condición de luz	NTF	NTFr	PF	PT	AFE	TNFr/TNF
No sombreadas	134	105	15,10 b	1711	192 b	0,79
Sombreadas	119	115	17,20 a	1918	285 a	0,87

Promedios seguidos por diferentes letras en una misma columna son significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) de acuerdo al test de Tukey.

En el segundo experimento, el 50 % de plantas tenían flores y frutos para la cosecha a los 48 y 72 ddt, respectivamente. Las plantas con 40 % de sombra y no sombreadas fueron aumentando gradualmente el número de frutos hasta llegar a un máximo a los 123 ddt (Figura 14). Las plantas sometidas a sombra del 60 % alcanzaron su máxima producción a los 149 ddt y fue estuvo por debajo de los otros tratamientos. Los máximos de producción fueron cerca de 37 % más altos, para las plantas a exposición solar y a sombra parcial (40 %) con respecto a los obtenidos en el experimento bajo la sombra de parchita en los momentos de máxima producción, lo cual pudiera estar relacionado con el riego aportado y el déficit hídrico al que pudieron estar sometidas las plantas en el primer ensayo. El mayor peso de frutos (17 g) fue obtenido a los 94 ddt y se mantuvo relativamente constante para las condiciones de 40 y 70 % de sombra hasta los 149 ddt, mientras que en plantas a plena exposición solar fue disminuyendo lentamente en el transcurso del tiempo. No hubo diferencias significativas de producción de frutos entre plantas cultivadas a plena exposición solar con respecto a plantas bajo 40 % de sombra, sin embargo la producción de las plantas en sombras se redujeron significativamente en 60 % ( $p < 0,05$ ). No se presentaron diferencias entre las diferentes condiciones de luz para el NTF y el peso de los frutos (Tabla 10).



**Figura 14** Dinámica de del número de flores y frutos por planta, peso del fruto y producción de *C. chinense* en tres condiciones de luz (sin sombra o), (40% sombra ■) y 60 % sombra (▲). Cada punto representa el promedio de 15 plantas  $\pm$  error estandar.

**Tabla 10.** Número total de flores (NTF) de frutos (NTFr) por planta, peso de fruto (PF, g), producción total por planta (PT, g/planta) de *C. chinense* a plena exposición solar (control) y dos condiciones de sombra.

Sombreamiento (%)	NTF	NTFr	PF	PT
Control	111	182 ab	12,2	2317 a
40	88,4	206 a	12,9	2579 a
60	91,7	144 b	13,5	1961 b

Promedios seguidos por diferentes letras en una misma columna son significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) de acuerdo al test de Tukey.

### 3.4 Estado nutricional foliar:

En el análisis del tejido foliar las condiciones de luz que se establecieron no afectaron significativamente las concentraciones de N y P (Tablas 11 y 12). Mayores concentraciones significativas de K en condiciones de sombra fueron obtenidas para el primer ensayo, mas no se apreció en el segundo ensayo. En relación a Mg y Ca para ambos experimentos las mayores concentraciones se obtuvieron en plantas en sombra y esta tendencia fue significativamente diferente en el segundo experimento (Tabla 12).

**Tabla 11:** Concentraciones (%) de nutrientes foliares en *C. chinense* bajo la sombra de *P. edulis* y plena exposición solar. Los valores son el promedio de tres muestras. Valores de error estándar entre paréntesis

	N	P	K	Ca	Mg
No sombreadas	4,22 (0,12)	0,73 (0,22)	2,86 (0,01)	1,71b (0,27)	0,75 b (0,003)
Sombreadas	4,15 (0,02)	0,69 (0,55)	3,28 (0,01)	2,20a (0,21)	0,84 a (0,006)

Promedios seguidos por diferentes letras en una misma columna son significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) de acuerdo al test de Tukey.

**Tabla 12:** Concentración (%) de N, P, K, Ca y Mg foliar de *C. chinense* a plena exposición solar (control) y dos condiciones de sombra. Los valores son el promedio de tres muestras. Valores de error estándar entre paréntesis.

Condición de luz	N	P	K	Ca	Mg
Control	3,36 (0,21)	1,38 (0,06)	1,64 (0,14)	0,60 c (0,03)	0,27 c (0,006)
Sombra 40	3,20 (0,05)	1,39 (0,08)	1,45 (0,11)	1,83 a (0,02)	0,38 b (0,003)
Sombra 60	3,40 (0,05)	1,07 (0,26)	1,35 (0,14)	1,10 b (0,07)	0,42 a (0,002)

Promedios seguidos por diferentes letras en una misma columna son significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) de acuerdo al test de Tukey.

#### 4. DISCUSIÓN

**4.1 Ambiente microclimático:** Relaciones de condiciones de DFF con DPV, temperaturas foliares y estado hídrico de las plantas de *C. chinense*.

El uso de plantas de parchita extendiéndose sobre mallas conformadas por alambres, comúnmente llamadas trojas, cuya variante es la modalidad de mayor aplicación en la región, parece ser un sistema que daría la cantidad de luz adecuada para lograr producciones de ají aceptables. Este sistema de sombreado parcial, modifica la entrada de luz al ambiente inferior en forma no homogénea, presentándose intensidades de DFF que pueden variar entre 200 a 700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en una misma planta en el dosel superior. Por lo que la respuesta de las plantas de *C. chinense* en términos de tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  y transpiración, que son reguladas en parte por la apertura estomática, es muy variable. Los valores promedios diarios de DFF debajo de las ramas de las plantas de parchita representaron 56 % del global incidente sobre ellas, que no necesariamente representa la cantidad incidente de DFF en todas las plantas de ají debido a la disposición aleatoria de las ramas de parchita. Incluso la variación en la frecuencia, duración e intensidad del fleco de luz debe estar afectando la respuesta fotosintética y la ganancia total de carbono diario que varía en función del crecimiento de la troja y la superposición de hojas y ramas en el tiempo. Este efecto no es el mismo

cuando se usan las mallas sintéticas, las cuales producen variaciones entre 200 a 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , donde las respuestas de actividad fotosintética son debidas casi exclusivamente a la variabilidad genética potencial de cada planta.

Los resultados obtenidos con respecto al microclima debajo de la troja, confirman que la disposición de las ramas y hojas de la parchita, hacen que se establezca un microclima alrededor de las plantas de ají que origina menores DPV en comparación a las plantas a plena exposición solar, en especial en horas de mayor radiación. Pareciera que bajo condiciones de sombra un DPV por encima de 2 kPa no influye notablemente sobre el cierre de estomas, comportamiento contrario en plantas sin sombra donde a valores similares de DPV los estomas comienzan a cerrarse (Figuras 3 y 5). La tendencia lineal negativa entre estas dos variables es también encontrada por Pérez (2002) para el cultivar Pepón en plantas no sombreadas para la misma región. En plantas a plena exposición solar, el cierre estomático con incrementos del DPV debe tener relación con los menores potenciales hídricos. Los mismos también son más bajos en comparación a plantas en sombra a mitad de mañana. Los mayores DPV en plantas a plena exposición, si bien conducen a cierres estomáticos parciales, éstos no son tan severos que impliquen disminuciones drásticas en las tasas de transpiración, al contrario, pese a esta condición ambiental las conductancias estomáticas en la mayoría de las horas se mantuvieron más altas que en plantas bajo sombra de parchita lo que puede indicar que estos a mayores DPV sea el factor causante de mayores tasas transpiratorias.

Un ambiente bajo sombra parcial, no sólo es menos estresante al mantener menores DPV, sino que además evitaría altas evaporaciones en un suelo cuyas cantidades de arena son relativamente altas (54 %), lo que implica una menor retención de agua y una menor disponibilidad de esta para las plantas. Así que en estos suelos, que abarcan aproximadamente 41000 ha (aproximadamente 20 %) de la región Río Mucujepe –Río Escalante (Kijewski *et al.*, 1981), la combinación de una sombra parcial para el cultivo de ají, constituye una estrategia para lograr un microambiente menos estresante. Resultados de Jaimez *et al.* (2005) indican que en suelos de esta serie con plantaciones de plátano, 20 días sin precipitación conllevan a disminuciones del 40 % del agua disponible. Esto da una idea de cómo, a pesar de la sombra que proporciona el plátano, dos semanas y media sin lluvia pueden traer efectos negativos para el cultivo de ají, el cual es sensible al estrés hídrico y cuya respuesta inmediata es el cierre de estomas

(Jaimez *et al.*, 1999; Horton *et al.* 1982). Adicionalmente, en una región en la que no prevalecen sistemas de riego, esta estrategia adquiere más importancia en la zona, debido a la costumbre adoptada por la mayoría de los productores, de tener las plantas de ají dulce separadas por distancias mínimas de 1 x 1 m, incluso en fincas de la región, se llegan a tener densidades de 2 x 2 m (observaciones propias). La razón que prevalece entre los productores para usar tal densidad de plantas, es que en la medida que las plantas crecen las labores de cosecha se dificultan enormemente por el entrelazamiento de las ramas especialmente para los siguientes ciclos de producción posteriores al primero. Esto pareciera ser acertado ya que trabajos de Añez y Figueredo (1996), Montaña (2000b) en el que utilizan densidades más altas sólo estimaron la producción de un primer ciclo, y el problema del entrelazamiento no fue observado. En esta zona, las producciones de un siguiente ciclo de cosecha proporcionan producciones relativamente similares al del primer ciclo, tanto para el cultivo de ají Pepón (Pérez, 2002), como para otros cultivares, como el anaranjado ya usado en la región de este estudio por lo menos los últimos cinco años (Jaimez, 2000a).

Pese a una mayor EUA en plantas cultivadas en sombra parcial en momentos de altas radiaciones (por arriba de  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), lo cual también da otra razón para el cultivo de *C. chinense* en estas condiciones debido a menores tasas transpiratorias, es necesario pensar incluso en el uso de riego en condiciones de sombra, que sería beneficioso, ya que los potenciales hídricos foliares en ambos experimentos no mostraron diferencias entre plantas cultivadas en las diferentes condiciones de luz. No obstante, es preciso resaltar que las reducciones de DFF no deben ser mayores a un 60% debido al cierre estomático significativo que indudablemente se manifiesta en reducciones significativas de las tasas fotosintéticas promedios.

Otro factor estresante que se evita con la colocación de sombra parcial, es el aumento de la temperatura foliar a valores donde comienzan a ocurrir disminuciones en las actividades fotosintéticas probablemente debido a alteraciones de actividades enzimáticas (Pilsen y Orcutt, 1996). Como ha quedado demostrado en ambos ensayos, temperaturas foliares por arriba de los  $36^\circ\text{C}$  implicaron disminuciones de A que fueron cercanas a un 50 %. De tal manera que es la suma de varios factores (altos DPV, altas temperaturas foliares) los que influyen en la disminución de las tasas fotosintéticas en plantas de *C. chinense* a plena exposición solar.

Surge la interrogante en cuanto al momento de dar la sombra al cultivo de ají dulce, ya que los resultados parecieran mostrar que es beneficioso en todo momento. Se ha demostrado que la etapa más sensible en cuanto a limitaciones hídricas en el ciclo de especies de *Capsicum* que trae como consecuencias disminuciones significativas de la producción es el comienzo de la floración y la etapa de formación de frutos (Jaimez *et al.*, 2000). Pareciera importante, al pensar en un sistema combinado de sombra parcial, que la misma pueda ser establecida en momentos antes de la floración. La información obtenida en los dos ensayos demuestra que la caída de flores o abortos de frutos en plantas a plena exposición solar puede tener relación tanto con probables menores disponibilidades de agua, así como altas temperaturas foliares que pueden alcanzar las plantas en especial en momentos de altos DFF. Por supuesto, la sombra a establecer no debe ser mayor a 40%, ya que las menores tasas asimilación de CO<sub>2</sub> significativas obtenidas en condiciones de sombra de 60 % demuestran la no pertinencia de la misma por disminuciones significativas en la producción (Tabla 8). Si bien los datos demuestran que podemos obtener producciones muy similares en plantas a plena exposición solar usando una sombra parcial, la misma debería ser controlada en el tiempo evitando ambientes excesivamente sombreados. Esta estrategia incluso es conveniente en las trojas de parchita ya que evitaría la acumulación de hojas muertas y un microambiente menos húmedo y menos propenso para la aparición y propagación de enfermedades tales como la Actranosis y muerte regresiva (Cedeño *et al.*, 1996). Un aspecto que queda como reto, es el manejo fitosanitario de ambas especies. En el experimento realizado se observaron plantas de ají dulce que perdían rápidamente las hojas, conservando frutos de menor calidad. De estas plantas se identificó que el agente que estaba causando una pudrición basal (raíces y parte baja del tallo) era el hongo *Haematonectria haematococca* y constituye primer reporte formal para Venezuela en plantas de ají dulce (Cedeño *et al.*, 2003). Es importante este reporte, porque también se ha encontrado que el mismo hongo produce la pudrición basal en parchita y queda por dilucidar si son las mismas cepas.

El uso de mallas como herramienta para simular disminuciones de radiación establecen condiciones homogéneas de entrada de luz, pero no permite apreciar diferencias en entrada de luz dada por disposición de ramas y hojas. La homogeneidad de la sombra en las mallas mostró tendencias bien evidentes en cuanto al comportamiento de la



temperatura foliar, es decir, encontraremos menores temperaturas a mayor sombra incluso esta tendencia se manifiesta a lo largo del día en los DPV. Pero no necesariamente refleja la realidad. La heterogeneidad de la sombra de parchita demuestra que para una planta y a una misma hora las condiciones de luz pueden cambiar dependiendo de la orientación del sol y por supuesto de la disposición de hojas y ramas. La homogeneidad se lograría en la medida que las hojas y ramas de las plantas de parchita se extiendan, lo que provocaría una menor entrada de radiación y por ende menores producciones resultado de menores  $A$ . En definitiva un ambiente con condiciones de sombra no mayores a un 40 %, garantizarían producciones muy similares que a plena exposición. Las condiciones microambientales serían menos estresantes en cuanto a incrementos de DPV y en consecuencia se evitarían altas temperaturas foliares que afecten procesos metabólicos.

#### **4.2 Intercambio de gases y fluorescencia de clorofila a**

La variedad usada mostró promedios diarios de  $A$  cercanos a un 50 % más altos con respecto a los reportados para cultivares usados en el estado Mérida a plena exposición solar. Mientras en los experimentos evaluados se obtuvieron promedios de 11,3 y 13,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en la zona de San Juan de Lagunillas se reportaron máximos de 5,2, 4,7 y 5,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para los cultivares AMES1, ANMB1 y ROOR1, respectivamente (Jaimez *et al*, 1999). Los  $A_{\text{max}}$  promedios de los cultivares reportados para San Juan de Lagunillas representan aproximadamente el 50 % del promedio de  $A_{\text{max}}$  obtenidos para el cultivar Pepón.

*Capsicum chinense* es un cultivo en el los mayores valores de  $A_{\text{total}}$  fueron obtenidos en las plantas a plena exposición solar y en las plantas cultivadas bajo la sombra de parchita como en la condición de 40 % de sombra dada por la malla, estos se redujeron en un 22 y 15 %, mientras que en plantas cultivadas en 60% de sombra fueron un 23 % significativamente menor. Esto nos demuestra que básicamente los menores promedios de  $A$  y  $A_{\text{total}}$  en plantas bajo sombra son debidos fundamentalmente a disminuciones de la luz. No obstante, el mayor  $A_{\text{total}}$  en plantas de sol en referencia a plantas bajo la sombra de parchita, no necesariamente ha reflejado una mayor producción. Al contrario las producciones similares de frutos conllevan a preguntarnos la dirección de la distribución de los asimilados en la plantas a plena exposición solar.

En primer lugar, la condición de suelo franco arenoso y una mayor pérdida de agua por evaporación, en esta región donde las temperaturas promedio a mitad del día están por arriba de los 32 °C, probablemente influyan en un rápido secamiento de los primeros centímetros del suelo donde las plantas a plena exposición solar tendrían como estrategia el aumento de la cantidad de asimilados hacia las raíces, que implique un mayor crecimiento de las mismas y mayor superficie de contacto y toma de agua. Esto pareciera dar respuesta a la razón de encontrar potenciales hídricos foliares similares en ambas condiciones de luz. Otra posibilidad es que si bien puede mantenerse una relación constante de raíz/tallo, el microambiente bajo sombra conlleva a menores DPV y menores temperaturas foliares evitando la caída de botones florales, flores y frutos en sus primeras etapas de crecimiento. Al respecto Wien *et al.* (1989) en una revisión sobre pimentón cita varios autores que han reportado una relación entre el estrés hídrico e incrementos de temperatura con la mayor caída de flores. Los resultados en el primer experimento muestran relaciones 8 % mayores de NTFr/NTF no significativas en plantas de sombra (Tabla 9) que aparentemente confirman la posibilidad del aborto de flores o frutos bajo condiciones de plena exposición solar.

La caída de la tasa de asimilación cuando los DFF están por arriba de los 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , la cual se hace más abrupta a altas temperaturas foliares según los resultados obtenidos no es debido a un cierre estomático, ni a disminuciones del  $\text{CO}_2$  interno. Pareciera que un aumento de la fotorespiración puede ser un mecanismo involucrado. Hemos encontrado que existe una relación lineal negativa entre las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  y la apertura estomática en plantas sin sombra y un comportamiento opuesto, es decir una tendencia lineal positiva bajo condiciones de sombra. Por otra parte, en los momentos de la caída de la actividad fotosintética, usualmente cuando se daban mayores DFF, no fue el momento de un mayor cierre estomático, pero sí estuvo asociado con los momentos en los que se presentaron las más altas temperaturas foliares.

Estas disminuciones drásticas de A con altos DFF, en plantas no sombreadas, muestran un proceso de disminución de actividad fotosintética que se puede catalogar como "transitorio" para momentos de DFF superiores a los 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los Fv/Fm encontrados en las primeras horas de la mañana en los tratamientos establecidos donde no se obtuvieron diferencias significativas muestran que tal fotoinhibición es de muy

corto tiempo y reversible. Adicionalmente, el hecho de haberse obtenido menores NPQ precisamente en altos DFF con relación a las plantas cultivadas en sombra parciales puede que impliquen también una menor garantía de disipación de los excesos de energía por altas radiaciones y se produzcan radicales que estén afectando la actividad fotoquímica. Además, si bien en este cultivar se obtuvo un mayor transporte de electrones en plantas de sol, una disminución en el mismo ocurre a altos DFF. Existe pues, algún proceso que se ve afectado en los momentos de altas radiaciones y el mismo aparentemente se recupera rápidamente. Es decir, nos encontramos ante una disminución transitoria de las tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> que pudiera ser disparada por altas radiaciones fundamentalmente que producen altas temperaturas foliares. Zhang y Gao (1999) realizando mediciones de actividad fotosintética, fluorescencia de clorofila en varios clones de álamo encuentran disminuciones en las tasas de A al mediodía que coinciden con disminuciones en la conductancia estomática y eficiencias del fotosistema II, los cuales varían entre los clones que ellos evaluaron. También encuentran incrementos en el coeficiente de extinción no fotoquímico y la disminución del fotoquímico en horas del mediodía. El comportamiento encontrado tiene mucha relación con lo reportado por Ögren (1991) quien muestra una relación entre la disminución del porcentaje de fotoinhibición con el aumento del mecanismo de disipación de energía no fotoquímico.

La relación NPQ/q<sub>p</sub> a mayores DFF mostrado en la figura 8 coincide con lo reportado por Rosenqvist (2001) donde también reporta mayores pendientes de NPQ/q<sub>p</sub> en plantas bajo sombra de crisantemo (*Chrysanthemum indicum*) e hibiscus (*Hibiscus rosa-sinensis*) en relación con aquellas que se han dejado sin sombra. De la misma manera, en *C. Chinense* la relación NPQ/q<sub>p</sub> fue mayor en plantas de sombra a mayores valores de DFF. Sin embargo, es de notar que la tendencia no es la misma para las especies, sino que varía de acuerdo a su aclimatación. Por ejemplo, en el caso de plantas de hibisco a altos DFF no hubo una disminución de los NPQ a altos DFF como se obtuvo en crisantemo a pesar de ser ambas consideradas especies de sol. Garcia-Nuñez (2003) en dos especies leñosas (*P.rígida* y *C. silvestris*) de sabanas tropicales señala la depresión de las tasas fotosintéticas en horas de altos DFF relacionadolas con disminuciones en los Gs y fotoinhibiciones momentáneas a DFF mayores a 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , especialmente en épocas de sequía. Otro ejemplo característico de fotoinhibición en horas del mediodía es el reportado por Lu *et al.*, (2003) en trigo. Ellos muestran que

en horas de la salida del sol en la mañana la relación  $F_v/F_m$  no cambia entre hojas senescentes y no senescentes; sin embargo, en horas del mediodía y altas radiaciones las hojas senescentes habían disminuido significativamente su relación  $F_v/F_m$  en relación con las no senescentes dando muestra de efectos de fotoinhibición. Sin embargo, los mecanismos de fotoprotección en este caso dado por la formación de anterazantina y zeaxantina en el ciclo de las xantofilas jugó un papel importante como mecanismo para proteger el aparato fotosintético en horas del mediodía. En el caso de *C. chinense*, el mecanismo de protección es dado y se manifiesta en el incremento del NPQ, pero a altas radiaciones pareciera que las plantas de sombra desarrollan un mecanismo de mayor protección y disipador de energía. Estos datos se relacionan con lo obtenido por Lee *et al.*, (1999) donde plantas de *C. annuum* cultivadas en sombra mostraron mayores pérdidas de la funcionalidad del fotosistema II que plantas cultivadas en luz. Es de hacer la salvedad que los anteriores autores obtienen este comportamiento en plantas de 30 días donde las condiciones de alta radiación son de  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En condiciones del trópico estas supuestas altas radiaciones son bajas. Es claro que las variaciones en los cambios de NPQ varían entre las especies y también van a depender si son plantas de sombra o de sol (Rosenqvist, 2001, Demming y Björkman, 1987). En nuestro caso la disminución de las tasas de  $A$  pareciera deberse a limitaciones no estomáticas y esto está apoyado por los mayores valores de  $C_i/C_a$  en momentos de la caída de  $A$ .

### 4.3 Contenidos de Clorofila y fluorescencia

Los valores de la relación  $chl\ a/b$  obtenidos, están por debajo de los reportados por Johnson *et al.* (1993a), para varias especies que crecen en diferentes condiciones de luz, en Inglaterra y que oscilaron entre 2, 27 y 3, 29 y los valores generales dados por Anderson *et al.* (1988), para especies de sombra y luz, cuyos rangos oscilan entre 2,0-2,2 y 2,6-3,6, respectivamente. Aunque Anderson *et al.* (1988), en una revisión sobre aspectos de plantas de sombra y de sol muestran que el contenido de clorofila es más alto en plantas de sombra. Información un poco más reciente (Johnson *et al.*, 1993a) plantean que no existe una correlación entre la cantidad de clorofila, la relación  $chl\ a/b$  y el hábitat de la cual la especie se deriva. Sin embargo, estos autores reconocen que si toman como referencia un valor relativo de tolerancia a sombra para separar las especies (Johnson *et al.*, 1993b) se pudiera establecer que plantas de sol tienen valores

relativamente mayores de clorofila a/b. En todo caso concluyen que existe consistencia con trabajos previos. Esto es igualmente referido por Bjorkman (1981). Recientemente en plantas de Inga sometidas a condiciones de alta y baja radiación se reportaron mayores valores en la relación clo a/b en plantas de sol (Matsubara *et al.*, 2005). Igualmente para arroz (Murchie *et al.*, 2005) y en dos especies de enredaderas (*Stephania japonica* y *Smilax australis*) los valores de clo a/b aumentaron a mayor exposición de luz (Adams *et al.*, 1999). Los resultados obtenidos en *C. chinense* concuerdan con lo ya planteado donde se muestra una tendencia de mayor relación de clo a/b en la medida que la condición de luz es mayor (Tabla 6). En otros cultivos (mostaza, espinaca, guisantes también se han descrito tendencias similares (Anderson *et al.*, 1988). Los cambios en las concentraciones de estos componentes demuestran la plasticidad funcional de respuesta del ají dulce a condiciones de sol y sombra y que ha sido sugerido para otras especies. Las condiciones de sombra o a plena exposición solar, hacen que el aparato fotosintético modifique su estructura. Por ejemplo, en condiciones de luz la tasa de absorción de luz no es limitante, sino los pasos en el transporte de electrones. En el caso de plantas bajo sombra existe una mayor inversión en estructuras captadoras de luz (Anderson *et al.*, 1988). Walters (2005) plantea que la relación cloa/b ha sido usada ampliamente para dar una indicación de la capacidad de aclimatación de las plantas y en la caso de *C. chinense* al parecer tres meses de sombra parcial, pueden inducir cambios en la estructura del componente fotosintético y aclimatación a la condición de luz incidente.

Una clara respuesta a la luz en los mecanismos de coeficientes de extinción es el reemplazo de un mecanismo por otro en la medida que incrementa la misma. A bajos DFF la mayoría de los centros del PSII están abiertos y actúan como “quenching” de la fluorescencia y la disipación térmica es muy baja. En la medida que la DFF aumenta los centros del FII se van cerrando y la disipación térmica del exceso de energía aumenta (Rosenqvist, 2001; Lu *et al.*, 2003; Mohotti and Lawlor, 2002; Osmond *et al.*, 1993). Para *C. chinense* encontramos que no existen diferencias en el qp entre plantas cultivadas en diferentes condiciones de luz, pero el NPQ es mayor en plantas de sombra a DFF mayores a los  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Rosenqvist (2001) reportó que en las plantas de sol estudiadas (crisantemo e hibiscus) no se establecieron diferencias significativas en el qp entre plantas cultivadas en sol o sombra; sin embargo, si se mostraron diferencias significativas para NPQ en crisantemo cultivadas en sombra, mientras que para hibiscus

no se obtuvieron diferencias significativas y plantea que tal comportamiento indica una aclimatación de crisantemo. Esto pudiera ser planteado para *C. chinense*. Adams *et al.* (1999) demuestran que la en plantas de *Stephania japonica* y *Smilax australis* expuestas a flecos de luz existe una dinámica de variaciones diarias en las concentraciones de anteranzantina y zeazantina las cuales son altas durante los flecos de luz y disminuyen rápidamente a niveles bajos de DFF. Tal mecanismo provee la fotoprotección necesaria a exposiciones repentinas de altos DFF que crecen en condiciones parciales de sombra. En plantas a plena exposición solar estos cambios no ocurren y se mantienen relativamente constantes durante el día.

#### **4.4 Estado nutricional de las plantas**

La información sobre contenidos de nutrientes foliares en *C. chinense* es realmente muy escasa y básicamente el punto de referencia es *C. annuum*. Bosland y Votaba (2000) y Jones *et al.* (1991) han referido las concentraciones adecuados de la mayoría de nutrientes para *C. annuum*, garantizando con esto altas producciones. Según los datos reportados estas referencias y comparándolo con los obtenidos en estos dos experimentos, la concentración obtenida de N se encuentra dentro de los intervalos aceptables (3,5-5,55 %), especialmente en el primer ensayo donde se obtuvieron las mayores concentraciones de N. Esto implica que en las experiencias realizadas no hubo limitaciones por este elemento. Los valores de K en ambos experimentos están por debajo de las concentraciones óptimas (3,0-6,0 %) incluso deficientes, aspecto que sería interesante mejorar especialmente porque los programas de fertilización para K recomiendan relaciones de 2:1 (K:N) en pimentón en etapa de producción. El Ca fue solo limitante en las plantas expuestas al sol de la primera experiencia, las concentraciones obtenidas están dentro de los valores normales (1.5-3.5). En el primer ensayo los manejos de fertilización fueron bajos y se refleja en las concentraciones foliares bajas con respecto a las reportadas para pimentón.

Es probable que estos sean los primeros resultados de nutrientes en *C. chinense* y es por supuesto importante, no sólo verificar y comparar estos datos en otros lugares sino con otras variedades. Existe información en cuanto a fertilizaciones más adecuadas para N a fin de lograr mayores producciones en *C. chinense* (Suniaga, 1980; Añez y Figueredo, 1996) y estos experimentos se ajustaron según los análisis de suelo. Es probable que aún

sea necesario ajustar las fertilizaciones y por esto es prioritario abrir investigaciones para evaluar efectos de diferentes dosificaciones de nutrientes en las relaciones de intercambio de gases e hídricas en determinadas condiciones de luz. Por otra parte, es importante tener presente que el consumo de los diferentes nutrientes pueden variar con la edad del cultivo y depende de las condiciones climáticas, además que puede cambiar entre variedades de la misma especie (Bar-Yosef, 2001). Razón por la cual queda en este campo mucho por realizar a fin de ajustar dosificaciones en base a concentraciones foliares y producciones.

Una tendencia consistente en ambos ensayos fue la mayor concentración de Ca en plantas bajo condiciones de sombra. Esto puede ser debido a una mayor demanda hacia frutos en plantas de sol. Se conoce que mayores tasas de crecimiento en frutos de pimentón influidos básicamente por temperaturas más altas también influyen en una mayor demanda de Ca hacia los mismos. Incluso se ha recomendado el uso de sombra parcial en épocas de verano para evitar altas demandas de Ca y evitar así daños en los frutos (Marcelis y Ho, 1999). Quedaría por dilucidar la importancia de incrementar las concentraciones de N en la fertilización de plantas a plena exposición solar. Pareciera que pudo existir limitaciones en plantas en esta última condición ya que a menor disponibilidad de luz encontramos menores concentraciones de N foliar. En relación a los otros elementos, no existen tendencias muy evidentes dependiendo de la condición de luz, por lo que pareciera que variaciones en la radiación incidente no afectan sus concentraciones foliares y no influyen notablemente sobre procesos de transporte de los mismos.

#### **4. 5 Floración y Producción**

En ambos experimentos realizados queda establecido que para la región el 50 % de plantas con floración se obtiene entre los 45 a 48 ddt para el cultivar Pepón. Otros estudios han reportado para otros cultivares de *C. chinense* comienzos de floración en zonas semiáridas a partir de los 70 ddt (Jaimez *et al.*, 2000). Para 12 cultivares en la región de Jusepín, en el oriente de Venezuela se reportó que 50 % de plantas con flores se obtenían entre los 26 a 32 ddt (Benavides, 1995). Existe pues, una gran diferencia y al parecer es necesario realizar para cada región y cultivar evaluaciones de la dinámica floral. En el caso del pimentón se ha reportado que no existen cambios en la dinámica

de floración entre cultivares, pero el número de flores es variable entre cultivares (Khan y Passam, 1992). De igual manera sucede para la fructificación. Para el cultivar pepón el 50% de plantas con frutos para cosechar se dió entre los 67 a 72 ddt. También se ha reportado comienzos de cosechas a los 90 para zonas semiáridas (Jaimez *et al.*, 2000) y 81 ddt en regiones en el oriente de Venezuela, esta última con temperaturas promedios similares a la región de este estudio (Montaño 2000a).

La dinámica de floración y producción de frutos no cambiaron en condiciones de sombra donde los máximos y mínimos de floración se alcanzaron en períodos similares. El incremento de la sombra a un 70 % influyó en un menor número de frutos durante todo el ciclo de producción con respecto a las otras condiciones de luz. Tal disminución puede estar asociada a un mayor número de flores abortadas aspecto que fue discutido anteriormente (sección 4.2). En *C. annuum*, bajo condiciones de invernadero se han encontrado variaciones en el porcentaje de abscisión entre cultivares de pimentón y aumentos progresivos del porcentaje de abscisión de flores en la medida que el porcentaje de sombreado incrementaba entre 40 al 90 % (Aloni *et al.*, 1994; Aloni *et al.*, 1996).

Al parecer la condición de sombra de un 40 % influye en una menor caída de flores y frutos de mayor tamaño y en consecuencia a que se den relaciones ligeramente mayores de NTFr/NTF. Coincidiendo con nuestros datos, condiciones de sombra por encima del 60% podrían traer altos porcentajes de abscisión de flores y consecuentemente menor producción en pimentón (Wien *et al.*, 1989). Estos autores adicionalmente encontraron que el porcentaje de caída de flores varía desde 39 hasta 89 % entre los siete híbridos que evaluaron.

Los resultados de estos experimentos demuestran que bajo condiciones de sombra, no mayores del 40 %, se logran obtener una mayor cantidad de frutos/planta y mayor peso de los mismos lo que influye en mantener producciones similares a plantas en sol. Estos resultados coinciden a los obtenidos para pimentón sometidos a varias condiciones de sombra en condiciones de campo (Rylsky y Spilgelman, 1986). Sin embargo, sombras del 60 % influyen negativamente sobre la producción con disminuciones estadísticamente significativas, por lo que estratégicamente se deben tener sombras que no sobrepasen un 40%. Las sombras cercanas al 40% en condiciones de campo



implicarían que las máximas radiaciones entrantes oscilen entre  $900 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en días despejados y  $360 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  para días de poca radiación. No obstante, bajo la sombra de plantas como en el caso de parchita, una amplia variación de entrada de luz puede darse debido a flecos que se dan por la heterogeneidad de la cobertura. Esto implicaría diferentes tasas de asimilación para un determinado momento de acuerdo a la radiación en determinado lugar.

Rendimientos entre  $2,4$  a  $9,8 \text{ t ha}^{-1}$  se reportaron para varios cultivares en el oriente del país (Montaño, 2000a). El cultivar Pepón mostró tendencias de altas producciones y en todos los tratamientos se obtuvieron rendimientos por arriba de  $17 \text{ t ha}^{-1}$ . Esto hace que este cultivar tenga una gran potencialidad para la zona y su posibilidad de manejarlo bajo la sombra ya que no es muy sensible a condiciones de sombra menores a  $40 \%$ . Aunque las producciones a plena exposición solar y  $40 \%$  no mostraron diferencias significativas, los resultados demuestran que los productores pueden usar sombras parciales sobre *C. Chinense* que pueden ser proporcionados por otros cultivos y consecuentemente se tendrá una mejor aprovechamiento del espacio vertical. Para pequeños productores, este manejo podría traerles mayores beneficios económicos en una misma área, además de una mayor diversidad de cultivos y la no dependencia exclusiva de uno.

Al parecer las condiciones de sombra que pueden ser dadas una vez que ha comenzado la producción de frutos son benéficas e incluso ayudan a aumentar el tamaño de los frutos en relación a plantas creciendo a plena exposición solar. Es importante dilucidar el efecto de la sombra durante el crecimiento vegetativo y si en la región es posible mantener altas producciones de *C. Chinense* con sombras ya establecidas al momento del transplante.

En resumen y como conclusiones: en las condiciones climáticas del estudio el uso de una sombra parcial (no mayor a un  $40 \%$ ) para plantas de *C. chinense* no resulta contraproducente pese una disminución en las tasas promedios y totales diarias de asimilación de  $\text{CO}_2$ . Al contrario las producciones son similares a plantas en plena exposición solar. Es claro que se debe antes realizar una evaluación del uso de ciertas especies usadas para dar la sombra para evitar aumentos de incidencias de alguna

enfermedad producida por hongos que ataque a ambas especies en asociación. Una sombra parcial en un ambiente como la zona Sur del Lago evita DPV muy altos que produzcan ambientes hídricos limitantes que afecten la apertura estomática. Esta condición microclimática produce una mayor eficiencia en el uso de agua por parte del cultivo y cambios morfológicos foliares tales como una mayor índice de área foliar lo cual asegura para la planta una mayor captación de luz.

Los estomas aparentemente son pocos sensibles a la variación diaria de DFF y la dinámica diaria coincide con el patrón de DFF, sólo en plantas no sombreadas. Al parecer no hay cierres estomáticos muy severos en horas del mediodía en plantas en sol y la disminución de la actividad fotosintética en este período de tiempo, coincidente con altos DFF, se debe a alguna alteración asociada con la alta temperatura foliar. Los mecanismos de disipación de energía no son tan eficientes en plantas de sol, como las cultivadas en sombra, por lo que en altas condiciones de luz se estén produciendo algunas sustancias (radicales y sustancias que envuelven oxígeno) que estén afectando la actividad del PSII (Krieger- Liskay, 2005)

Es evidente la aclimatación de plantas de ají dulce a condiciones de sombra manifestado por una menor concentración de clorofila a. Por otra parte, la condición de sombra permite en plantas de *C. chinense* tener un mecanismo de disipación de energía más eficiente a partir de DFF de  $500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

## CAPITULO 3

### *Intercambio de gases, distribución de asimilados, patrones de floración y producción de frutos de ají (Capsicum chinense Jacq) en un gradiente térmico determinado por diferencias de altitud.*

#### 3.1 INTRODUCCION

Las plantas son organismos poiquilotérmicos, característica que les obliga a tener entre ellas diferentes tipos de adaptaciones a nivel morfológico, anatómico y metabólico a las cambiantes condiciones térmicas. Una presión constante sobre los cultivos es su traslado desde los ambientes donde han sido cultivados tradicionalmente, a otros lugares con diferentes condiciones de temperatura, que supone en muchos casos estreses térmicos sobre el cultivo. Hoy en día, existen investigaciones que están orientadas hacia el desarrollo de variedades de cultivos capaces de mantener producciones similares en ambientes térmicos variables como las obtenidas en aquellos con temperaturas óptimas para un cultivo en particular, lo que ha ampliado los pisos térmicos para unos cultivos. Lógicamente entender los mecanismos de tolerancia de los cultivos a cambios de temperatura puede permitir el desarrollo de nuevas variedades (Nilsen y Orcutt 1996).

La fotosíntesis es uno de los procesos que se ve afectado por cambios en la temperatura, y se conoce que las reacciones más sensibles de este proceso, son aquellas que ocurren en las membranas de los cloroplastos y tienen que ver con cambios en la composición y fluidez de los ácidos grasos que componen la membrana del cloroplasto. Otros cambios están relacionados con la variación en la concentración de proteínas específicas. Revisiones al respecto han sido realizadas por Berry y Raison (1981) y Nilsen y Orcutt (1996). El proceso respiratorio es igualmente afectado por cambios térmicos y similar al proceso fotosintético tiene relación con la fluidez de los lípidos incorporados en la membrana mitocondrial. Parte de los efectos negativos de las bajas temperaturas se deben a eventos secundarios asociados con el aumento en la concentración tóxica de

productos glicolíticos que afectan la actividad mitocondrial. Existe pues, un desbalance entre la glicólisis y la oxidación mitocondrial (Berry y Raison, 1981).

En el caso de Venezuela, *C. chinense* se cultiva en muchas regiones del país, donde las condiciones edafoclimáticas difieren significativamente y se desconoce si las variaciones en tamaño y forma corresponden a adaptaciones producto de la domesticación. Es decir, probablemente el origen de estas variedades sea la misma. Por otra parte, surge la pregunta si las variaciones de temperatura diurna y nocturna en las diferentes regiones donde se cultiva *C. chinense* en Venezuela, hayan conducido a procesos de adaptación a condiciones muy particulares de crecimiento de diferentes variedades, o si la capacidad de adaptación de las variedades permitan que su cultivo se realice en diversos sitios con diferentes promedios de temperatura.

Para especies de *Capsicum*, diferentes a *C. annuum*, Wien (1997) menciona la falta de información con respecto a óptimos de temperatura y plantea que probablemente especies como *C. frutescens*, *C. chinense* y *C. baccatum* tengan óptimos de temperaturas mayores a los de *C. annuum* (21-23 °C) por ser especies seleccionadas de ambientes con promedios más altos de temperatura. Sin embargo, este autor no menciona la posibilidad de aclimatación de las especies a condiciones de temperatura muy específicas y que los óptimos de intercambio de gases, crecimiento y producción puedan variar en función de la temperatura donde se desarrollan. Es probable que la capacidad de aclimatación varíe entre las especies y los promedios de temperatura por debajo o encima de este óptimo influyan negativamente sobre la producción.

Un comportamiento generalizado es el efecto de la disminución de las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> en ambientes de altas temperaturas, lo cual es debido a un incremento desproporcionado de las tasas de respiración y/o fotorespiración (Nilsen y Orcutt, 1996). Para el caso del género *Capsicum* son limitados los trabajos que han evaluado este aspecto y por ejemplo tenemos que Aloni *et al.* (1991b), en plantas de *C. annuum* colocadas en cámaras de crecimiento, encontraron que las tasas de asimilación no eran afectadas por altas (35 °C día / 25 °C noche) o bajas (25 °C día / 18 °C noche) temperaturas. Sin embargo, estos autores utilizando plantas marcadas con <sup>14</sup>C reportaron que la cantidad total de este carbono si fue afectada; encontrando menores cantidades en

plantas sometidas a altas temperaturas, lo cual puede indicar, según estos autores, incrementos en las tasas respiratorias.

Rylski (1973) reportó ovarios con mayores dimensiones (deformados) a las normales en flores de plantas de *C. annuum* cultivadas a 8 °C. Wien *et al.* (1989) discutieron como factores como altas temperatura, excesos de agua y sombreado han sido reportados como causas de la abscisión de flores; sin embargo, los mecanismos que ocurren, en estas condiciones poco favorables, en el género *Capsicum* y que causan la abscisión de flores y frutos pequeños son desconocidos. Algunos planteamientos tales como el bloqueo de movimiento de sustancias que estimulan la floración, variaciones en las concentraciones de diferentes componentes de los capullos florales y que posteriormente se reflejan en malformaciones de frutos, que no son comerciales, fueron propuestos como posibles mecanismos de alteración en los procesos de floración (Berry y Raison, 1981). Es a partir de comienzos de la década del 90 que comienzan a reportarse trabajos que tratan de entender los procesos o reacciones metabólicas que suceden en plantas cultivadas a diferentes temperaturas. En este sentido, en condiciones de altas temperaturas se ha reportado un mayor porcentaje de abscisión de botones florales con relación a hojas jóvenes. Según las concentraciones de <sup>14</sup>C obtenidas en varias partes de la planta, la relación de competencia entre botones florales y hojas jóvenes cambia con incrementos en la temperatura, siendo estos últimos más eficientes en la importación de asimilados, es decir la distribución de asimilados hacia los botones disminuyó con temperaturas más altas. Esta relación de competencia por asimilados disminuye drásticamente con la presencia de frutos a los cuales se moviliza cerca del 50 % de asimilados cuando están desarrollándose (Aloni, *et al.* 1991b). Por otra parte, se ha encontrado bajo condiciones no controladas en invernadero<sup>1</sup>, que el número de flores y frutos producido varía significativamente entre cultivares cuando están sometidos a condiciones de alta temperatura (38/16 °C). A esta temperatura se observó un alto porcentaje de flores abortadas y una reducción progresiva en el peso de frutos y producción de semillas. No obstante, el tamaño y el porcentaje de germinación de las semillas no fue afectado (Kham y Passam, 1992). Estos autores obtuvieron semanalmente un alto número de flores planta, que posteriormente también abortaron en un alto porcentaje.

---

<sup>1</sup> En Europa existen invernaderos sin control climático en su interior por los que las fluctuaciones en los parámetros climáticos obedecen a las variaciones externas.

Aloni *et al.* (1994) concluyeron que la relación entre el porcentaje de flores caídas y el incremento de temperatura varía entre los cultivares de *C. annuum* y esto está regulado por la producción de etileno de cada cultivar. Adicionalmente, Huberman *et al.* (1997), sugieren que las bajas concentraciones de auxina producidos en condiciones de alta temperatura y la reducida capacidad de transporte en los órganos reproductivos de esta hormona son los mecanismos responsables de la abscisión de flores y frutos a altas temperaturas. Recientes trabajos sobre el efecto de altas temperaturas han sugerido que estas reducen la viabilidad del polen en plantas de *C. annuum* (Aloni *et al.*, 2001; Erickson y Markhart, 2002), lo cual es debido a disminuciones en los procesos metabólicos de degradación de azúcares (Aloni *et al.*, 2001).

El efecto de los diferentes promedios de temperatura que se pueden dar en determinados momentos del crecimiento sobre la producción han sido evaluados por Ali y Kelly (1993), quienes muestran que en *C. annuum* las mayores producciones así como el mayor tamaño de frutos fueron obtenidos en plantas que estuvieron en temperaturas intermedias (26 °C) antes de iniciarse la floración, mientras que en aquellas plantas sometidas a temperaturas menores (18 °C), se obtuvieron frutos de menor tamaño, así como frutos deformes (muy planos). Estos últimos resultados a bajas temperaturas coinciden con posteriores experimentos realizados por Pressman *et al.* (1998) con bajas temperaturas nocturnas (por debajo de 14 °C) con otros cultivares de *C. annuum*. Estos autores plantean que al igual que las altas temperaturas, las bajas influyen negativamente sobre la viabilidad del polen.

En lo que respecta al efecto de temperatura sobre el crecimiento, Nilwik (1981), con el cultivar de pimentón Bruinsma Wonder, reportó que en la medida que las temperaturas promedios disminuyen desde 22 a 19 °C, tanto el área foliar como la altura de la planta y el crecimiento total van disminuyendo. Investigaciones más recientes con el híbrido F1 Latino, también muestran igual tendencia de disminución del tamaño de la planta a menores temperaturas durante los primeros 60 días de crecimiento (Mercado *et al.*, 1997). Estos autores obtienen entre un 50 a 70 % de disminución en el número de hojas, área foliar y peso del tallo de plantas cultivadas a 25/14 °C (día /noche) con respecto a plantas que se desarrollaron a 29/20 °C. Sin embargo, en cuanto al contenido de N total las plantas a bajas temperaturas mantuvieron contenidos

ligeramente superiores y mostraron una mayor resistencia (determinada por estimación de daño visual y niveles de ruptura de electrolitos foliares) cuando fueron colocadas a temperaturas entre 4 a 6 °C.

Queda por dilucidar en *C. chinense* si cambios en las temperaturas influyen en los porcentaje de distribución de asimilados y si esto puede conllevar también a cambios en las producción. Tampoco se han reportado las interacciones y efectos de cambios en la temperatura sobre las tasas de intercambio de gases y como estos probables cambios influyen en los porcentajes de distribución de asimilados que se destinan a los diferentes órganos. Schulze (1982) plantea que en la mayoría de formas de vida vegetales la proporción existente de tejidos fotosintéticos y no fotosintéticos es altamente dependiente de las condiciones ambientales. Este autor, haciendo la diferencia con herbáceas anuales y perennes, explica que especies con crecimiento secundario están caracterizadas por una acumulación continua en tejidos no fotosintéticos, es decir, crecimiento de tallos y raíces los cuales cumplen funciones de soporte de la planta y al mismo tiempo de reservorio. En arbustos plantea que la proporción relativa de hojas disminuye pese a que su producción anual incremente y que la distribución de asimilados no varía notoriamente por lo menos en los siguientes diez años. En el caso de *C. chinense* es probable que sucedan producciones foliares anuales que puedan estar sincronizadas con la producción de frutos, o debido a la floración continua que este cultivo presenta, se mantenga una producción constante foliar con incrementos paulatinos especialmente de la biomasa del tallo.

Hay una ausencia de investigaciones sobre el comportamiento ecofisiológico y su influencia sobre tasa de crecimiento y distribución de asimilados y como ello afecta la producción de frutos en diferentes condiciones ambientales en este género. En cultivos como tomate también se ha reportado ausencia o muy pocos estudios que evalúen la interacción entre producción final y el crecimiento de la planta con cambios en la temperatura (Van Der Ploeg y Heuvelink, 2005). Es decir, es necesario hacer evaluaciones que permitan tener la integración de mecanismos de aclimatación en varios niveles. Esto conduciría a la elaboración de modelos matemáticos que predigan con mayor precisión los rendimientos de este género y estudiar en un futuro los efectos de los posibles escenarios de cambios climáticos. Aún es más importante, que estas evaluaciones se realicen en condiciones de campo, ya que las variaciones de

temperatura envuelven cambios en otras variables microclimáticas que constituyen entonces una matriz ambiental variable influyendo sobre el comportamiento de las plantas. Es una manera incluso de evaluar el éxito de un determinado cultivo en diferentes condiciones agroecológicas. Este capítulo tiene como finalidad comparar y relacionar las tasas de intercambio de gases y crecimiento con la dinámica de producción de frutos y flores del cultivar de ají dulce Pepón en tres localidades situadas en varios pisos altitudinales y que difieren en promedios de temperatura diurnas y nocturnas.

## **3.2 MATERIALES Y METODOS**

### **3.2.1 Características de las áreas de estudio**

Las tres localidades fueron ubicadas en un gradiente altitudinal entre 130 a 1850 m del estado Mérida, lo que establece un gradiente térmico con temperaturas promedios entre 28 y 19 °C. En los tres lugares las diferencias de temperatura entre las máximas y mínimas promedios oscilan entre 9 y 10 °C. Las características climáticas y agrícolas de los tres agroecosistemas donde fueron realizados los ensayos son:

**Mucuy Baja:** Municipio Santos Marquina con una temperatura promedio anual de 19 °C. Las temperaturas mínimas y máximas promedios son 14 y 26 °C, respectivamente. El lugar del ensayo fue en una finca propiedad del Sr. Ramón Díaz a una altura de 1855 m. Muy pocos productores de la zona siembran ají dulce y éstas permanecen como plantas aisladas en patios y pequeños conucos. Destacan cultivos sembrados en pequeñas extensiones (menores a 1 ha) entre ellos se cultivan maíz, apio y papa.

**San Juan de Lagunillas:** Municipio Sucre caracterizada por un promedio anual de temperatura de 23,6 °C y cuyas temperaturas mínimas y máximas promedios oscilan entre 19-20 y 27-29 °C, respectivamente (Jaimez y Figueredo, 1997). El ensayo fue montado en la estación experimental del Instituto de Investigaciones Agropecuarias localizada a una altura de 1100 m. Comercialmente en la zona predomina el cultivo de la caña de azúcar la cual es usada para la elaboración de panela (papelón). Otros cultivos como tomate y pimentón son de importancia. Plantaciones de ají dulce también



son manejadas como una actividad familiar. Es frecuente ver extensiones entre 1000 a 5000 m<sup>2</sup>.

**El Vigía:** Municipio Alberto Adriani con un promedio anual de 27,8 °C. Las temperaturas promedio mínima son de 24 °C, mientras que las máximas oscilan entre 32-34 °C (Datos Estación Aeropuerto El Vigía, FAV). El ensayo se realizó en una finca ubicada a 15 km de la población de El Vigía propiedad del Sr. Américo Ocando a una altura de 140 m. Es una zona donde destaca la actividad ganadera y el cultivo del plátano. Sin embargo, frutales como parchita, guayaba, cacao también son sembrados en extensiones que no sobrepasan en su mayoría las 5 ha. El cultivo de ají ya es actividad comercial y existen plantaciones que van desde 2500 m<sup>2</sup> a 3 ha.

### **3.2.2. Cultivar y condiciones de los ensayos**

La variedad usada fue la conocida con el nombre Pepón ya descrita en el capítulo 2. Las semillas fueron sembradas en semilleros previamente desinfectados. En condiciones de campo y en el suelo de cada zona, se transplantaron aproximadamente 100 plántulas entre los 45 a 50 días después de la siembra (dds). La distancia de siembra utilizada fue de 1 x 1 m. Los trasplantes se realizaron el 3/5/2002, 3 /8/2002 y 27/3/2003 en San Juan de Lagunillas, Tabay y El Vigía, respectivamente. Para cada localidad las plantas fueron fertilizadas aproximadamente a los 25 días después del trasplante (ddt) con 40 Kg ha<sup>-1</sup> de N en la forma de fosfato diamónico. Luego a los 60, 100, y 130 ddt se aplicaron el equivalente a 16, 12 y 26 y 1 Kg ha<sup>-1</sup> de N, P, K, y Mg, respectivamente de una fórmula comercial de 12-11-18-3 y microelementos para Tabay y San Juan de Lagunillas, mientras que para El Vigía se usaron para los mismos ddt 20, 16, 30 y 5 Kg ha<sup>-1</sup> de N, P, K, y Mg. Las diferencias para cada lugar en las fertilizaciones obedecieron a la condición de fertilidad previa al experimento que presentaron los suelos de cada región.

### **3.2.3. Mediciones de producción, intercambio de gases, crecimiento y curvas de temperatura – asimilación de CO<sub>2</sub>**

Para cada lugar se seleccionaron 20 plantas al azar a las cuales se le llevaron registros semanales de número de flores, frutos y peso de estos últimos. Aproximadamente entre

los 60-70, 110-120 y 140-150 ddt se realizaron las mediciones de intercambio de gases en la cual se seleccionaron tres plantas para cada localidad. Las mediciones se hicieron en 3 hojas expandidas del dosel de cada planta, evitando así problemas de sombra y disminuciones en las tasas de intercambio gaseoso debido a envejecimiento de las hojas. Estas mediciones fueron realizadas cada 2 horas usando un sistema de intercambio de gases portátil en modo abierto (LCA-4, ADC, RU). La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFF) fue medida mediante un sensor cuántico incorporado a la cámara foliar del LCA4. Las temperaturas foliares y del aire se midieron con termopares chromel–alumel (36 gauge) y la humedad relativa con un higrómetro digital (Extech, Instruments, modelo 407445). Estas últimas variables microclimáticas fueron usadas para determinar la diferencia de presión de vapor de agua hoja-aire (DPV). En cada lugar se midió la tasa respiratoria foliar. La misma se comenzó a medir cada dos horas y media luego de haber oscurecido usando el sistema LCA-4. Las otras mediciones se hicieron a intervalos de tres horas hasta la última medida a las 5:00 am. Las mediciones se efectuaron en 3 hojas completamente expandidas del dosel de 3 plantas. Estos datos, junto con los de asimilación diurna, fueron utilizados para las estimaciones del balance de carbono. La asimilación diaria total de CO<sub>2</sub> y respiración nocturna fueron calculadas de la integración de las curvas de estas variables siguiendo metodología planteada en Rada *et al.* (1996).

Adicionalmente para San Juan de Lagunillas y El Vigia se sembraron 10 plántulas en bolsas de polietileno con un sustrato que contenía arena y compost en la relación 1:3. Las plántulas crecieron a plena exposición solar en el campo y a los 90 ddt se llevaron tres plantas al laboratorio para realizar curvas fotosíntesis-temperatura. Estas se realizaron siguiendo la metodología planteada en Rada *et al.* (1992) en el cual las ramas de una planta se colocaron dentro de una cámara (compartimiento de vidrio) conectada a un sistema de baño refrigerado y un radiador que permite variar las temperaturas en un intervalo de 0 a 45 °C. La cámara fue iluminada con una lámpara fluorescente con una radiación de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para evitar problemas de calentamiento se colocó una bandeja con agua en constante circulación situada entre la fuente de luz y la cámara. Dentro de la cámara se colocaron termopares chromel–alumel (36 gauge) para determinar la temperatura foliar y del aire. Las tasas de asimilación se estimaron a partir de las disminuciones de CO<sub>2</sub> dentro de la cámara usando la siguiente fórmula:

$$A = V \cdot \Delta \text{CO}_2 / L \cdot \Delta t;$$

donde  $V$  = el volumen de la cámara ( $m^3$ ),

$\Delta CO_2$  = variaciones de  $CO_2$  ( $\mu mol m^{-2}$ ),

$L$  = área foliar incluida en la cámara y

$\Delta t$  = el tiempo en el cual ocurre el  $\Delta CO_2$

Las mediciones se realizaron cada minuto en un intervalo de cinco minutos para cada temperatura seleccionada. Posteriormente se estimaron los óptimos de temperatura donde se obtuvieron las máximas tasas de asimilación y los puntos de compensación para cada lugar.

### 3.2.4 Distribución de asimilados y crecimiento

En cada lugar, se recolectaron tres plantas a los 50, 73, 96, 114, 196 ddt. La selección de las plantas se realizó siguiendo la metodología propuesta por IBSNAT (1990) en la cual se van tomando las plantas de cada parcela en sentido longitudinal de manera que se mantenga siempre un borde entre plantas en la siguiente cosecha, es decir no se pueden coleccionar plantas contiguas entre un período de cosecha y el siguiente. En todas las recolecciones las plantas fueron separadas en hojas, tallo, ramas y raíces para la determinación del peso seco a  $70^\circ C$ . La tasa de crecimiento relativo (TCR) fue calculada según el procedimiento descrito por Hunt (1978) de la siguiente manera:

$$TCR = (1/W) * (dW/dT) = R_{1-2} = (\log W_2 - \log W_1) / (T_2 - T_1);$$

donde:

$R$  = Tasa de crecimiento relativo.

$W$  = Peso seco inicial y final en el período de crecimiento.

$T$  = Intervalo de tiempo del período de crecimiento.

Los datos de producción fueron analizados mediante el análisis de varianza y las diferencias entre

cultivares usando la prueba de rangos múltiples ( $p < 0.05$ ).

## 3.4 RESULTADOS

### 3.4.1 Microclimas e Intercambio de gases.

En las mediciones edafo-microclimáticas realizadas en campo (tabla 1) se aprecia las variaciones máximas a las que estuvieron sometidas las plantas tanto de humedad como de temperatura. Un aspecto semejante en las tres localidades fue la amplitud máxima de la temperatura ( 12 °C). San Juan de lagunillas registró el menor valor promedio de humedad relativa (45,7 %), condición dada por ser un ambiente semiárido. Sin embargo, los mayores DPV son obtenidos en las condiciones de El Vigía precisamente debido a una mayor diferencia de temperatura entre el aire y la hoja. Es de notar que las máximas humedades relativas del aire fueron medidas tanto en El Vigía como en Tabay (93 %). Otro aspecto resaltante es que los tres suelos en los que se realizaron los ensayos son franco arenosos siendo el de mayor contenido de limo y menos arcilloso el de El Vigia.

En la región de El Vigía se encontraron VPD máximos entre 2,45 y 2,85 kPa y los mínimos alrededor de 0,75 kPa a primeras horas de la mañana con DFF por debajo de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 1,87 – 1,92 kPa a final de la tarde (entre las 17:00 y 18:00 horas). Tanto el patrón diario de Gs como de E mostraron tendencias similares a las variaciones encontradas en el DFF (Figuras 1 y 2). Los valores máximos de E fueron entre 6 y 7  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Un aspecto antes mencionado en el capítulo 2 es el comportamiento de A, el cual es máximo en horas de la mañana (valores entre 12 y 15,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y no coinciden con los máximos DFF. Por otra parte, la relación Ci/Ca osciló entre 0,6 y 0,8 coincidiendo los valores máximos con los mayores Gs que fueron obtenidos en los momentos con más altos DFF. La relación Ci/Ca mostró tendencias de cambio que se asemejaron a las tendencias de las Gs

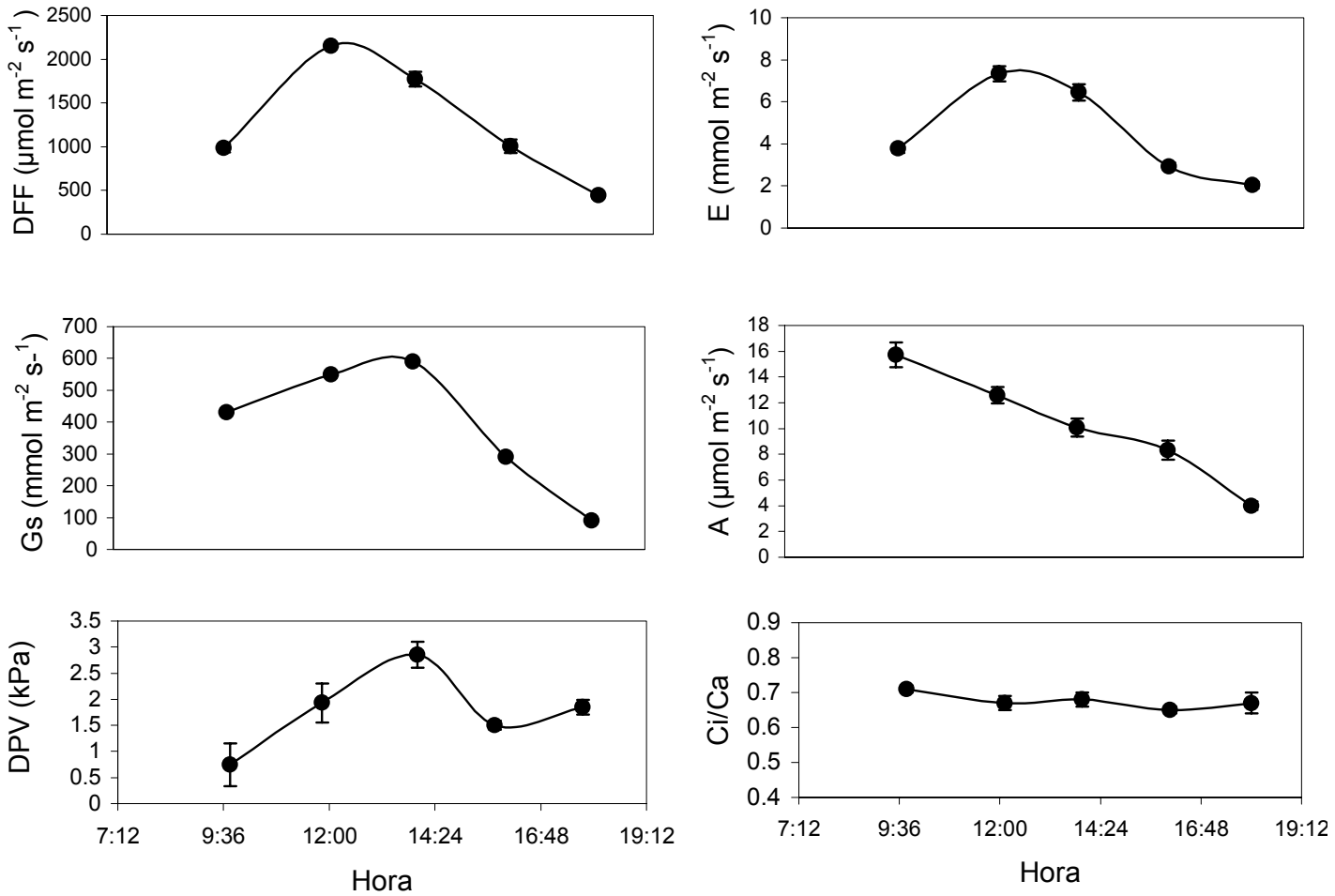
En San Juan de Lagunillas (figuras 3 y 4), los mínimos DPV se registraron en horas de la mañana (valores de 1 kPa) y en horas donde las DFF estuvo cercano a los  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , estos alcanzaron valores de 2,2 kPa. El comportamiento de Gs y E fue similar al encontrado para las plantas en El Vigía , los cuales siguen las variaciones de las DFF. Las máximas tasas de E oscilaron entre 4,5 y 6,0  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Con respecto a las A promedio, hubo diferencias notables. En plantas jóvenes (60 ddt), las A máximas estuvieron cercanas a los  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que plantas adultas (100 ddt)

oscilaron entre 17 y 18  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , coincidiendo con el periodo de mayores DFF. Estos valores son los mas altos registrados de los tres lugares evaluados. La relación  $C_i / C_a$  no presentó una tendencia estable y los valores oscilaron entre 0,4 y 0,6.

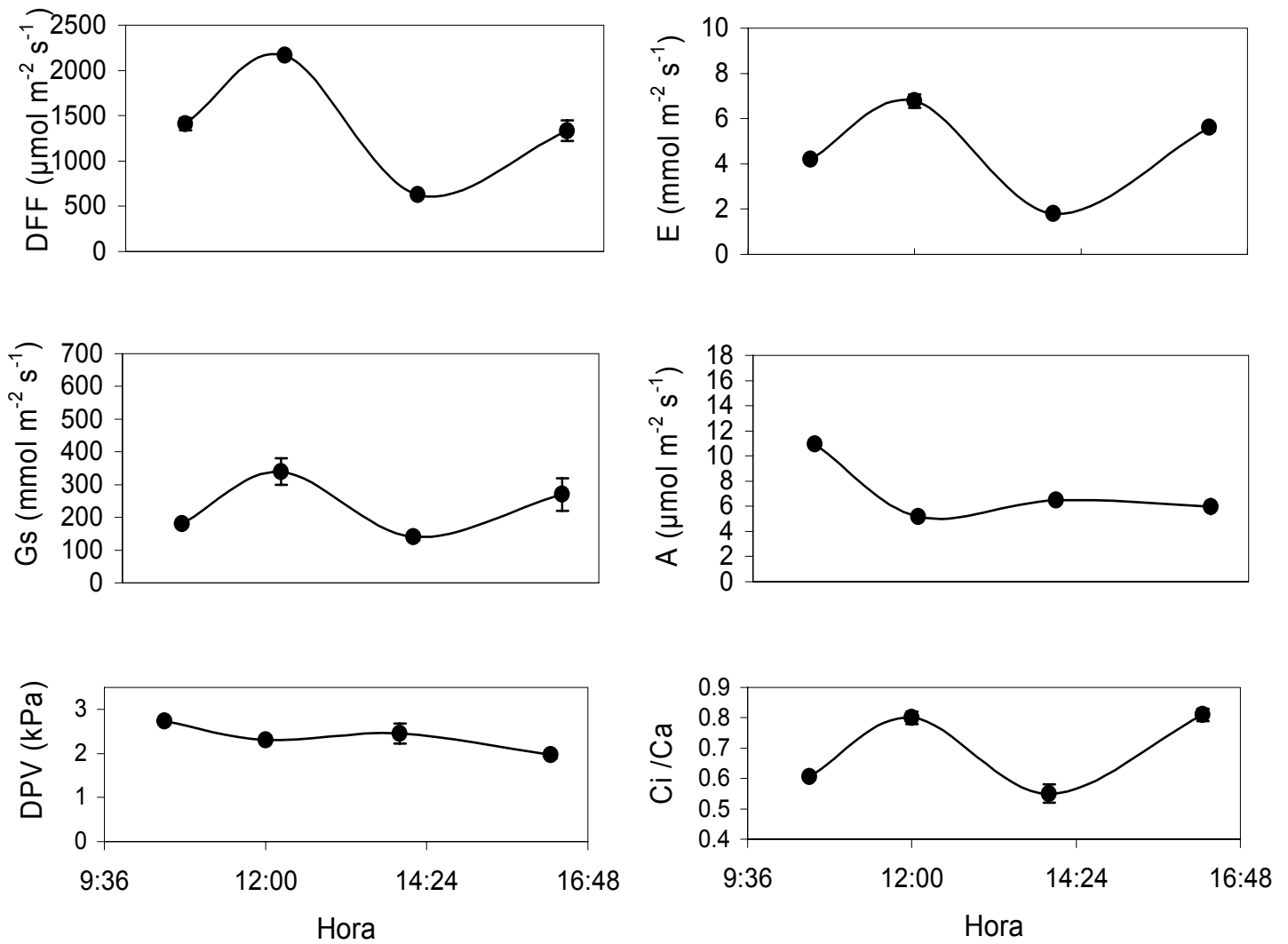
En Tabay, la región con menores temperaturas promedios, se encontraron los menores DPV que estuvieron por debajo de 2 kPa. Los mínimos DPV se registraron en horas de la mañana y final de la tarde con valores entre 0,5 y 0,75 kPa. Las máximas A promedios, son las menores de los tres lugares, y no alcanzaron valores superiores a los 11  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  coincidiendo con las máximas DFF y Gs. La relación  $C_i / C_a$  variaron entre 0,6 y 0,9. Los valores de E siguieron patrones muy similares a las fluctuaciones de Gs y las máximas tasas de E fluctuaron entre 3 y 6  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figuras 5 y 6).

**Tabla 1:** Promedios máximos y mínimos de temperatura y humedad relativa registrados durante el período de los ensayos. Porcentajes de arena (a), limo (L) y arcilla (A) en los primeros 20 cm de los suelos en las localidades de El Vigía, San Juan de Lagunillas y Tabay. Error estándar entre paréntesis.

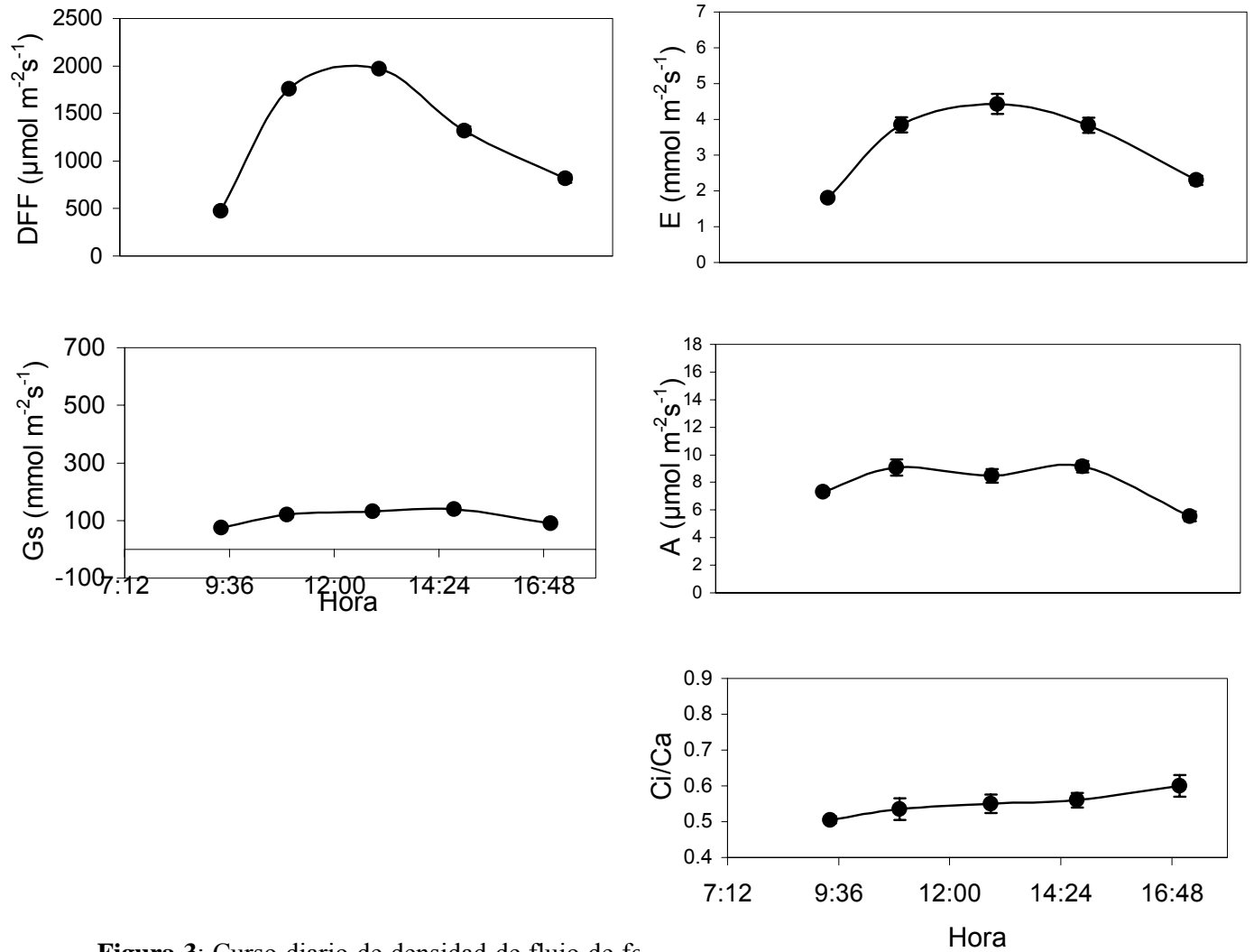
Localidad	Temperatura mínima (°C)	Temperatura máxima (°C)	% humedad relativa mínima	% humedad relativa máxima	Textura (%)		
					a	L	A
El Vigía	24,3 (0,4)	36,1 (0,4)	56,6 (1,8)	92 (1,7)	53	39	7
San Juan de Lagunillas	20,2 (0,5)	32,3 (0,6)	45,7 (1,2)	78,9 (1,6)	63	20	17
Tabay	15,3 (0,5)	27,2 (0,5)	52,2 (0,4)	92,5 (2,0)	58	25	17



**Figura 1:** Curso diario de densidad de flujo de fotones (DFF), diferencia de presión vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática (Gs), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), transpiración (E) y relación concentración de  $\text{CO}_2$  interno/externo (Ci/Ca) para *C. Chinense* en la región de El Vigía. Promedios entre 15 a 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 65 ddt.

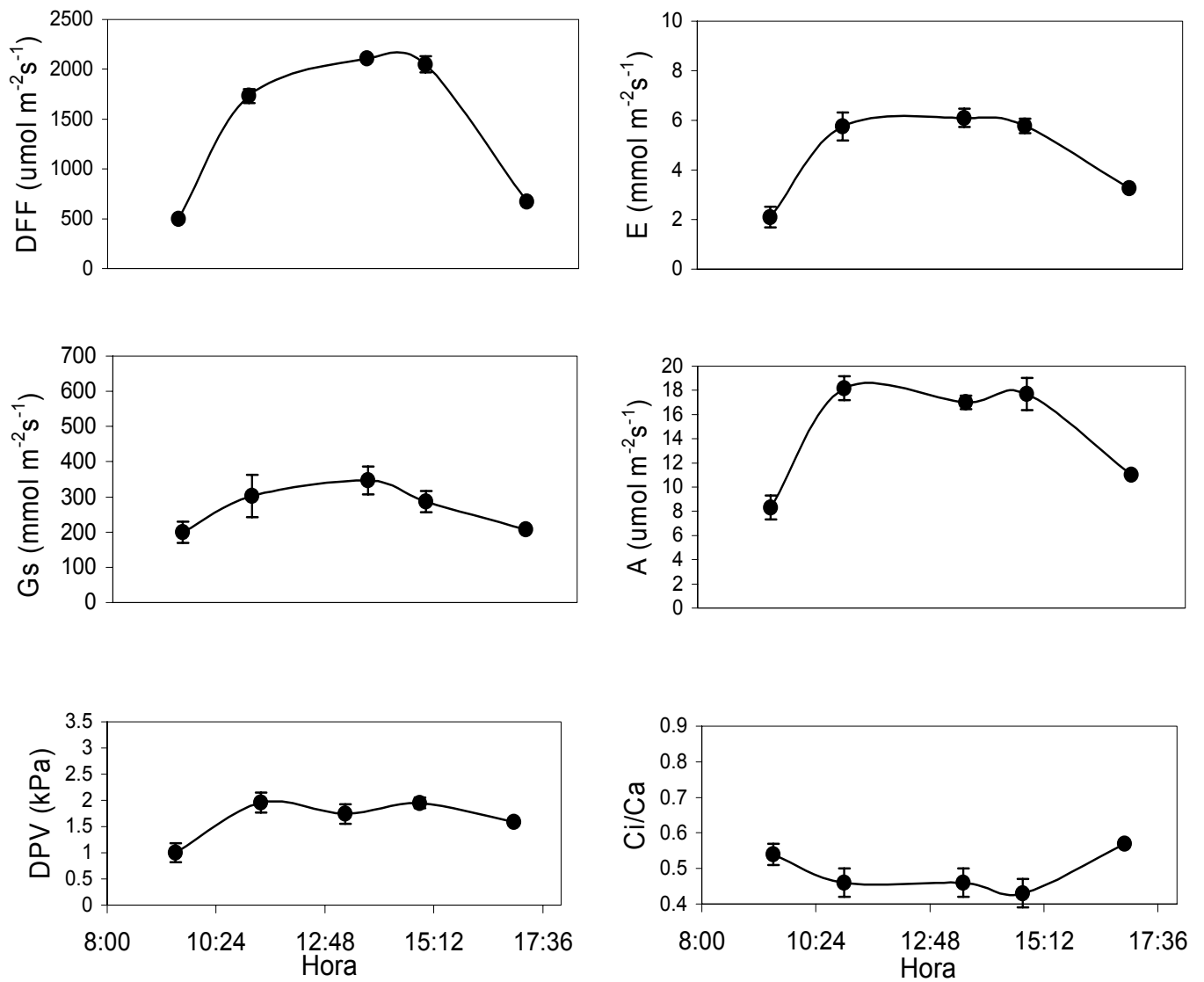


**Figura 2:** Curso diario de densidad de flujo de fotones (DFF), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática (Gs), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), transpiración (E) y relación concentración de  $\text{CO}_2$  interno/externo (Ci/Ca) para *C. Chinense* cultivado en El Vigía. Promedios entre 15 a 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 154 ddt.

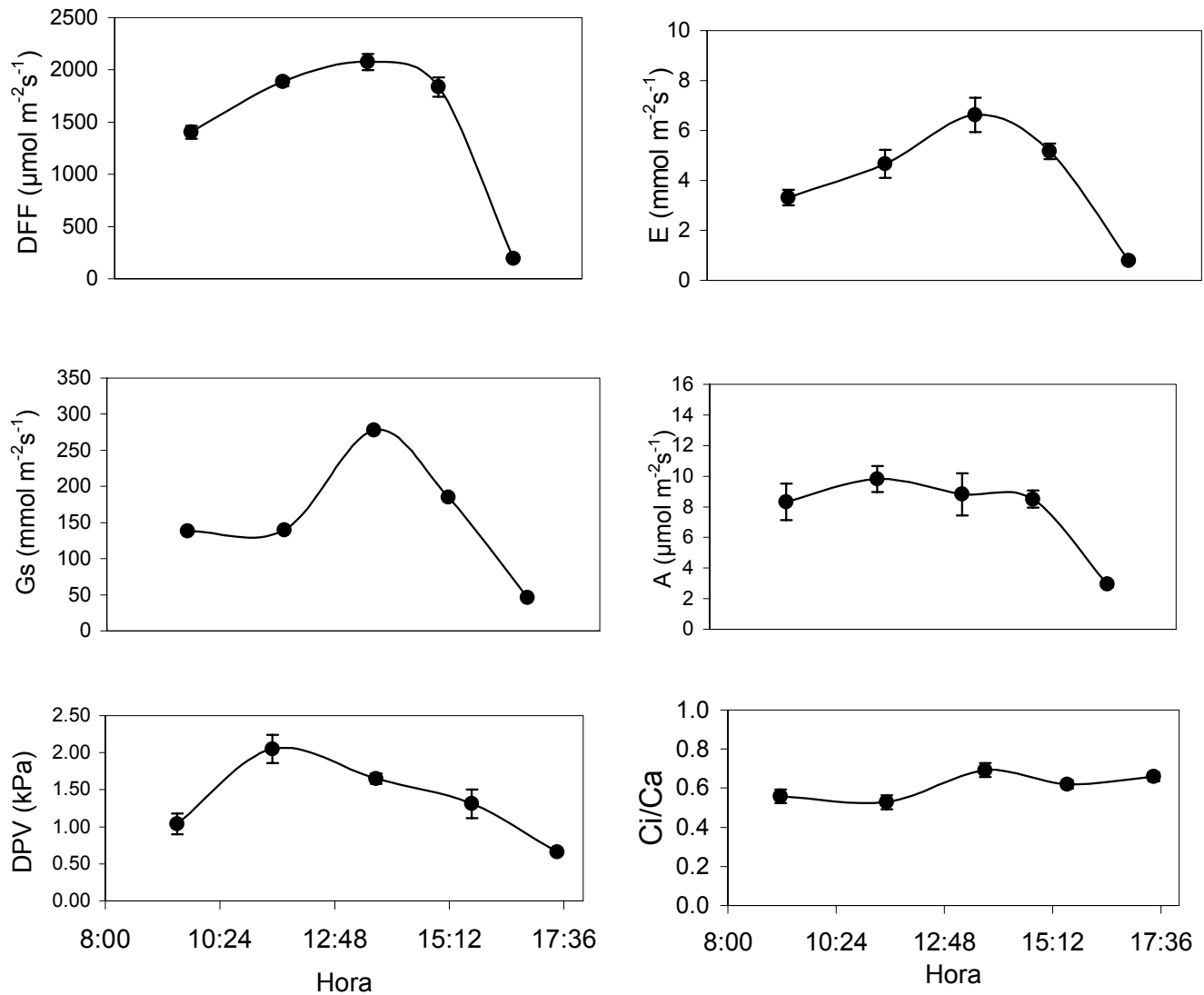


**Figura 3:** Curso diario de densidad de flujo de  $f_c$  (Gs), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), transpiración (E) y relación concentración de  $\text{CO}_2$  interno/externo (Ci/Ca) para *C. chinense* cultivado en San Juan de Lagunillas. Promedios entre 15 a 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 60 ddt

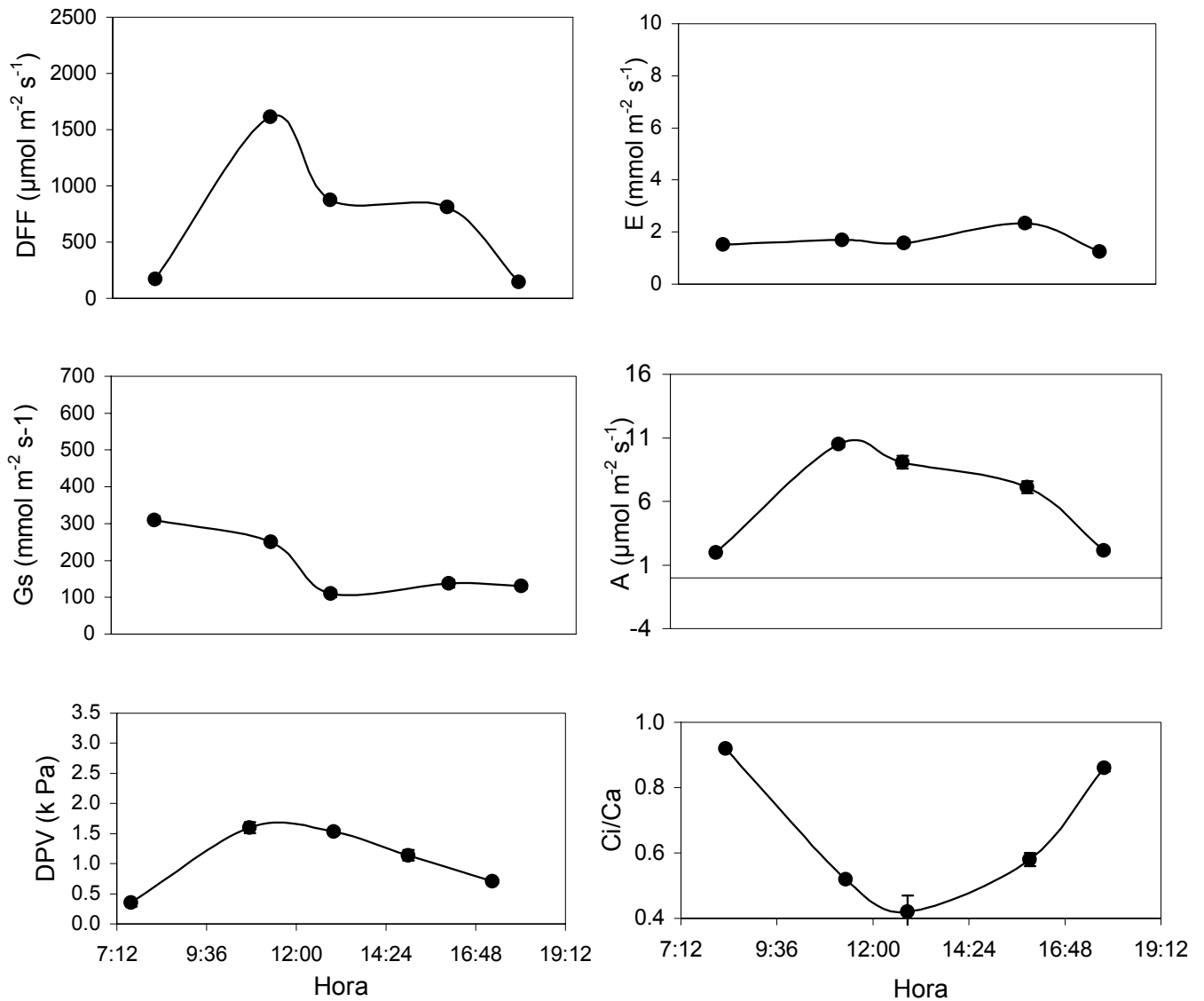




**Figura 4:** Curso diario de densidad de flujo de fotones (DFF), conductancia estomática (Gs), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), transpiración (E) y relación concentración de  $\text{CO}_2$  interno/externo (Ci/Ca) para *C. chinense* cultivado en San Juan de Lagunillas. Promedios entre 15 a 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 110 ddt.

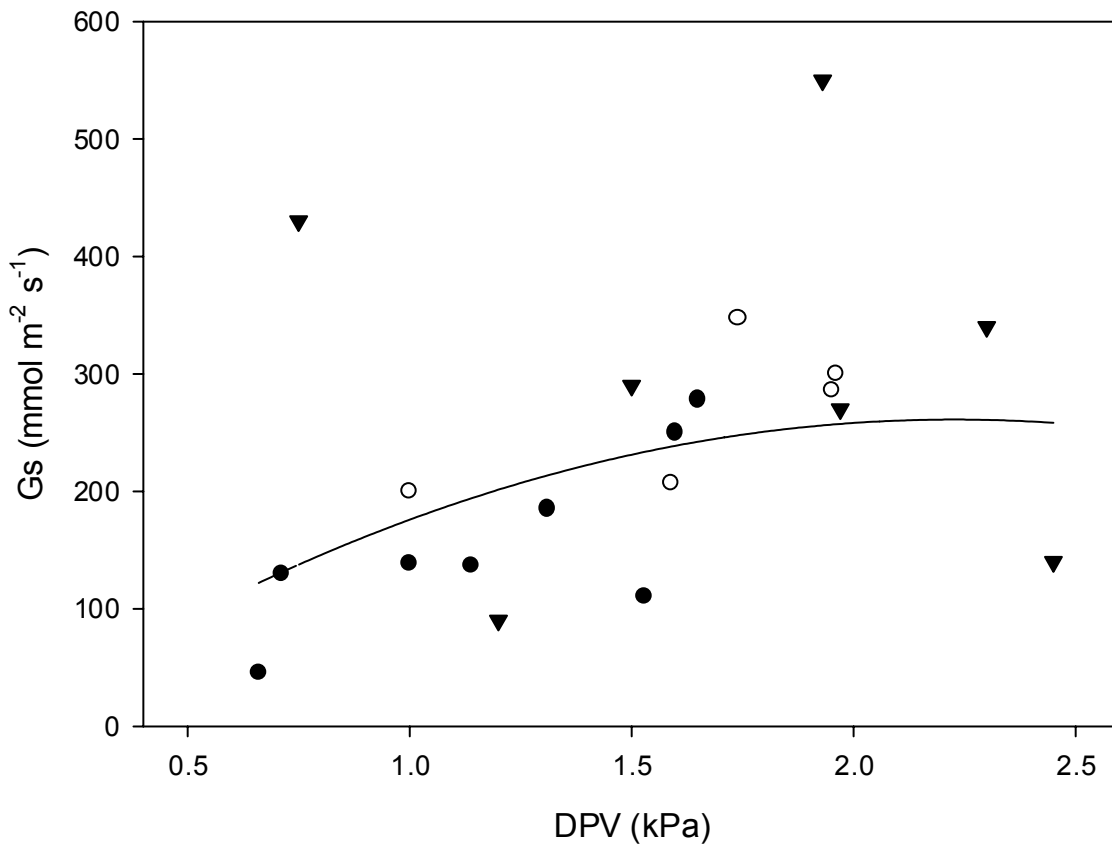


**Figura 5:** Curso diario de densidad de flujo de fotones (DFF), diferencia de vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática (Gs), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), transpiración (E) y relación concentración de  $\text{CO}_2$  interno/externo (Ci/Ca) para *C. chinense* cultivado en Tabay. Promedios entre 15 a 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 72 ddt



**Figura 6:** Curso diario de densidad de flujo de fotones (DFF), diferencia de vapor hoja-aire (DPV), conductancia estomática (Gs), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), transpiración (E) y relación concentración de  $\text{CO}_2$  interno/externo (Ci/Ca) para *C. chinense* cultivado en Tabay. Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 122 ddt.

El DPV estuvo linealmente relacionado directamente con la Gs para Tabay ( $R^2= 0,59$ ) y San Jaun de Lagunillas ( $R^2= 0,52$ ) y en El Vigía fue muy baja. Los valores más altos de DPV obtenidos en El Vigía, cercanos a los 2,8 kPa, influyeron en cierres estomáticos. Por otra parte, se encontraron las menores Gs en Tabay y a valores similares de DPV se obtuvieron mayores valores de conductancia tanto en plantas que se desarrollaban en San Juan como en El Vigía . La Figura 7 muestra la relación para las tres localidades entre DPV y Gs, encontrándose una relación de tipo parabólico que



**Figura 7.** Relación entre la diferencia de presión de vapor de hoja-aire (DPV) y la conductancia estomática (Gs) para *C. chinense* en Tabay (●), San Juan de Lagunillas (○) y El Vigía (▼).  $R^2= 0,30$

Al comparar las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> en las tres localidades, para los días de medición, encontramos que los mayores promedios diarios se obtuvieron en las plantas cultivadas en San Juan de Lagunillas, mientras que en las plantas cultivadas en Tabay, el promedio diario de asimilación fue un 42 % menor. Esto no se reflejó en las A<sub>total</sub>, donde las plantas de Tabay que presentaron las menores A<sub>total</sub> fueron aproximadamente

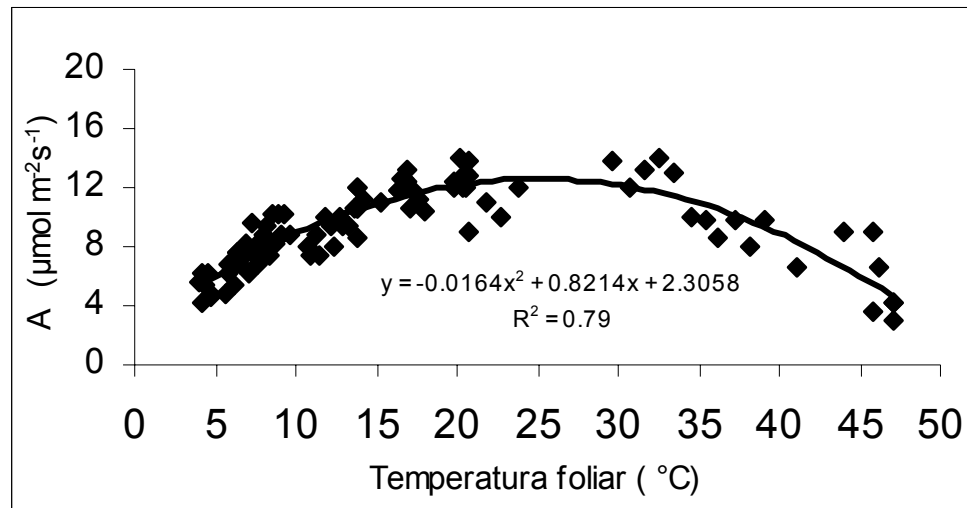
un 80 % de las mayores  $A_{\text{total}}$  que fueron obtenidas en plantas de San Juan de Lagunillas (Tabla 2).

### 3.4.2 Respiración nocturna

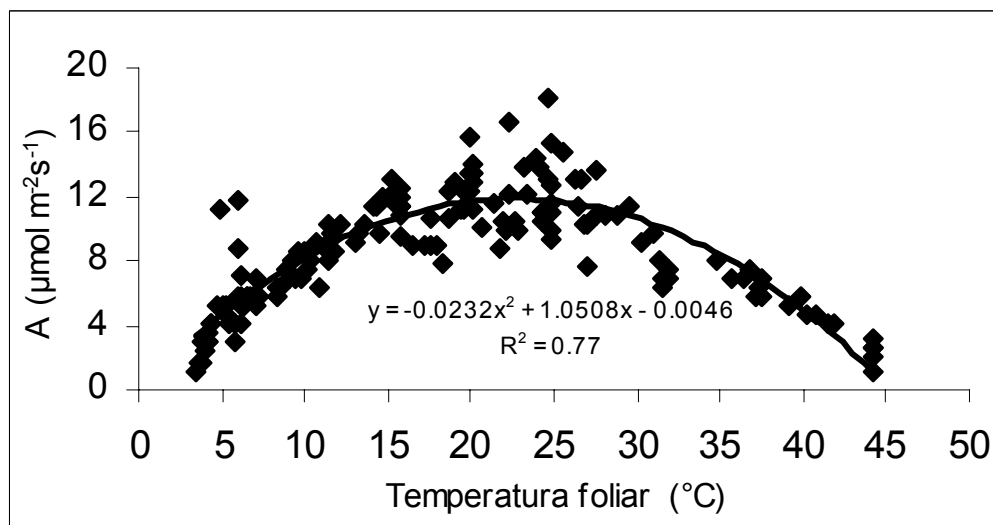
Los promedio de respiración foliar nocturna (RN) fueron similares para los tres lugares. Los menores valores absolutos fueron obtenidos en Tabay ( $1,23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) durante las primeras horas de la noche y los máximos en El Vigía en las horas próximas al amanecer ( $1,61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). No existió un patrón con respecto a la respiración nocturna en las tres localidades (valores no mostrados) y prácticamente las tasas respiratorias se mantuvieron en cada localidad muy estables. Existió la tendencia de mayores tasas de respiración total nocturna ( $R_t$ ) en plantas que estuvieron sometidas a promedios de temperaturas más altos. Así, tenemos que la mayor tasa total respiratoria foliar nocturna ( $R_{ft}$ ) fue obtenida en las plantas de El Vigía ( $57,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y estas representaron 16 % más que las obtenidas en las plantas de Tabay. Este mayor promedio de las tres localidades influyeron en una menor relación  $A_{\text{total}}/R_t$  (4,7), mientras que las plantas cultivadas en San Juan de Lagunillas mostraron la mayor relación  $A_{\text{total}}/R_{ft}$  (6,4) (tabla 2).

### 3.4.3 Curvas de temperatura y asimilación de $\text{CO}_2$

Las plantas cultivadas en San Juan de Lagunillas presentaron un óptimo de temperatura para la fotosíntesis de  $23 \text{ }^\circ\text{C}$ , mientras que para las de Tabay fue de  $22,4 \text{ }^\circ\text{C}$  sin diferencias significativas entre ambas. La  $A$  máximas a estas temperatura óptimas, estuvieron entre  $14 -15,3$  y  $13-17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para San Juan y Tabay, respectivamente. Las  $A$  máximas estimadas fueron  $12,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para San Juan y para Tabay  $13,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figuras 8 y 9). Estas ecuaciones están relativamente cerca de los valores reales obtenidos en condiciones de campo, considerando que las curvas fueron realizadas con un DFF constante de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y donde tampoco existieron variaciones de DPV. Tanto a altas ( $45 \text{ }^\circ\text{C}$ ), como a bajas temperaturas ( $5 \text{ }^\circ\text{C}$ ), la variedad estudiada mantuvo tasas de asimilación entre  $3$  y  $4 \mu\text{mol m}^{-2}$ .



**Figura 8** Curva de fotosíntesis neta-temperatura foliar para *C. chinense* cultivadas en San Juan de Lagunillas. n= 3



**Figura 9.** Curva de fotosíntesis neta-temperatura foliar para *C. chinense* cultivadas en Tabay. n= 3

**Tabla 2** Valores promedios diarios de asimilación de CO<sub>2</sub>, (A,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática (Gs,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), asimilación máxima de CO<sub>2</sub> (A max,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), asimilación diaria total (A<sub>total</sub>,  $\text{mmol m}^{-2}$ ), promedio respiración nocturna (RN,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), respiración total nocturna (Rt,  $\text{mmol m}^{-2}$ ) y relación asimilación respiración foliar (A<sub>total</sub>/Rt) para *C. chinense* en las localidades de El Vigía, San Juan de Lagunillas y Tabay. Error estándar entre paréntesis.

Localidad	A	Gs	Amax	A <sub>total</sub>	RN	Rt	A <sub>total</sub> /Rt
El Vigía	9,7 (0,71)	271,5 (12)	13,75 (0,66)	280 (22)	1.5 (0.07)	57,7 (2,7)	4,7
San Juan de Lagunillas	11,8 (1,89)	188,3 (32)	14,4 (0,39)	314 (38)	1.4 (0.06)	52,1 (1,2)	6,4
Tabay	6,8 (1,21)	143,6 (23)	10,1 (0,49)	255 (4)	1.4 (0.07)	50,7 (0,8)	5,0

#### 3.4.4 Dinámica de floración y producción de frutos.

En los tres lugares evaluados hubo diferencias tanto en el momento del inicio de la floración como de la producción de frutos. Así, encontramos que en Tabay fue donde estos procesos se iniciaron con mayor retraso. La floración y la producción de frutos comenzaron a los 72 y 95 ddt, mientras que en San Juan fueron a los 40 y 60 y en El Vigía a los 46 y 65 ddt. El 50 % de la floración fue obtenida a los 81, 40 y 48 para Tabay, San Juan y El Vigía, respectivamente. Mientras que a los 94, 71 y 72 ddt, el 50 % de plantas tenían frutos para cosecha en Tabay, San Juan y El Vigía, respectivamente (Figura 10).

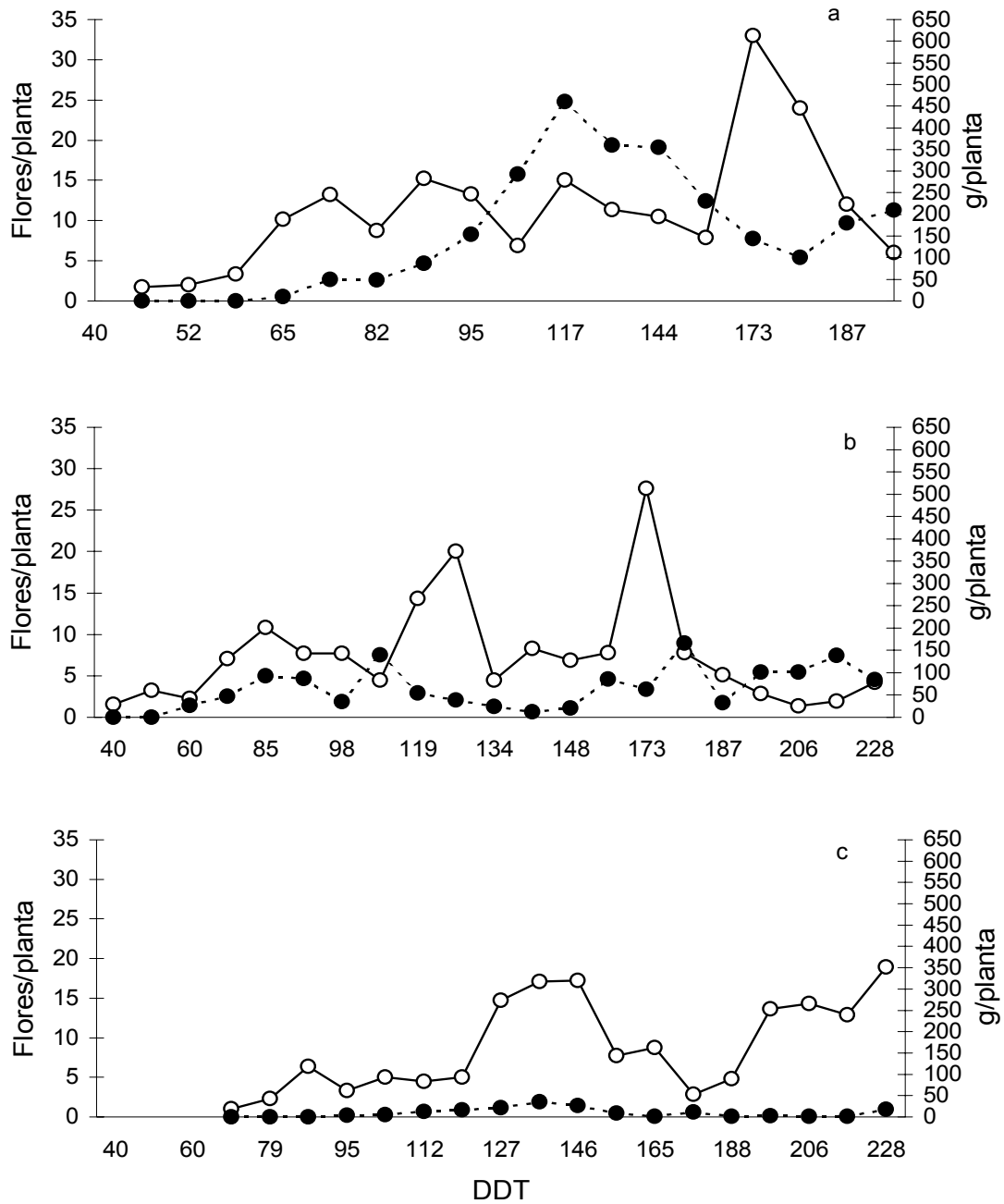
En los tres lugares se observó una dinámica de ciclos de producción de flores donde los primeros máximos del número de flores fueron más bajos con respecto a los siguientes. En Tabay el primer máximo de número de flores ocurrió en el período entre los 136 y 146 ddt y el segundo máximo a los 228 ddt. En ambos momentos las plantas tenían alrededor de 18 flores por planta. Para San Juan el periodo de máximos número de flores fue muy corto y se manifestaron a los 126 y 173 ddt con 20 y 27 flores por

planta. Para El Vigía fue menos notorio un máximo bien definido y se consiguió un período más largo de continua producción que se mantuvo entre 13 a 15 flores por planta entre los 74 y 95 ddt. Un segundo máximo se manifestó a los 173 ddt con 33 flores por planta (Figura 10).

En los que se refiere a la producción, en Tabay a lo largo de todo el desarrollo del cultivo, las plantas presentaron muy bajas producciones que no sobrepasaron los 20 g por planta. Un máximo ocurrió a los 136 ddt con 38 g por planta. En San Juan de Lagunillas, las plantas mostraron a los 112 y 180 ddt máximos de producción que alcanzaron 136 y 166 g por planta. En el Vigía, la alternancia de ciclos de baja y alta producción fueron paulatinos y no tan drásticos como en San Juan de Lagunillas, obteniéndose un máximo a los 117 ddt con 440 g por planta. Aunque no fue registrado el siguiente máximo, éste estará cercano a los 180 ddt tal y como se muestra en la figura 9 del capítulo 2. En estas dos últimas localidades hay aproximadamente un periodo entre 63 y 68 días entre máximos de producción.

El número total de flores (NTF) en los tres lugares fue relativamente similar. Las diferencias más notorias se manifestaron en el número total de frutos (NTFr) en el que la tendencia fue a una disminución drástica en Tabay, reflejado en una muy baja relación de TNFr/TNF, indicando que sólo el 15 % de las flores llegaron a ser frutos. Por el contrario, en San Juan de Lagunillas y El Vigía esta relación alcanzó 68 y 80 %, respectivamente (Tabla 3). El peso de frutos aumentó desde el lugar de menor a mayor promedio de temperatura y la misma tendencia se encontró para la producción total. En El Vigía la producción fue 33 % y 85 mas alta con respecto a las producciones obtenidas por planta en San Juan de Lagunillas y Tabay, respectivamente.



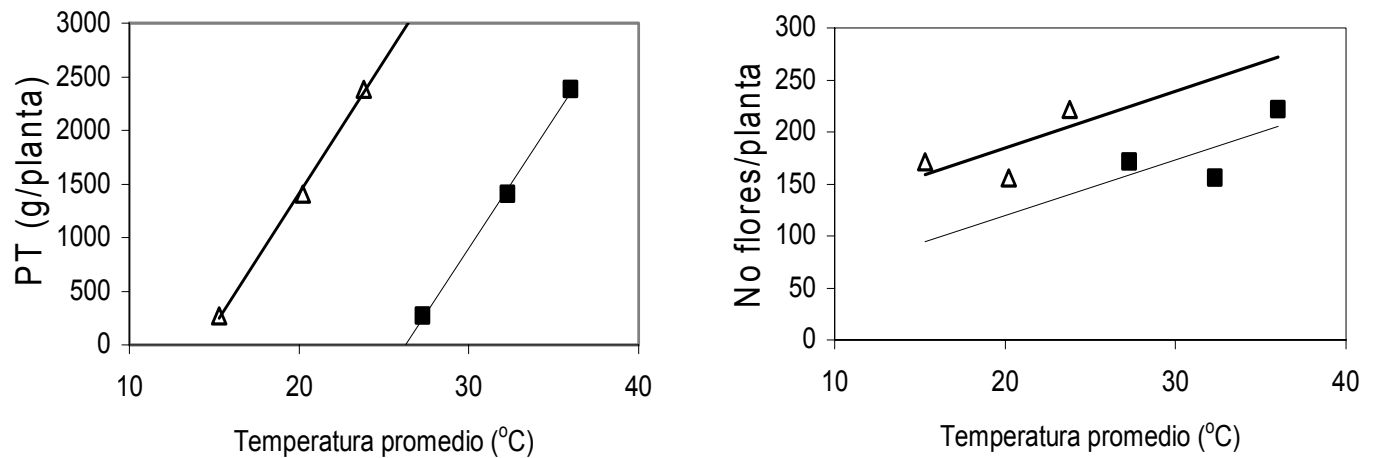


**Figura 10.** Dinámica de promedios de número de flores (○) y producción (●) por planta de *C. chinense* en Tabay (a), San Juan de Lagunillas (b) y El Vigia (c). Cada punto es el promedio de 20 plantas.

**Tabla 3** . Número total de Flores por planta (NTF) de frutos (NTFr), peso de fruto (PF, gr), producción total por planta ( PT, g/planta) en *C. chinense* cultivadas en tres localidades del estado Mérida. Entre paréntesis error estándar

Localidad	NTF	NTFr	PF	PT	TNFr/TNF
Tabay	171,2 (14,2)	26,4c (4,1)	10,9 (0,5)	269 c (44)	0,15 c (0,02)
San Juan de Lagunillas	156,0 (13,7)	113,2b (11,2)	11,2 (0,2)	1409 b (139)	0,68 b (0,04)
El Vigía	184 (16,4)	147a (18,4)	13,5 (0,3)	2180 a (166)	0,80 a (0,06)

Al estudiar las relaciones lineales simples que podrían existir entre el número de flores y producción con los promedios de temperatura máxima y mínima nos encontramos que tanto las temperatura máxima como la mínima están altamente relacionadas con la producción ( $R^2 = 0,99$ ), mientras que el número de flores/planta están menos relacionadas con las temperaturas máxima ( $R^2 = 0,45$ ) y mínimas promedios ( $R^2 = 0,49$ ) (Figura 11).



**Figura 11:** Relación entre temperatura mínima promedio ( $\Delta$ ) y máxima ( $\blacksquare$ ) con producción total (PT) y número de flores por planta. Para PT las ecuaciones son: Temperatura mínima  $y=244,6 x-3522$ ,  $R^2=0,99$ ; Temperatura máxima  $y=248,3x-6553$   $R^2=0,98$ . Para el número de flores temperatura mínima  $y=5,38x +75$ ,  $R^2=0,49$ ; temperatura máximas  $y=5,26x + 5,46$ ,  $R^2=0,45$

### 3.4.5 Dinámica de crecimiento y distribución de asimilados.

Las plantas cultivadas en El Vigía, mostraron una mayor acumulación de biomasa y la misma fue aproximadamente tres veces mayor (400 g planta) con respecto a los otros dos lugares a partir de los 89 ddt (valores cercanos a los 100 g planta). El menor crecimiento fue experimentado por las plantas cultivadas en Tabay y estas sólo fueron similares en su desarrollo a las plantas que crecieron en San Juan a los 193 ddt (Figura 12).

Las tasas de crecimiento relativo de *C. chinense* fueron disminuyendo en el tiempo para los tres lugares. No obstante tal declinación no fue progresiva sino abrupta a partir de los 89 ddt. Inicialmente entre los 76 y 50 ddt las tasas de crecimiento fueron 60, 40 y 20  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$  para El Vigía, San Juan y Tabay, respectivamente. Para los 89 ddt, las tasas

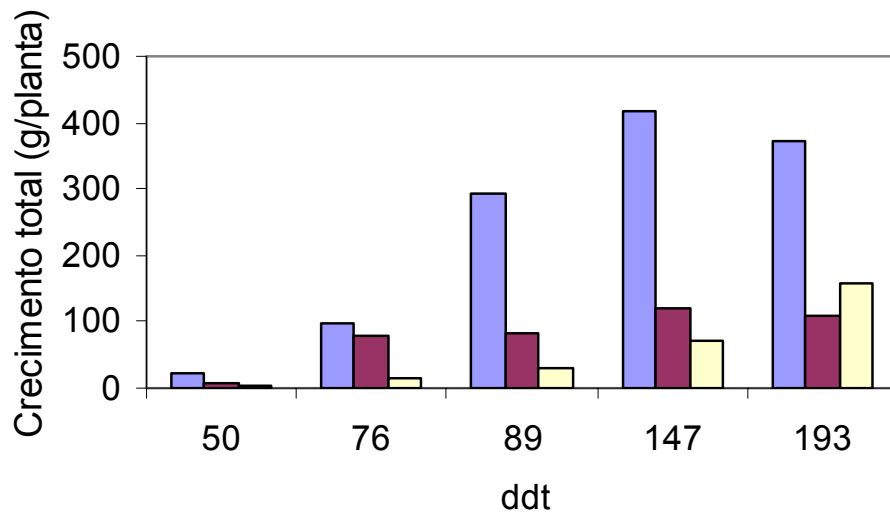
de crecimiento relativo oscilaron entre 20 y 15  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ . A partir de este momento en las tres localidades el incremento de peso diario de las plantas de *C. chinense* no sobrepasó los 6  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$  (Figura 13).

Con respecto a las tasas relativas de crecimiento de los diferentes órganos (Figura 14), en El Vigía, lugar de mayor temperatura promedio, las TCR de todos los órganos fueron altas hasta los 89 ddt, disminuyendo posterior y considerablemente en todos los órganos. En San Juan de Lagunillas las tasas relativas de crecimiento fueron altas para el período entre 50 a 76 ddt y luego disminuyeron para mantenerse constantes hasta los 197 ddt. En Tabay las ramas tallos y raíces presentaron los mayores TCR hasta los 76 ddt, luego disminuyeron en la medida que avanzaba el ciclo del cultivo, mientras que las hojas, las TCR fueron incrementándose hasta los 147 ddt, para luego declinar a tasas prácticamente nulas.

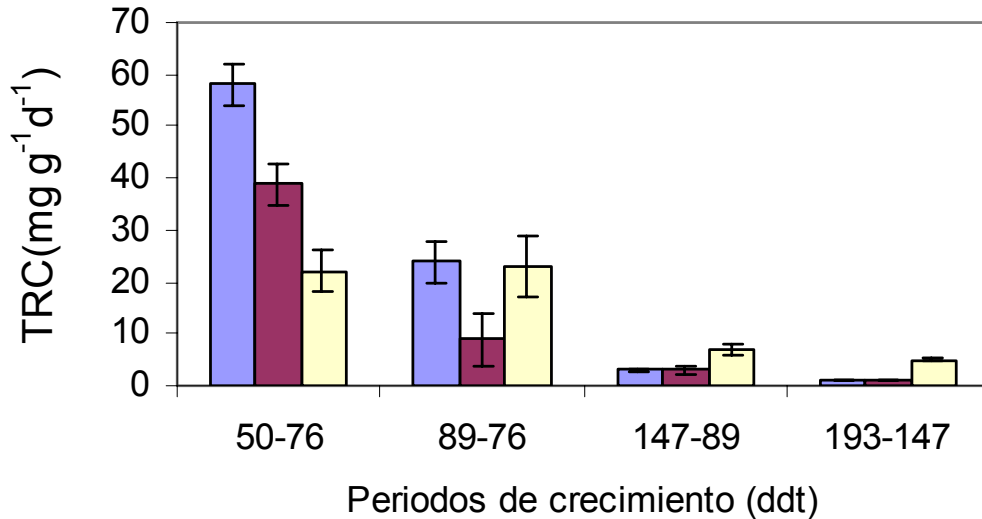
En la fase productiva, el período entre 76 a 89 días, fue para las plantas de El Vigía, el de mayor crecimiento de frutos al cual se dirigió la mayor cantidad de asimilados. Es apreciable como posteriormente (período 89 a 147 ddt) la tasa de crecimiento relativo de frutos disminuye alrededor de 5 veces con respecto al periodo anterior (Figura 14). Para las plantas en San Juan, los periodos entre 76 a 89 y 89 a 147 ddt fueron relativamente similares con respecto a las tasas de crecimiento relativo de frutos (cerca de los 10  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ), lo que indicó un periodo mas largo de constante distribución de asimilados hacia la producción de frutos. En Tabay debido al menor crecimiento experimentado la distribución de asimilados hacia los frutos es la más baja y no sobrepasa los 10  $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$  (Figura 14). Es de notar que el TCR de tallos tiene una relación proporcional con incremento de la temperatura en los primeros dos meses y medio de crecimiento y los mayores TCR del tallo en el período 50-76 ddt fueron encontrados en El Vigía. Sin embargo, dependiendo de la localidad, el crecimiento de frutos se torna mas competitivo por asimilados en diferentes tiempos y así podemos describir que en el caso del cultivar Pepón a mayor promedio de temperatura el sumidero de frutos es más importante en un lapso de tiempo más corto a partir del transplante (89, 147 para El Vigía y San Juan, respectivamente). Promedios de temperatura cercanos a los 20 °C (Tabay), mostraron un cambio en el patrón de sumidero, y las hojas aún representan la fracción de la planta con mayores TCR desde los 76 hasta los 193 ddt (Figura 14).

La distribución de asimilados en términos porcentuales cambia para las diferentes condiciones agroecológicas. Sin embargo, hay algunos patrones generales que se presentan constantes independientemente del ambiente de crecimiento del cultivo. Las raíces sólo representan aproximadamente el 10 % del peso total en todas las etapas del crecimiento, mientras que los tallos y ramas a partir de los 116 ddt acumulan entre el 52 al 58 % del total. Otra tendencia muy similar en los tres ambientes, es la disminución paulatina del porcentaje acumulado en hojas en la medida que se avanza en el ciclo del cultivo. Inicialmente a los 53 ddt las hojas representaban entre el 40 al 53 % del total acumulado de biomasa y para las etapas finales del cultivo sólo representaban entre el 15 y 25 % del total (Figura 15).

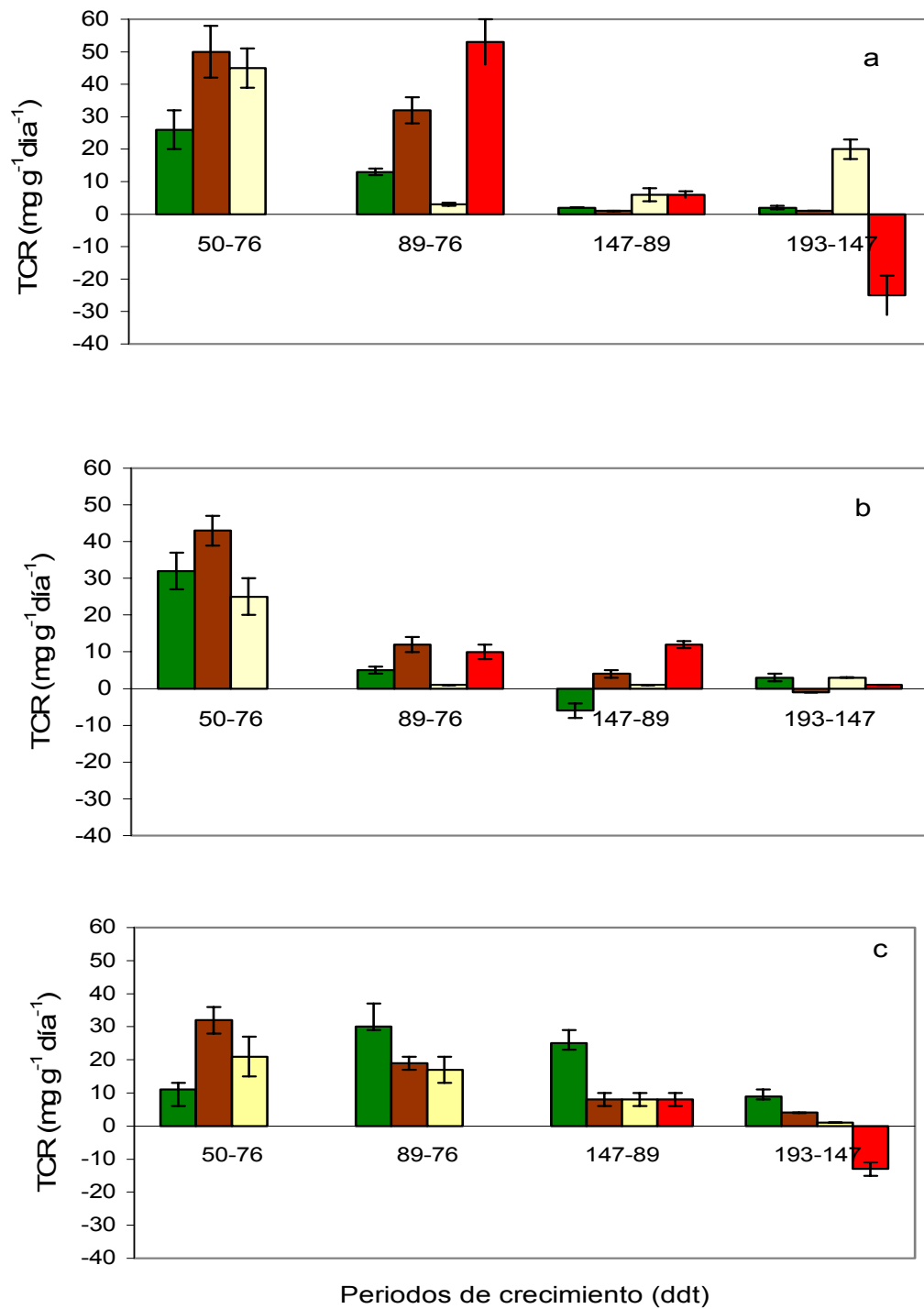
Las diferencias se manifestaron en los frutos y para cada lugar el comportamiento difiere tanto en la tendencia como en la cantidad de asimilados que fueron dirigidos para su crecimiento. En El Vigía los frutos muestran un máximo para los 147 ddt, mientras que en San Juan el porcentaje de asimilados que constituyeron los frutos fue constantemente aumentando a partir de los 76 ddt. En Tabay las plantas mostraron una tendencia muy similar al de las plantas en El Vígía, sin embargo el porcentaje de acumulación de biomasa no sobrepasó el 11 % para los 147 ddt, momento de la mayor acumulación de biomasa (Figura 15). Es de notar que en esta última localidad no habían frutos para los 76 ddt lo que también implica cambios en la distribución de asimilados en relación a las otras localidades y por supuesto relaciones fuentes sumideros que difieren.



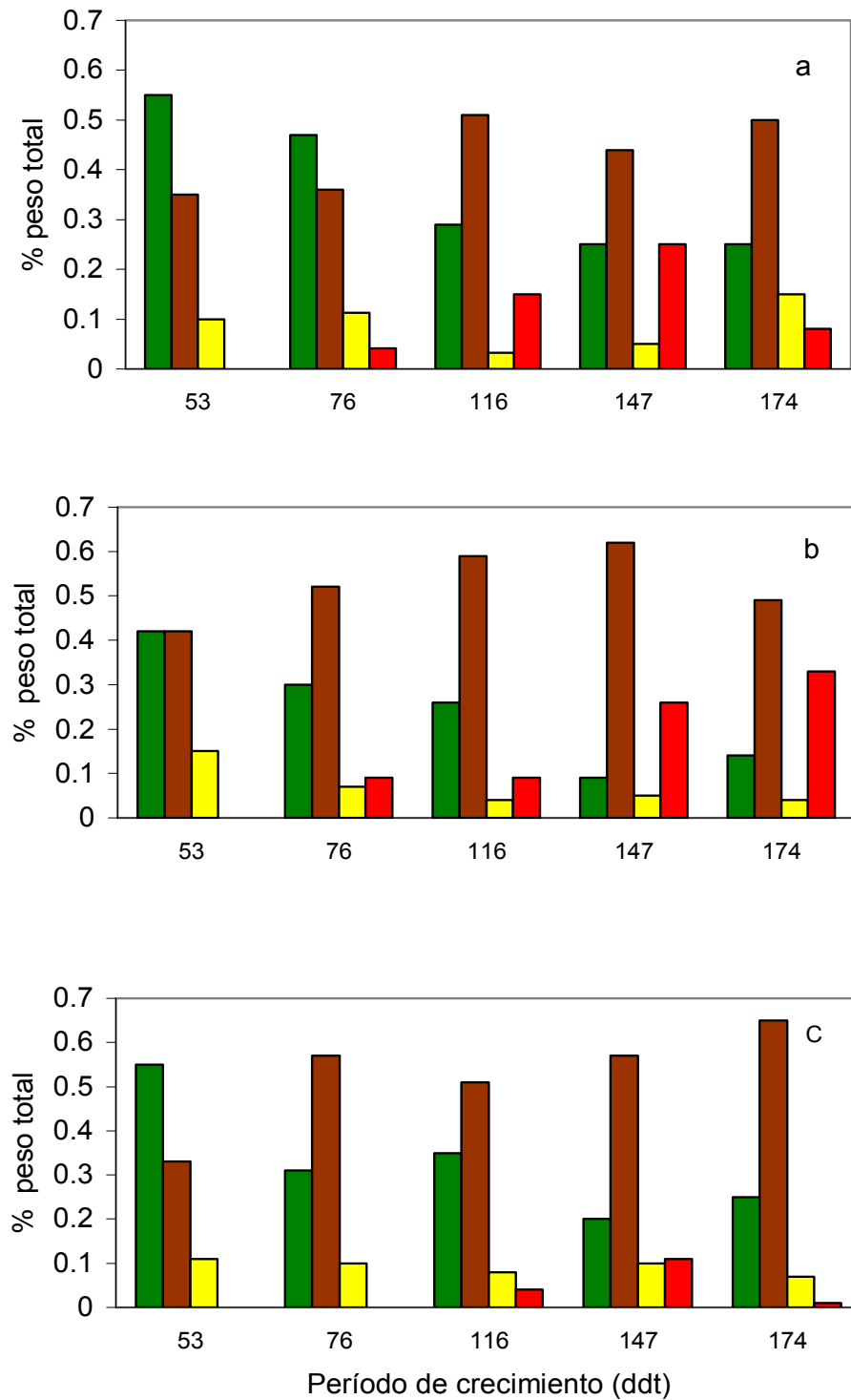
**Figura 12.** Acumulación de biomasa total de *C. chinense* en El Vigia (■), San Juan de Lagunillas (■) y Tabay (■) para varios días después del transplante (ddt). Barras indican error estándar.



**Figura 13 .** Tasas de crecimiento relativo para *C. chinense* en El Vigia (■), San Juan de Lagunillas (■) y Tabay (■). Barras indican error estándar



**Figura 14.** Tasas de crecimiento relativo de hojas (■), tallos y ramas (■), raíces (■) y frutos (■) de *C. chinense* para El Vigia (a), San Juan (b) y Tabay (c)



**Figura 15.** Distribución porcentual de asimilados en hojas (■), tallos y ramas (■), raíces (■) y frutos (■) de *C. chinense* para El Vigia (a), San Juan de lagunillas (b) y Tabay (c) en varios periodos durante su ciclo de vida

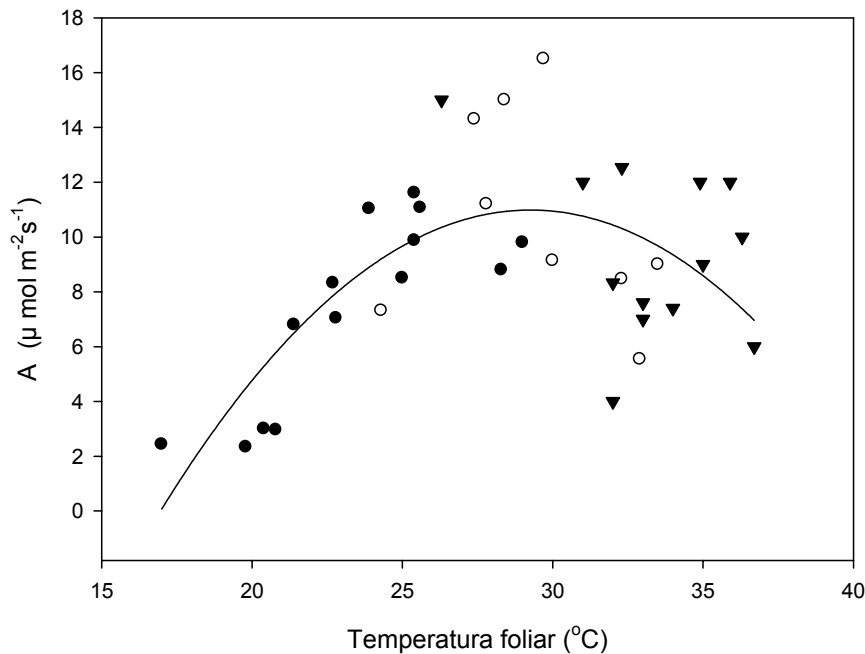


### 3.5 DISCUSION

#### 3.5.1 Intercambio de gases y temperatura

Los resultados encontrados muestran que el microclima predominante en un determinado lugar afecta el promedio de  $A$ , así como su comportamiento diarios con una tendencia a tasas mas altas en San Juan de Lagunillas (con promedio de temperatura entre 25-26 °C). Esto se diferencia en lo planteado en una de las hipótesis en la cual se predecía una disminución de la actividad fotosintética en la medida que el promedio de temperatura también fuera menor. Valores promedio significativamente menores de  $A$  fueron encontrados en Tabay y esto fue manifestado en una menor  $A_{total}$ , pese a que en condiciones de campo se obtuvieron temperaturas máximas promedios del aire de 27 °C, la cual por referencia de *C. annuum* es una temperatura dentro del óptimo (18-32 °C) para lograr altas producciones (Bosland y Votava, 2000). Aunque Wien (1997), en una amplia revisión de *C. annuum*, plantea óptimos de temperatura entre 21 a 23 °C, pareciera que promedios mayores de  $A$  son obtenidos a temperaturas que no sobrepasen los 33 °C en *C. chinense* como en el caso de San Juan (tabla 4). Las figuras 9 y 10 respaldan y establecen que el cultivar Pepón tiene un óptimo amplio que va desde 23 hasta 32 °C aproximadamente y que el movimiento de plantas fuera de ese óptimo trae como consecuencias tanto disminuciones de  $A$  promedios, de  $A_{max}$  y de  $A_{total}$ . Un resultado poco mostrado en la literatura es el comportamiento de las tasas de asimilación de  $CO_2$  en relación con la temperatura foliar en condiciones de campo. Sabemos que bajo estas condiciones las variaciones de los parámetros microclimáticos pueden estar influyendo en las tasas de  $A$ ; sin embargo, pueden constituir una evidencia más real de lo que sucede. Por esta razón, apoyando los datos de laboratorio, la figura 16 evidencia las fluctuaciones en las temperaturas foliares en los rangos altitudinales estudiados y con mayor claridad se muestra que temperaturas foliares por arriba de 36 ° en *C. chinense* implican disminuciones de por lo menos 50 % con respecto a las tasas máximas de  $A$  encontradas y que temperaturas por debajo de 18 °C que envuelven bajas radiaciones también producen tasas de asimilación inferiores a los  $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Es probable que muchos cultivares de *C. chinense* usados en la agricultura venezolana tengan comportamiento muy similares ya que en su mayoría son sembrados en regiones con alturas que no sobrepasa los 1300 m. Como se demuestra el cultivar Pepón no tiene

capacidad de aclimatación entre promedios de temperatura que sobrepasen 9 °C y es pues una práctica errada el traslado de semillas entre lugares con variaciones térmicas.



**Figura 16.** Efecto de la temperatura foliar sobre las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> en *C. chinense*. El rango de temperatura fue establecido por plantas cultivadas en un gradiente altitudinal: 1900 m (▼), 1100 m (○) y 150 m (●) y en condiciones de campo. Los puntos son promedios de 15 datos.  $y = -0.0726x^2 + 4.25x - 51.184$ ;  $R^2 = 0,45$ .

Los promedios en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> son superiores a los obtenidos para cultivares que se utilizan en la región de Mérida, cuyos promedios oscilan para la zona de Lagunillas entre 4,70 y 5,21 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Jaimez *et al.*, 1999). Incluso los valores promedios obtenidos de A, en la región de Tabay, con el cultivar Pepón son 15 % mayores que los obtenidos por Jaimez *et al.* (1999). Tenemos entonces, a un cultivar que posee altas tasas asimilatorias de CO<sub>2</sub> y probablemente esto ha sido una característica que influya en mayores producciones, razón por la cual en los últimos años sea una variedad usada ampliamente en varias regiones del país. Un trabajo a continuar es evaluar otros cultivares usados en zonas altas (> 1500 m) y comprobar óptimos de temperatura.

Aloni *et al* (1991b) no encontraron diferencias en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en plantas de *C. annuum* sometidas cultivadas a diferentes temperaturas. Sin embargo, aunque pareciera que los resultados difieren, estos últimos autores realizaron sus experiencias en cámaras de crecimiento, lo cual no se puede extrapolar a condiciones de campo, debido a la variabilidad climática a las cuales las plantas están sometidas. Por otra parte, Bhatt y Srivinas Rao (1993) reportan disminuciones en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> entre el 10 y 30 % en plantas de *C. annuum* cultivadas 27/17 °C (día /noche) en relación a plantas cultivadas a 27/22 °C. En el caso del cultivar Pepón nos encontramos con temperaturas óptimas de 24-25 °C y rangos de 5 a 7 °C por arriba o debajo de este óptimo pueden implicar disminuciones cercanas a 10 % de las Atotal. De manera que los resultados presentados en relación a las tasas de asimilación para el cultivar Pepón reflejan en forma general las tendencias que suceden en el gradiente de temperatura promedios entre 19 a 30 °C en condiciones de campo.

El aumento de la respiración foliar nocturna en función de mayores temperaturas ha sido reportado para varias especies (Nilsen y Orcutt, 1996). Las temperaturas máximas nocturnas evaluadas en El Vigía no son temperaturas limitantes para el proceso respiratorio, y pareciera que las máximas diurnas tampoco fueran temperaturas inhibitorias. Se conoce que la respiración en la mayoría de las especies se inhibe a temperaturas superiores a los 40 °C por lo que usualmente la respiración aumenta, aún cuando las tasas fotosintéticas han disminuido a altas temperaturas (Nilsen y Orcutt, 1996). Pareciera que las mayores respiraciones nocturnas en las plantas de El Vigía implican mayores inversiones del CO<sub>2</sub> asimilado en procesos de mantenimiento mas que de crecimiento.

En el gradiente de temperatura estudiado los mayores y menores DPV (2,85 y 1,90 kPa, respectivamente) en horas del mediodía correspondieron igualmente a los lugares con la mayor y menor temperatura promedio. Esta condición microclimática influyó también en mayores Gs que fueron obtenidas en El Vigía y que estuvieron asociadas a las mayores tasas de E encontradas para los tres lugares. De manera que un mayor promedio de temperatura implica una mayor demanda evaporativa a la cual están sometidas las plantas y que en el caso de *C. chinense* debe implicar una condición hídrica no limitante para evitar cierre estomáticos (Jaimez *et al.*, 1999). No obstante, resulta curioso haber obtenido DPV a los de El Vigía en la zona Semiárida de San Juan

de Lagunillas, pese a haberse registrado las menores humedades relativas de los tres lugares. Shirke y Pathre (2004) reportaron que plantas de *Prosopis juliflora* en condiciones de campo e irrigadas no fueron afectadas por DPV menores de 3 kPa y disminuciones de tasas de asimilación y conductancia foliar se dieron a DPV mayores de 4 kPa. En el caso de *C. chinense* pareciera que esta fuera la situación si las plantas están suficientemente regadas y no hay déficit hídricos.

### 3.5.2 Crecimiento

El crecimiento total muestra que la zona de El Vigía es indudablemente la mejor región agroecológica para el cultivar Pepón. Una marcada disminución en los TCR a partir de los 89 ddt para las tres localidades, demuestra que a partir de este momento los asimilados son utilizados mayormente en mantenimiento. En las plantas cultivadas en El Vigía es apreciable como a partir de los 89 ddt los TCR de frutos son más altas con respecto a las otras localidades y sigue aumentando progresivamente hasta los 117 ddt indicando un mayor flujo de carbohidratos para los frutos en este periodo. Como establece Marcelis (1996), apoyado en trabajos anteriores, un buen indicio de mayor transporte de carbohidratos hacia un determinado órgano esta reflejado en los TCR más que en el tamaño del órgano. Los primeros 76 días en los tres lugares son fundamentalmente de crecimiento y es precisamente a partir de este momento en que la proporción de asimilados que se va acumulando en órganos como el tallo y la raíz va siendo más pequeña lo cual se manifiesta en TCR inferiores. Esto muestra la importancia en el manejo del cultivar Pepón de programas de fertilización, especialmente en la aplicación de mayores cantidades de N en este periodo. Posteriormente las dosificaciones de fertilización en función de lo reportado por Bar-Yosef (2001) para *C. annuum* en la etapa reproductiva, deberían cambiar y aumentar las cantidades de K. Este aspecto debe estudiarse en *C. chinense*

Varias investigaciones han reportado que bajas temperaturas afectan y producen cambios en la distribución de asimilados entre los diferentes órganos que están en crecimiento en la planta y además existe una alta acumulación de azúcares solubles y almidón (Wardlaw, 1990). El menor crecimiento a bajas temperaturas también ha sido reportado para *C. annuum* en plantas cultivadas en temperaturas nocturnas promedios entre 14 y 17 °C en relación a las cultivadas a temperaturas nocturnas promedios entre

21 a 25 °C (Nilwik, 1981; Bhatt y Srivinasu, 1993; Mercado *et al.*, 1997). Así mismo se ha planteado que bajas temperaturas influyen en una disminución de la dominancia apical manifestada en un incremento en el número de yemas y brotes laterales (Mercado *et al.*, 1997). Ha quedado demostrado por estos trabajos el efecto adverso de bajas temperaturas sobre el crecimiento de *C. annuum* y esta tendencia es similar en algunos cultivares de *C. chinense*. Queda por dilucidar que sucede en cultivares de *C. chinense* que se han cultivado por años y quizás por generaciones en zonas por arriba de los 1500 m. Recientemente se ha insistido en la carencia de información que relaciona el rendimiento con el crecimiento en plantas de tomate cultivadas a bajas temperaturas lo que limita la comprensión de los procesos que influyen en los cambios en el rendimiento (Van Der Ploeg y Heuvelink, 2005)

A diferencia del cultivar AAS (color anaranjado) (Jaimez, 2000b) donde las tasas de TCR son más altas para las hojas, en el cultivar Pepón las TCR del tallo son las más altas para las tres localidades, al menos para los primeros 76 ddt, lo que muestra un sumidero muy competitivo con los otros órganos (hojas y raíces) y probablemente una reserva de carbohidratos para el crecimiento de frutos que se convierten posteriormente en el mayor órgano competitivo por fotoasimilados. Sin embargo, con temperaturas promedio de 20 °C posterior a los 76 ddt, el patrón de las TCR difiere y esto es fundamentalmente debido a la gran cantidad de flores y frutos muy pequeños que abortaron, lo cual ya no constituyen un sumidero de competencia, por lo que una mayor cantidad de asimilados se usa para el crecimiento foliar que se mantiene hasta los 193 ddt. Este patrón que se manifiesta sólo en Tabay, demuestra que el efecto adverso de bajas temperaturas como lo es la caída prematura de frutos pequeños influyen en el cambio del patrón de distribución de asimilados entre los órganos y como las hojas, en este caso, pasan a ser el sumidero o la parte de la planta hacia la cual se dirige la mayor cantidad de fotosintetatos. Ya con promedios de temperatura por encima de 26 °C el patrón de distribución de asimilados se mantiene y dependiendo de la temperatura, la mayor distribución de asimilados a los frutos ocurre en diferentes tiempos. Así que a mayores temperaturas promedio las mayores TCR se darán en menores lapsos de tiempo (El Vigía 76-89 ddt) y a promedios bajos podemos encontrar lapsos de tiempo más largos donde se conservan similares TCR (San Juan de Lagunillas 76-147 ddt).

No se consiguieron diferencias en el patrón de distribución de asimilados en tres variedades de *C. chinense* sometidas a diferentes disponibilidades de agua en el suelo (Jaimez, 2000b) y pareciera al compararlo con los resultados de los ensayos de este trabajo, pareciera que la temperatura si influye en el patrón de asimilados y básicamente es modificado sustancialmente al ocurrir la caída de frutos con promedios de temperatura de 20 °C (temperaturas nocturnas de 14 °C). Es decir, el hecho de no existir una competencia por carbohidratos disponibles donde los frutos son un sumidero de gran competencia en el género *Capsicum* (Aloni *et al.*, 1991b), la distribución de asimilados cambia y en este caso las hojas pasan a ser el sumidero de mayor importancia. Este cambio de distribución de asimilados tiene que ver con la jerarquía en los órganos sumideros (Wardlaw, 1990, Minchin y Thorpe, 1996) en el que las semillas y las partes de los frutos dominan o compiten más fuertemente por asimilados que las partes vegetativas y entre estas últimas la jeraquía es hojas>raíces>tallos, aunque órganos subterráneos dominan el transporte de fotoasimilados con la misma fuerza que los frutos. Probablemente a este cambio de mayor distribución de asimilados hacia las hojas a bajas temperaturas está asociado una mayor concentración de carbohidratos no estructurales y proteínas solubles reportado para *C. annuum* (Mercado *et al.*, 1997) debido a una menor demanda por frutos en crecimiento. El caso contrario sucede en plantas cultivadas a mayor temperatura (23-28 °C) donde las mayores demandas determinadas por una mayor cantidad de frutos presentes influyen en una menor cantidad de proteínas y carbohidratos no solubles en las hojas. Resultados similares han sido reportados por Pollock *et al.* (1983) en *Lolium temulentum* y para *Spinacia Oleacea* (Martindale y Leegood, 1997). En otros cultivos, también cultivados a bajas temperaturas han sido reportados además de la mayor acumulación de fotoasimilados debido a un menor crecimiento, su efecto sobre disminuciones en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y bajas demandas de fotosintetatos (Wardlaw, 1990).

### **3.5.3 Floración.y producción de frutos.**

Las condiciones climáticas estudiadas influyeron en la dinámica de floración que ocurrieron en cada localidad estudiada. En este caso una menor temperatura promedio alargó el período entre los máximos de producción de flores. Esto tiene que ver con menores tasas de crecimiento que se dieron para Tabay asociadas a las menores tasas promedios de A. Por otra parte, el período de máxima producción de flores también se

alarga, lo que puede implicar una mayor cantidad de asimilados dirigidos hacia la formación de flores. Aunque no fue medido, es posible, que los procesos de fecundación y formación de frutos en los lugares de mayor temperatura (San Juan de Lagunillas y El Vigía) se den en tiempos más cortos que en Tabay. Tanto en San de Lagunillas como en El Vigía los máximos de floración ocurrieron en períodos de una semana. Bogas (1997) plantea como hipótesis que "las variaciones ambientales a lo largo de un espacio resulta en diferenciaciones de patrones de distribución entre las poblaciones", y así mismo sostiene que los gradientes ambientales pueden implicar diferencias en el tiempo para la reproducción y por lo tanto puede involucrar diferenciaciones en los patrones de distribución de recursos. En el caso de nuestro estudio, esto puede implicar mayores recursos para la producción de semillas o distribuir recursos para compuestos que le permitan tolerar el estrés ambiental que en el caso que nos compete es térmico y puede estar influyendo en la variación de otros como la humedad relativa del aire.

Pareciera que la dinámica que se establece en cuanto a floración, producción y maduración de frutos está regulada por una parte, por las condiciones climáticas prevalecientes como ha sido reportado para otros cultivos tales como tomate (Adams *et al.*, 2001; Hurd y Graves, 1985), pepino (Marcelis y Baan Hofman-Eijer, 1993) entre otros y por otra parte, por las características del cultivar. Por ejemplo, en San Juan de Lagunillas Jaimez *et al.*, (2000) encontraron que el periodo entre máximos de floración era de 9 a 10 semanas (Figura 1, capítulo 1) con el cultivar ANMB1, mientras que en el cultivar Pepón los máximos de floración ocurren cada 5 semanas aproximadamente. Por otra parte, la dinámica de este último cultivar en cuanto a los momentos en que se dan los máximos de floración también es diferente.

Los cambios de temperaturas estudiados no influyeron en el número de flores, pero si en la producción de frutos, donde se encontraron disminuciones muy drásticas a temperaturas promedios de 20 °C debido a la gran cantidad de frutos y flores que fueron abortados (85 %). Se ha mostrado en los resultados que altas temperaturas (34-36 °C) no influyeron notablemente en la caída de flores ni de frutos pequeños. Como ha sido reportado para *C. annuum*, altas temperaturas influyen en una mayor abscisión de flores y está relacionado en gran parte a cambios bioquímicos que a efectos que influyan

sobre los eventos de polinización y fertilización del óvulo (Usman *et al.*, 1999). Por otra parte, las diferencias entre cultivares en cuanto al porcentaje de abscisión está relacionado con las concentraciones de etileno producido entre los cultivares (Aloni *et al.* 1994). Pudieramos plantear, de acuerdo con Wien (1997), que los cultivares de *C. chinense* deberían estar más adaptados a climas de mayor temperatura que los de *C. annuum* debido al lugar donde se originaron. Sin embargo, también es posible que los procesos de domesticación, producto del traslado de cultivares a regiones con diferentes características climáticas hayan cambiado algunos patrones de distribución de asimilados y patrones de dinámica de floración y producción de frutos.

Varios planteamientos pueden explicar el alto porcentaje de abortos florales y frutos pequeños en la región de Tabay. En primer lugar, es posible que el cultivar Pepón, cuyo origen presumible es zonas por debajo de 500 m del oriente del país, no esté adaptado a baja temperatura, lo que hace presuponer que definitivamente los cultivares de *C. chinense* deben tener ciertos nichos de óptimos de adaptación que se han conformado a través de años de domesticación. Es decir que el movimiento de cultivares ha sido un proceso que ha implicado la adaptación paulatina a los ambientes y que las plantas han desarrollado en el tiempo mecanismos de adaptación. Mercado *et al.* (1997) encontraron que plantas de *C. annuum* cultivadas en el rango de temperaturas nocturnas de 10 – 15 °C mostraron una mayor tolerancia a temperaturas nocturnas de 4 °C (a través de daños visibles) que aquellas que se cultivaron a temperaturas nocturnas de 20 °C. Esto evidencia que *C. annuum* tiene cierta aclimatación a bajas temperaturas aunque los autores no mostraron datos de crecimiento ni producción. En el caso de *C. chinense*, el crecimiento y desarrollo a las bajas temperaturas evaluadas fue más lento, pero al final mostraron acumulación de biomasa muy similares a las plantas de San Juan de Lagunillas. Otros datos que permiten explicar los abortos es que a bajas temperaturas se producen frutos paternocárpicos debido a los efectos negativos sobre la polinización y fertilización del óvulo. Estos frutos se desprenden fácilmente en sus etapas iniciales de crecimiento (Rylski, 1973; Rylski y Spigelman, 1986), igual comportamiento de paternocarpia fue encontrado en frutos de tomate cultivadas a altas (26 °C) como a bajas (14 °C) (Adams *et al.*, 2001). Una observación apreciada en campo es una mayor cantidad de flores por nudo (3), mientras que usualmente, tanto en las condiciones de San Juan como de El Vigía, se observaron dos flores por nudo, característica de la especie *chinense*. Cabría preguntarse si esto implica una estrategia de adaptación como



ha sido reportado en algunas especies donde existe una tendencia a distribuir una mayor cantidad de asimilados hacia la reproducción, pero que exceden la posibilidad de la planta de lograr la fecundación y madurez de los frutos debido a las limitaciones ambientales, en este caso temperatura. Esta estrategia puede representar una pérdida fisiológica de corto tiempo, pero puede ser una ganancia evolutiva a largo plazo (Bazzaz, 1997).

En las plantas cultivadas en San de Lagunillas, pese a haberse obtenido las mayores tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$ , la menor distribución de carbohidratos hacia las hojas a partir de los 76 ddt y la caída de las mismas entre los 89 a 147 ddt, implicaron una disminución en el área asimilatoria foliar y en el total de asimilados producidos, lo que influyó en un 40 % de reducción en la producción de frutos con respecto a las plantas de El Vigía. Los rendimientos obtenidos del cultivar Pepón en San Juan de Lagunillas (15 t/ha) son menores a las del cultivar ANB1 (20-21 t/h) que ha sido cultivado por varios años en esta región (Jaimez *et al.*, 2000). Probablemente sería necesario varios años para lograr la adaptación de este cultivar a la región de San Juan de Lagunillas.

En conclusión, para la especie *C. chinense* se encuentra un efecto de disminución tanto en las tasas promedio como en las tasas máximas y totales de A en la medida que disminuye o aumenta la temperatura promedio del intervalo entre 26 a 28 °C. Esto se refleja para temperaturas bajas en menores tasas de crecimiento en los primeros cinco meses desde el momento del trasplante. Sin embargo el número de flores producidas no disminuye por efectos de la temperatura sino que los efectos se ven asociados a algún proceso de movilización de sustancias que promueven la abscisión de frutos pequeños que trae como consecuencia la disminución del 85 % de la producción de frutos. Esta caída de frutos pequeños envuelve cambios en la distribución de asimilados y las hojas pasan a ser el sumidero de mayor importancia a partir de los 76 ddt en plantas que crecen a bajas temperaturas nocturnas.

El cultivar estudiado mostró su poca capacidad durante su ciclo de vida de aclimatación a bajas temperaturas lo que parcialmente demuestra que en esta especie la probable adaptación de los diferentes cultivares a diferentes regiones es un proceso lento. Queda por dilucidar si el mismo comportamiento ocurre en otros cultivares que se cultivan en otros pisos altitudinales. Es indudable por los datos de crecimiento y rendimiento que el

mejor lugar agroecológico para la variedad estudiada es la región de El Vigía y probablemente ocurre de esta manera debido a que el sitio supuesto de origen del traslado de esta variedad a los estados andinos es una zona con características similares a la de esta región (Estado Monagas, cerca de la ciudad de Maturín).

Los incrementos de las tasas de respiración con incrementos en los promedios de temperaturas coincide con datos de otros cultivos en anteriores ensayos. Esta mayor respiración puede implicar un mayor uso de fotoasimilados en procesos de respiración de mantenimiento. No obstante en estos sitios de altas temperatura el crecimiento de frutos también constituye un sumidero con una gran “fuerza” de competencia por asimilados.

## CAPITULO 4

### *Discusión General*

La respuesta de las plantas ante cualquier tipo de estrés ambiental, incluye varios cambios metabólicos y el mecanismo central que integra estos procesos es el balance de carbono (Nilsen y Orcutt, 1996). La heterogeneidad ambiental, en las condiciones de luz en un ambiente de sombra parcial caracterizado por rayos de luz de diferentes intensidad y durabilidad, o el traslado del cultivo a varios agroecosistemas, implica necesariamente respuestas de aclimatación de un cultivo que a su vez también son reflejados en un costo/beneficio y este puede ser evaluado bajo la lupa de consideraciones que van desde estrategias evolutivas hasta eminentemente productivas. Comprender la conexión entre los cambios de los procesos metabólicos y la productividad bajo una heterogeneidad ambiental natural nos daría una idea más clara de características particulares que deberían ser evaluadas en programas de mejoramiento de cultivos.

Bajo la premisa de estas consideraciones, una vía probable es someter a evaluación esquemas de respuestas metabólicas que suceden ante cambios en las condiciones microclimáticas. Se parte de la condición que el cultivo no está bajo la presión de limitación de tipo nutricional y biótico (plagas o enfermedades) y la variabilidad ambiental es el principal factor estresante para la planta. Esto nos lleva a plantear en función de los resultados de este trabajo dos esquemas. Uno de ellos plantea las estrategias de aclimatación a condiciones cambiantes de luz y el otro a temperatura. Finalmente se llega a plantear una expresión matemática que permite visualizar óptimos de actividad fotosintética en un ambiente cambiante de estas dos variables.

#### **4.1 Aclimatación a la luz:**

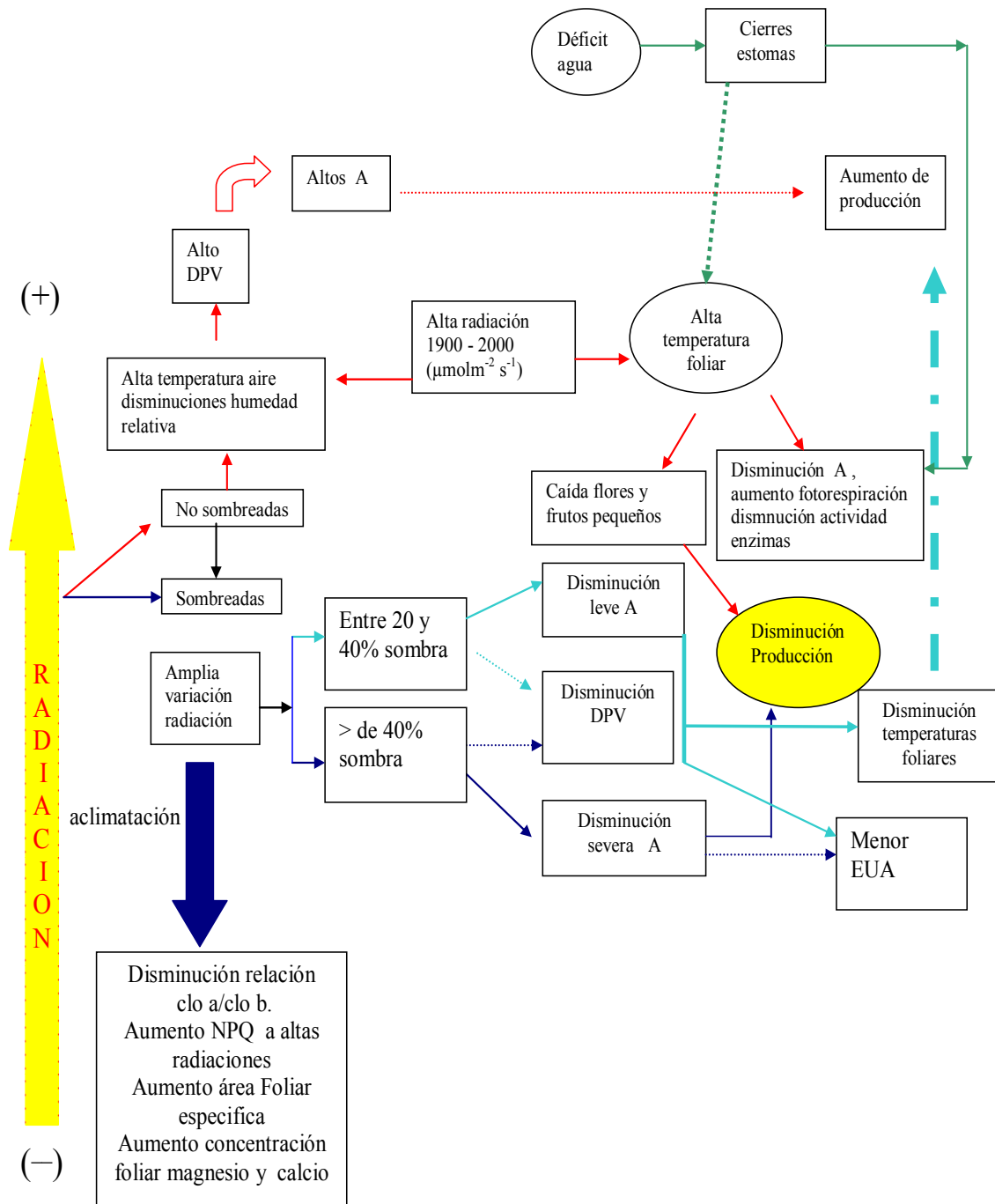
Los experimentos realizados para evaluar condiciones de luz en las cuales se pudiera cultivar *C. chinense* en un ambiente con altas temperaturas diurnas (33-35 °C) permitieron conocer mecanismos metabólicos de aclimatación y su relación con cambios en patrones de producción. Indudablemente los estudios en condiciones naturales pueden envolver otras variaciones ambientales que puedan influir y traer

algunos errores de interpretación. Sin embargo, aunque existe una gran cantidad de evaluaciones a diferentes condiciones de luz que han dado explicaciones detalladas de cambios a niveles moleculares, fisiológicos y anatómicos, muchos de estos estudios no han reflejado un verdadero comportamiento de la radiación en condiciones naturales, como por ejemplo los patrones de radiación a lo largo del día (mañana, mediodía y noche), cambios de incidencia de la luz y variabilidad natural debida a intercepción de nubes. Unos pocos de estos trabajos que han evaluado la variabilidad ambiental natural han puesto en evidencia que la aclimatación envuelve respuestas complejas y que distan de una única adaptación a una radiación máxima incidente o a una luz total (integrada) durante el periodo de luz. Está planteado en una manera tajante que la aclimatación refleja aspectos dinámicos del ambiente (Walters, 2005). Por esta razón ha tomado importancia desarrollar investigaciones de aclimatación que evalúen a nivel de campo e integralmente tanto aspectos fisiológicos, productivos y de adaptación (defensas a insectos y plagas). Esto da un conocimiento más preciso de los efectos de la variabilidad ambiental sobre los posibles mecanismos de aclimatación que pueda presentar un determinado cultivo e incluso las variaciones entre los diferentes cultivares. Indudablemente, la intercepción de DFF incidente por hojas y ramas en el experimento realizado y sus efectos en plantas de *C. chinense* son un resultado tanto de la variabilidad espacial de los DFF incidente como de la calidad espectral de la misma, aspectos que en muchos experimentos no es evaluado debido a la uniformidad de la sombra que es utilizada. La figura 1 es un esquema que enlaza los diferentes procesos fisiológicos que influyen sobre aspectos productivos que suceden en plantas de *C. chinense* bajo diferentes condiciones de luz. *C. chinense* responde rápidamente a diferentes condiciones de sombra (flechas azules) y las principales variables indicativas de aclimatación son la disminución de los niveles de  $chl\ a/b$  (Walters, 2005) e incrementos en el coeficiente de extinción no fotoquímico en relación a plantas a plena exposición a intensidades de luz por encima de los  $1500\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  (Rosenqvist, 2001). Una reacción probablemente no referenciada, es el aumento en las concentraciones foliares de Ca que indican cambios en patrones de movilización debido variaciones en las tasas de transpiración y crecimiento de frutos.

Bajo las condiciones de estudio, cualquier tipo de sombra dada por otra planta, bien sea como la evaluada de plantas de *P. edulis* u otro tipo de árboles, implicará un ambiente donde los DPV serán más bajos que en condiciones de plena exposición solar y por

supuesto será menos estresante, especialmente en los momentos de máxima radiación. Dependiendo de la reducción de luz se pueden obtener dos resultados contrastantes sobre la producción. Así tenemos que reducciones de DFF por encima de 40 % se reflejará en reducciones de las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> cercanos a un 30 % debido a una insuficiencia de quantum de luz que no permiten mantener altas tasas de transferencia de electrones y generación de NADPH acoplados al proceso de reducción de CO<sub>2</sub> que se da en el ciclo de Calvin. Esto conlleva a disminuciones significativas de la producción de frutos cercanos a un 26 %. Reducciones de la radiación menores al 40 %, aunque implican menores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, no son tan limitantes en el proceso fotosintético y la producción de frutos se mantiene en cantidades similares a las obtenidas en plantas a plena exposición solar. Un aspecto importante a señalar es la dinámica de ángulos de rayos de luz que entran a través de la trama de ramas y hojas de parchita, lo cual crea un ambiente muy dinámico a nivel espacial para una misma planta. Incluso intensidades de luz como las que llegan en plantas no sombreadas pueden ser registradas en períodos de tiempo muy cortos.

En plantas de *C. chinense* cultivadas en plena exposición solar, se obtienen las mayores tasas de fotosíntesis en términos totales y promedios diarios, sin embargo el proceso de transpiración no es tan eficiente como para disminuir temperatura foliares a valores óptimos para la fotosíntesis en momentos de altos DFF. En consecuencia, las temperaturas foliares alcanzan valores tan altos que pueden influir en algunos negativamente en algunos procesos enzimáticos o en aumentos de la fotorespiración que se dan en el aparato fotosintético y conllevar a disminuciones en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, las cuales son momentáneas y duran mientras se mantengan altos DFF. Por otra parte, existen evidencias para *C. annuum*, que altas temperaturas foliares inducen caída de flores y frutos pequeños (Aloni *et al.*, 1994) y por lo tanto disminuciones en la producción de frutos. *C. chinense* también presenta un comportamiento similar, pero la caída de flores no es tan alta como para producir caídas significativas de la producción de frutos. Al parecer el cuello de botella en esta especie en lo que respecta a condiciones de luz cambiante y sus efectos en la etapa productiva, está en los pasos siguientes a la máxima apertura de flores, esto es: fecundación, formación y crecimiento de frutos. Los resultados avalan que la condición de luz no afecta ni la dinámica, ni la cantidad de flores producidas. Sin embargo un mayor tamaño de frutos es encontrado bajo condiciones de sombra



**Figura 1:** Esquema de los efectos de diferentes condiciones de luz sobre algunos componentes del microclima y sus efectos a nivel morfológico y fisiológico en *C. Chinense*

Un aspecto que debe tenerse en cuenta en la selección del tipo de sombra, es la posible interacción hospedera que puedan tener los cultivos para determinados hongos. En el caso de nuestro estudio se reportó por primera vez para el país el ataque del hongo *Haematonectria haematococca* en plantas de ají dulce (Cedeño *et al.*, 2003). Este hongo también produce iguales síntomas en plantas de *P.edulis*. Por lo que a pesar de surgir de este trabajo la recomendación de sombra parcial para el cultivo de ají dulce en la región de nuestro estudio, se debe tener presente el tipo de asociación de manera de no potenciar la incidencia de un hongo en la región.

Queda aún por dilucidar los efectos de sombras sobre el proceso fotosintético en regiones con menores temperaturas promedios y evaluar similares experiencias en otros cultivares, especialmente de importancia comercial. Es claro que para los productores el uso de sombra parcial para el cultivo de ají puede ser una alternativa de manejo e incluso se convierte en una posibilidad en sistemas agroforestales o combinados de cultivos que comienzan a establecerse (Jaimez y Rada, 2006). Por ejemplo en la zona donde se realizó el estudio una sombra parcial de plantas de plátano en sus primeras etapas de crecimiento pudiera ser una alternativa para plantas de *C. chinense*. El punto importante para los productores es que en el sistema de combinación usado se pueda obtener un retorno financiero mayor que el obtenido con un solo cultivo.

En conclusión, la sombra parcial en ambientes con promedios de temperaturas superiores a los 28 °C para plantas de *C. chinense* crea un ambiente caracterizado por menores DPV y constantes cambios de intensidad de luz incidente. Bajo estas condiciones *C. chinense* presenta algunos mecanismos de aclimatación tanto a nivel morfológico (mayor IAF) y fisiológico (disminución  $chl\ a/b$ , mayores NPQ en altas radiaciones y mayores contenidos de Ca) En términos totales diarios la A disminuye, no obstante los rendimientos en producción de frutos son similares que en plantas cultivadas a plena exposición solar. Al parecer las mayores temperaturas que la planta alcanza sin sombra influye en la caída de flores y por consiguiente reflejado en disminuciones en la producción de frutos.

#### **4.2 Respuesta a gradiente altitudinal (énfasis en temperatura).**

Como se ha reportado *C. chinense* tiene una amplia distribución en la zona caribeña ocupando varios pisos altitudinales, lo cual sugiere procesos de aclimatación que pudieron haber tomado décadas. La figura 2 muestra un esquema de las tendencias en producción de frutos y tasas de asimilación en el gradiente de temperatura evaluado para el cultivar pepón. Tenemos entonces una temperatura promedio óptima diurna/nocturna de 28/19 °C para las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>. Por arriba o debajo de este óptimo, los máximos como también los promedios y totales de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> disminuyeron en la medida que la temperatura promedio fue disminuyendo o aumentando. Coincidiendo con trabajos anteriores en otros cultivos, los incrementos de temperaturas en el intervalo evaluado aumentan las tasas respiratorias nocturnas foliares lo que demuestra probables aumentos en la velocidad de procesos enzimáticos en el aparato respiratorio en función de la temperatura. Una evidencia de la no aclimatación a cambios de temperatura queda fundamentada en las curvas de asimilación de CO<sub>2</sub>-temperatura, obtenidas en condiciones de laboratorio donde las máximas A fueron obtenidas a temperaturas similares en plantas de diferentes regiones. Adicionalmente queda demostrado que temperaturas foliares que sobrepasen los 36 °C influyen negativamente sobre la asimilación de CO<sub>2</sub>. De acuerdo a los resultados de los coeficientes de extinción fotoquímico ( $q_p$ ) y no fotoquímico (NPQ), pareciera que el efecto de la alta temperatura debe ser a través de un daño a proteínas o enzimas asociadas al ciclo de Calvin o a un aumento de la fotorespiración. Pastenes y Horton (1996) encuentran que altas temperaturas producen una disminución en la capacidad para producir ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP), además de afectar negativamente la generación del poder asimilatorio, en este caso NADPH, el cual es requerido para mantener la asimilación de CO<sub>2</sub>.

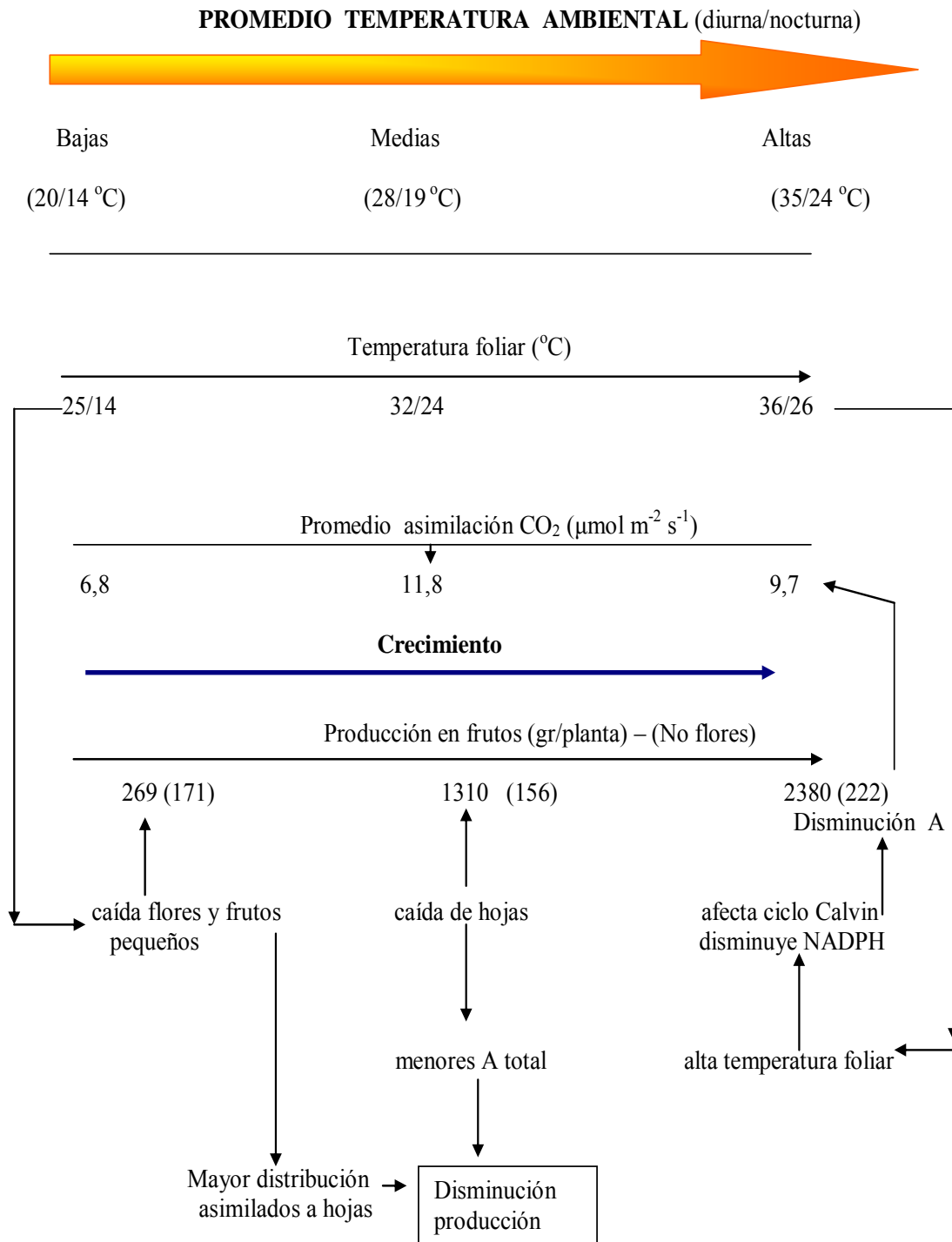
A pesar de encontrarse óptimos de asimilación de CO<sub>2</sub> a temperaturas promedios de 28/19 °C, el crecimiento total de las plantas aumentaron en la medida que aumentó el promedio de temperatura, es decir plantas de mayor tamaño son encontradas a temperaturas promedios diurnas/nocturnas de 35/24 °C. Con respecto a los efectos en la dinámica de producción, sólo los promedios de temperaturas bajas (25/14 °C) influyeron para que tanto el momento de comienzo de la floración como de la producción fueran retardados aproximadamente cuatro semanas con respecto a promedios de temperaturas de 26 y 30 °C. Aspecto resaltante es el resultado similar en



cuanto al número de flores en las tres condiciones estudiadas, que no se refleja en la producción de frutos. Al parecer las bajas temperaturas nocturnas han influido en la alta caída de flores o frutos pequeños, ocasionando, posteriormente un 85 % de disminución en la producción. Es preciso recalcar que las variaciones de temperatura o de luz no influyeron significativamente en la producción de flores y que dependiendo posteriormente de las condiciones microclimáticas de bajas temperaturas ocurrieron los abortos de flores y de frutos pequeños. Quedaría por precisar la etapa floral o de crecimiento del fruto de mayor susceptibilidad en el cual ocurren una gran cantidad de abortos. En el caso de *C. annuum* se han determinado diferentes momentos de mayor susceptibilidad al aborto floral dependiendo del tipo de variable microclimática que esta produciendo el estrés (Marcelis *et al.*, 2004; Wien *et al.*, 1989; Aloni *et al.*, 1991b).

Indudablemente que comparando los datos de producción, aquellas regiones con características climáticas similares a las de El Vigía deberían ser en términos agroecológicos las apropiadas para el cultivar pepón. Surge la necesidad de evaluar cultivares en diferentes regiones ya que tanto la dinámica de floración como de producción de frutos cambia entre cultivares y entre regiones. Razón por la cual es importante la caracterización de los cultivares. Parece extraño pero Venezuela carece para muchos cultivares de ají dulce de estos trabajos que pudiéramos catalogar como básicos.

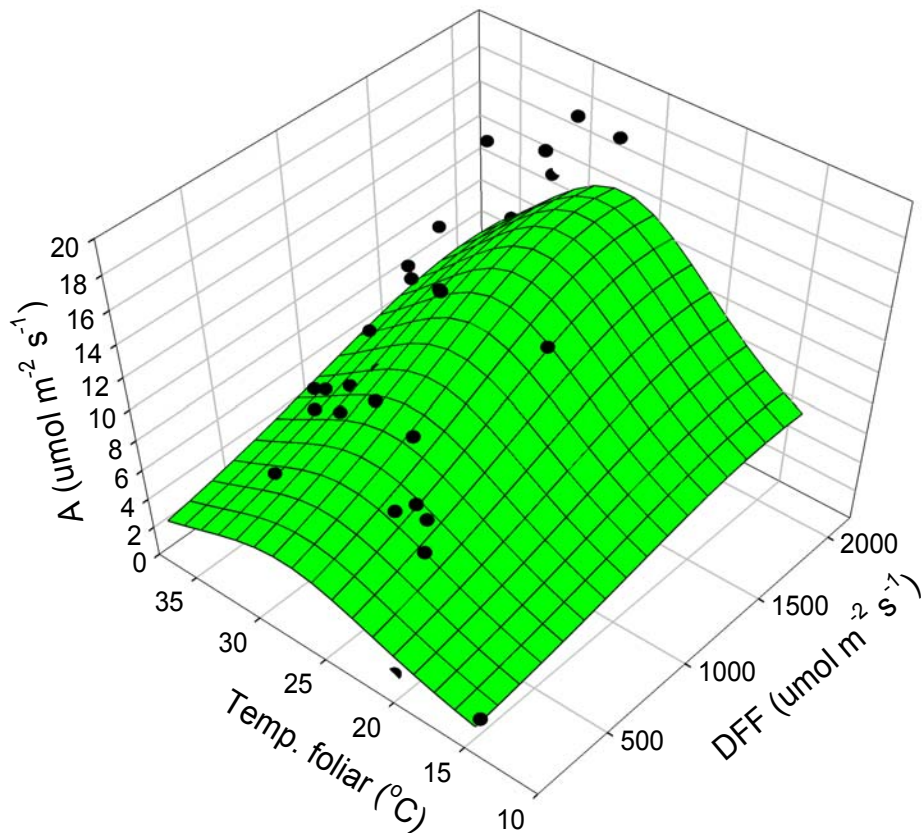
Un aspecto resultante de la caída de flores y frutos debido a bajas temperaturas nocturnas es el cambio de distribución de asimilados que ocurre al no existir un sumidero altamente competitivo como lo son los frutos. En este caso, las hojas pasan a ser el órgano de mayor crecimiento y esto apoya la teoría de la jerarquización en la distribución de asimilados en las plantas. Este cambio en la repartición de asimilados pudiera ser tema de estudio y evaluarlo para ser aplicado en momentos en que las plantas de ají ya tienen al menos mas de tres ciclos de producción. Para esta edad se ha apreciado caída de hojas y producción de frutos de menor tamaño, lo que ha conllevado a tener propuestas de diferentes intensidades de poda (Jaimez, 2000). Sería interesante conocer los efectos de eliminación de flores en plantas con más de 210 dds y como el cambio en la distribución de asimilados que ocurriría inmediatamente, pueda incrementar la producción en las etapas sucesivas.



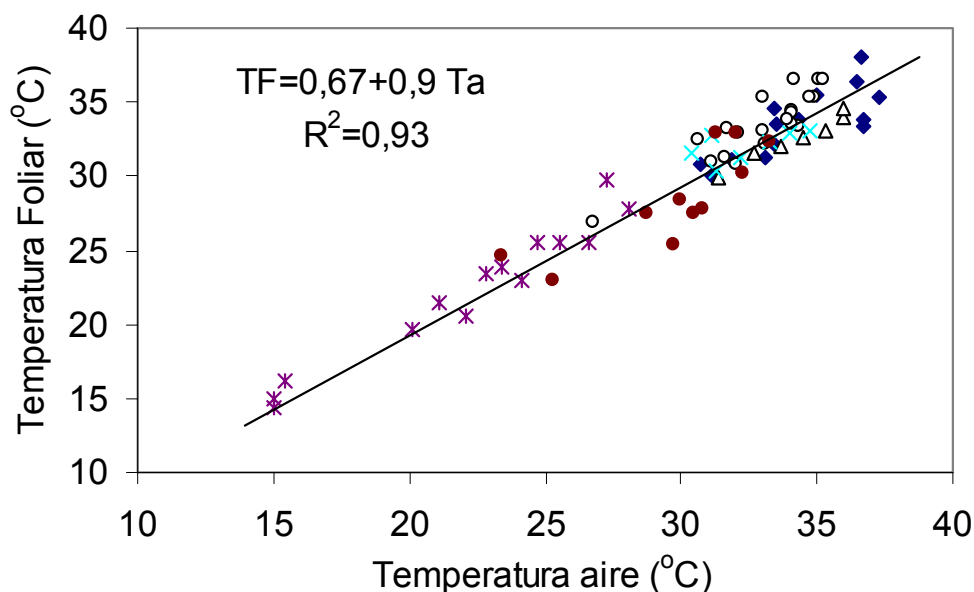
**Figura 2** Esquema del efecto del promedio temperatura ambiental sobre la temperatura foliar, asimilación de CO<sub>2</sub> y producción de frutos en *C. chinense*. Se plantean los procesos que explican las relaciones entre producción y fotosíntesis en el rango de temperatura promedio entre 20 y 30 °C.

La figura 3 es una aproximación de una expresión matemática (Ecuación Laurenziana  $f = a / ((1 + ((x - x_0)/b)^2) * (1 + ((y - y_0)/c)^2))$ ) que incluye los efectos de la temperatura foliar y DFF sobre la actividad fotosintética. Esta figura ha sido obtenida de los resultados obtenidos en todos los experimentos que fueron realizados y permite observar cual sería la condición en estas dos variables que produce las máximas tasas de asimilación. En esta expresión  $x_0$  y  $b_0$  son valores máximos de DFF y temperatura foliar respectivamente, “a” representa la máxima tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, y b y c son valores de constantes para DFF y temperatura foliar. Por otra parte, una expresión matemática lineal que exprese la relación entre temperatura del aire y foliar pudiera usarse para así para poder estimar la temperatura foliar. En el caso de *C. chinense* la figura 4 expresa esta relación.

El siguiente objetivo sería la inclusión de estas expresiones matemáticas en un modelo que luego permita realizar la distribución de asimilados en función de las TCR y distribución de asimilados obtenidos en el capítulo 3 y así estimar rendimientos. Siguiendo este proceso, se han elaborado modelos matemáticos para tomate, basado en tasas de crecimiento asumiendo condiciones no limitantes de producción de asimilados (Heuvelink, 1996). En el caso que estamos evaluando con *C. chinense* se parte de la premisa que es importante una base datos de temperatura del aire y DFF de un lugar o región determinada como datos de entrada a un modelo que permitiría estimar tasas de asimilación y posteriormente producción de frutos para diferentes regiones.



**Figura 3.** Respuesta de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> de *C. chinense* a cambios de temperatura foliar y DFF. Puntos indican promedios de varias horas diurnas en tres localidades ubicadas a diferente altitud (140, 1100 y 1855 m) y varias condiciones de luz (plena exposición, 40 y 60 % de sombra y bajo sombra de *P.edulis*) en condiciones de campo.  $f = a / ((1 + ((x - x_0) / b)^2) * (1 + ((y - y_0) / c)^2))$ .  $x_0 = 1954.12$ ,  $y_0 = 27.6$ ,  $a = 13.70$ ,  $b = 1559.32$ ,  $c = 10.66$ .  $R^2 = 0.58$



**Figura 4.** Relación temperatura foliar y temperatura del aire en *C. chinense* cultivada a varias condiciones de luz y altitudes: Tabay 1855 m (\*), San Juan de Lagunillas 1100 m (●) y El Vigía 140 m (○,△, ●)

#### 4.3 Perspectivas para la producción de ají dulce en Venezuela

Como en muchos cultivos que se siembran en países tropicales, el ají dulce no escapa de ser un rubro del cual tenemos aún poca información. Las tendencias para el futuro inmediato son las de garantizar bancos de germoplasmas a escala regional ya que aunque el principal uso del ají ha sido culinario, recientemente su empleo se ha extendido para fines industriales y farmacéuticos (Bosland y Votava, 2000). Realmente no tenemos un conocimiento preciso de lo que tenemos en especies silvestres de este género y menos aún las prácticas de manejo más adecuadas de muchas de ellas. Por lo que para los países tropicales es probablemente importante continuar con investigaciones en especies que conforman el género *Capsicum* a fin de conocer sus posibilidades de aplicación. Esto indudablemente mejoraría las oportunidades de los países para dar valor agregado al cultivo y explotar nuevos mercados. Quizás no se tiene idea de la información que estamos perdiendo y de las potencialidades de los cultivares que se tienen dispersos en la geografía nacional. En este sentido surge la necesidad como estrategia de mantener los cultivares nacionales, agrupar de alguna manera los cultivares existentes por regiones e

incluso ir un poco más allá, al dirigir esfuerzos hacia la colección de cultivares o poblaciones silvestres. Estos últimos servirían de apoyo como fuentes genéticas para ser incorporadas en especies comerciales. Se conoce, por ejemplo que en ensayos con especies silvestres de *C. annuum* se encontraron cultivares resistentes al PHV (gemini virus) (Hernández-Verdugo *et al.*, 2001a) y una gran variabilidad en los patrones de germinación que pueden estar asociados con la amplitud geográfica que *C. annuum* ocupa actualmente (Hernández-Verdugo *et al.*, 2001b).

Algunas estrategias de manejo se evidencian en el capítulo 2 indicando que es posible el cultivo de *C. chinense* en sombra parcial con producciones similares a las que se obtienen en plantas cultivadas a plena exposición solar. *C. chinense* presenta mecanismos de aclimatación a la sombra como son el aumento del área foliar específica, disminución de la relación  $clo\ a/clo\ b$ , incrementos en el mecanismo de disipación de energía y un mayor tamaño de frutos. En ambientes tropicales en el que los momentos de sequía comienzan a limitar la producción, esta estrategia de siembra bajo una sombra parcial no mayor al 40 % donde se crea un ambiente menos estresante caracterizado por menores DPV las plantas presentarán una mayor eficiencia en el uso de agua.

Se muestra en los resultados de este trabajo que los cultivares tienen respuestas que difieren en términos de adaptación a cambios en las condiciones microclimáticas para el crecimiento y producción. Esto queda parcialmente comprobado cuando se comparan la dinámica de crecimiento (Jaimez, 2000), floración y producción de frutos (Jaimez *et al.*, 2000) entre cultivares que se cultivan en regiones situadas por arriba de 1000 m en el estado Mérida con el comportamiento que mostró el cultivar pepón para la región de San Juan de Lagunillas. Es entonces necesario en primer lugar para el país, realizar una evaluación de la dinámica de producción de los cultivares con mayor potencial productivo en varias regiones (Montaño, 2000a). Esto nos llevaría a tener una mayor comprensión de adaptaciones de las especies no sólo a cambios ambientales sino también a conocer sus potencialidades frente a otros tipos de limitaciones (estreses) abióticas y bióticas, propios de cada región. En el capítulo 3, se ha demostrado los cambios que tanto a nivel de intercambio de gases, como de fenología y distribución de asimilados pueden ocurrir en cultivares de ají en diferentes condiciones ambientales por lo que es recomendable estudios de adaptación antes de realizar movimiento de

cultivares entre regiones. Es indudable que el sabor ligeramente picante que mantienen varios cultivares además de otras características que agregan cierto sabor especial deberían ser conservadas, aspecto que ha perdido valor en las evaluaciones de cultivares de *C. chinense*.

Finalmente queda como propuesta seguir adelantando trabajos que integren información de mecanismos fisiológicos y como influyen en la fase productiva de los cultivos. Mas aún, es un reto cuando estas investigaciones se realizan en ambientes que implican una matriz cambiante de las condiciones microclimáticas en condiciones de campo.

## 5 REFERENCIAS:

Acevedo D. 1994. Metodologías para la determinación de nitrógeno en materiales ecológicos. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela 25 p.

Adams S. R., Cockshull K.E., Cave C.R.J. 2001. Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany* 88: 869-877.

Adams W.W., Demming-Adams B., Logan B., Barker D., Osmond C. 1999. Rapid changes in xanthophylls cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open Eucalyptus forest. *Plant cell and Environment* 22:125-136.

Ali A. M., Kelly W.C. 1993. Effect of pre-anthesis temperature on the size and shape of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) fruit. *Scientia Horticulturae* 54: 97-105.

Allen L.H., Sinclair T.R., Lemon E.R. 1977. Radiation and microclimate relationships in multiple cropping systems. **In:** Multiple Cropping. Stelly, M. (Ed) ASA Special publication Number 27 Madison, Wisconsin USA.

Aloni B., Jaleh D., Karni L. 1991a. Water relations, photosynthesis and assimilate partitioning in leaves of pepper (*Capsicum annuum*) transplants: Effect of water stress after transplanting. *Journal of Horticultural Science* 66 : 75-80.

Aloni B., Pashkar T., Karni L. 1991b. Partitioning of 14 C sucrose and acid invertase activity in reproductive organs of pepper plants in relation to their abscission under heat stress. *Annals of Botany* 67: 371-377.

Aloni B., Karni I., Zaidman Z., Riov Y., Huberman M., Goren R. 1994. The susceptibility of pepper (*Capsicum annuum*) to heat induced flower abscission: possible involvement of ethylene. *Journal of Horticultural Science* 69: 923-928.

Aloni B., Karni I., Zaidman, Z., Riov Y., Schaffer A. 1996. Changes of carbohydrates in pepper (*Capsicum annuum* L.) flowers in relation to their abscission under different shading regimes. *Annals of Botany* 78:163-168.

Aloni B., Peet M., Pharr M., Karni L. 2001. The effect of high atmospheric CO<sub>2</sub> on carbohydrate changes in bell pepper (*Capsicum annuum*) pollen in relation to its germination. *Physiologia Plantarum* 112: 505-512.

Anderson J M., Chow W.S., Goodchild D.J. 1988. Thylakoid membrane organization in Sun/Shade acclimation. *Australian Journal Plant Physiology* 15:11-26.

Andrews D.J., Kassam A.H. 1977. The importance of multiple cropping in increasing world food supplies. **In:** Multiple Cropping. Stelly M. (Ed) ASA Special publication Number 27 Madison, Wisconsin USA.



- Añez B., Figueredo C. 1996. La poda de plántulas influye en el crecimiento y producción de tres especies de *Capsicum*. *Revista Forestal Venezolana* 40: 77-82.
- Arnon D. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* 24 (1): 1-15.
- Baker N., Rosenqvist E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 403: 1607-1621.
- Bar-Yosef B. 2001. Advances in fertirrigacion. *Advances in Agronomy* 70:1-77.
- Bazzaz F. 1997. Allocation of resources in plants: State of science and critical question **In:** Bazzas F. and Grace J. (Eds). Plant Resource allocation. Academic Press. California USA. 1-4.
- Benavides M. 1995. Caracterización y evaluación agronómica de doce selecciones de ají (*Capsicum chinense* Jacq) en la localidad de Jusepín., estado Monagas. Tesis Ing. Agrónomo. Universidad de Oriente. Maturín, Venezuela 192 p.
- Benton Jones J., Wolf B., Mills H.A. 1991. Plant analysis handbook. Micro – Macro Publishing. USA 213 p.
- Berry J.A., Raison J.K. 1981. Responses of macrophytes to temperature. **In:** Lange O., Nobel P. Osmond C. and Ziegler H. (Eds) Physiological plant ecology I. Responses to physical environment. Encyclopedia of plant physiology 12 A. Springer-Verlag Berling Heidelberg New York 277-338.
- Bhatt R.M., Srivinas Rao N. 1993. Response of bell-pepper (*Capsicum annum* L.) photosynthesis, growth, and flower and fruit setting to night temperature. *Photosynthetica* 28: 127-132.
- Björkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities. **In:** Lange O. Nobel P. Osmond C. y Ziegler H. (Eds) Physiological plant ecology I. Responses to physical environment. Encyclopedia of plant physiology 12 A. Springer-Verlag Berling Heidelberg New York 57-108.
- Björkman O., Demmig B. 1987. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Boggs, C. 1997. Resource allocation in variable environments: Comparing insects and plants. **In:** Bazzas F. and Grace J. (Eds) Plant Resource allocation. Academic Press. California USA. 73-92.
- Bosland P.W., Votava E.J. 2000. Peppers: vegetable and spice capsicums CABI Publishing Oxon, UK 204 p.

Bruggink G.T., Heuvelink, E. 1987. Influence of light on the growth of young tomato, cucumber and sweet pepper plants in the greenhouse: Effects on relative growth rate, Net assimilation rate and leaf area ratio. *Scientia Horticulturae* 31: 161-174.

Castellano E. 1991. Influencia de la diversidad biológica en la producción agrícola en Venezuela. *Revista Unelles de Ciencia y Tecnología*. 9 (1-2): 4-16.

Cedeño L., Carrero C., Palacios-Pru E., Mohalli S., Quintero K. 1996. Muerte regresiva causada por *Lasiodiplodia theobromae* en parchita en Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 8: 7-10.

Cedeño L., Carrero C., Jaimez R. 2003. Pudrición Basal del Ají Dulce por *Haematonectria haematococca* en el estado Mérida, Venezuela. *Interciencia* 10: 590-592.

Cruz J., Avenson T., Kanasawa A., Takisawa K. Edwards G., Kramer D. 2005. Plasticity and light reactions of photosynthesis for energy production and photoprotection. *Journal Experimental Botany* 56: 395-406

Demming B., Björkman O. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O<sub>2</sub> evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171:171-184.

El-Sharkawy M. De Tafur S. Cadavid L. 1992. Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. *Crop Science* 32: 1336-1342.

Erickson A.N., Markhart A.H. 2002. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature. *Plant Cell and Environment* 25:123-130.

Eshbaugh, W. H. 1980. The taxonomy of genus *Capsicum* (Solanaceae). *Baileya* 47: 153-166.

Fuentes C., Hernández D. 1992. Cultivos tradicionales de Venezuela. Fundación Bigott Caracas Venezuela 262 p.

García-Nuñez C. 2003. Aspectos ecofisiológicos del establecimiento de dos especies de árboles siempreverdes de las sabanas estacionales. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Universidad de Los Andes Mérida Venezuela. 180 p.

Graedel T.E. , Crutzen P. 1993. Atmospheric change: An earth system perspective. W.H. Freeman and Company New York, USA 446 p.

Hernández-Verdugo S, Luna Reyes R., Oyama K, 2001a. Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* from México. *Plant Systematics and Evolution* 226:129-142

- Hernández-Verdugo S., Oyama K., Vásquez-Yanez C. 2001b. Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico. *Plant Ecology* 155: 245-257.
- Heuvelink E. 1996. Dry matter partitioning in Tomato: validation of dynamic simulation model. *Annals of Botany* 77: 71-80.
- Horton R., Beese, F. Wierenga P., 1982. Physiological response of Chile Pepper to trickle irrigation. *Agronomy Journal* 74: 551-554.
- Horwitt B. N. 1952. Determination of inorganic serum phosphate by means of stannous chloride. *Journal Biology and Chemistry* 199: 537-541.
- Huberman M., Riov J., Aloni, B., Goren R. 1997. Role of ethylene biosynthesis and auxin content and transport in high temperature-induced abscission of pepper reproductive organs. *Journal of plant growth regulation* 79: 601-605.
- Hurd R.G., Graves C.J. 1984. The influence of different temperature patterns having the same integral on the earliness and yield of tomatoes. *Acta Horticulturae* 148: 547-554
- IBPGR 1983. Genetic resource of *Capsicum*. International Board for plant genetic resource Via delle di Caracalla, Rome 00100 Italy 49 p.
- IBSNAT 1990. Technical report 2. Field and laboratory methods for the collection of the IBSNAT. Minimum data set. Department of Agronomy and Soil Science. Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources. University of Hawaii. 65 p.
- Jaimez R., Figueredo C. 1997 Temperatura y precipitación en San Juan de Lagunillas. *Boletín Divulgativo del Instituto de Investigaciones Agropecuarias*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 22 (1-4) 37-39.
- Jaimez R. E., Rada F., Garcia-Nuñez C. 1999. The effects of irrigation frequency on water and carbon relations in three cultivars of sweet pepper (*Capsicum chinense*, Jacq) in a tropical semiarid region. *Scientia Horticulturae* 81: 301-308
- Jaimez R. E. 1998. Notas sobre la producción de ají dulce en el estado Mérida. *Boletín Divulgativo del Instituto de Investigaciones Agropecuarias*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela 23: 37-38.
- Jaimez R. E. 2000a. Producción de ají en el municipio Alberto Adriani. *Boletín Divulgativo del Instituto de Investigaciones Agropecuarias*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela 25: 11-13.
- Jaimez R. E. 2000b. Crecimiento y distribución de la materia seca en ají dulce bajo condiciones de déficit de agua. *Agronomía Tropical* 50: 189-200.

- Jaimez R E., Vielma. O., Rada F., Garcia-Nuñez C. 2000. Effects of water deficit on the dynamics of flowering and fruit production in *Capsicum chinense* Jacq in a tropical semi-arid region in Venezuela. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185: 113-119.
- Jaimez R.E, Da Silva R., D'Aubeterre A., Allende J., Rada F., Figueiral R. 2005. Variaciones microclimáticas en invernadero: Efecto sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases en pimentón (*Capsicum annuum*). *Agrociencia* 39:41-50.
- Jaimez, R.E. and Rada, F. 2006. Flowering and fruit production dynamics of sweet pepper (*Capsicum chinense* Jacq) under different shade conditions in humid tropical region. *Journal of Sustainable Agriculture* 27 (4): 97-108.
- Johnson G.N., Scholes J.D., Horton P., Young A.G.1993a. Relationships between carotenoid composition and growth habit in British plant species. *Plant Cell and Environment* 16: 681-686.
- Johnson G.N., Young A.G., Scholes J.D., Horton P. 1993b. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell and Environment* 16: 673-679.
- Jones B., Wolf J.B., Mills H.A. 1991. Plant analysis Handbook a practical sampling, preparation, analysis and interpretation guide. Micro and Macro. Publishing, Inc. 213 p.
- Kham, E M., Passam H.C. 1992. Flowering, fruit set and development of the fruit and seed of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivated under conditions of high ambient temperature. *Journal of Horticultural Science* 67: 251-258.
- Kijewski J., Colina J., Steegmayer P., Madero A., Bojanowski, Z. 1981. Estudio de suelos semidetallado. Sector río Mucujepe- río Escalante. Zona Sur del Lago de Maracaibo. Serie Informes técnicos. Ministerio del Ambiente y de Los Recursos Naturales Renovables. División de Información e Investigación del Ambiente. Maracaibo. Estado Zulia Venezuela 373 p.
- Knapp S. 2002. Tobacco to Tomatoes: A phylogenetic perspective on fruit diversity in the solanaceae. *Journal of Experimental Botany* 53: 2001-2022.
- Kobata T., Palta, J., Turner, N.C. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling in spring wheat. *Crop Science* 32: 1238-1242.
- Krall J. P., Edwards G. E. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO<sub>2</sub> fixation in leaves. *Physiology Plant* 86: 180-187.
- Krause G. H., Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review Plant Physiology* 42: 313-49
- Kriegen-Liszakay A. 2005. Singlet oxygen production in photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 56: 337-346.
- Lambers H., Stuart F., Pons T. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer Verlag New York 540 p.

Lee H.Y., Chow W-S. Hong Y-N. 1999. Photoinactivation of photosystem II in leaves of *Capsicum annuum*. *Physiologia Plantarum* 105: 377-384.

Lichtenthaler H., Wellburn A. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents 603<sup>rd</sup> meeting, Liverpool England.

Lu Q. Wen X., Zhang Q., Kuang T. 2003. Photoinhibition and photoprotection in senescent leaves of field-grown wheat plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 41:749-754.

Malavolta E., Vitti G., De Oliveira S. 1989. Avaliação do estado nutricional das plantas: Princípios e aplicações. Associação Brasileira para Pesquisa da Postassa e do Fosfato. Piracicaba. Brasil . 201 p

Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R 1993. Effect of temperature on the growth of individual cucumber fruit. *Physiologia Plantarum* 87: 321-328  
 Marcelis L.F.M. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* 47: 1281-1291.

Marcelis, L.F.M., Ho L.C. 1999. Blossom-end rot in relation to growth rate and calcium content in fruits of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Experimental Botany* 332: 357-363.

Marcelis L.F.M., Heuvelink E., Baan Hofman-Eijer L.R., Baker D., Xue L. 2004. Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *Journal of Experimental Botany* 55: 2261-2268.

Martindale W., Leegood R. 1997. *Journal of Experimental Botany* 48: 1865-1872

Matsubara S., Nauman M., Martin R., Nichol C., Rascher U., Morosnotto T., Bassi R., Osmond B. 2005. Slowly reversible de-epoxidation of lutein-epoxide in deep shade leaves of a tropical tree legume may look-in lutein-based photoprotection during acclimation to strong light. *Journal of Experimental Botany* 56: 461-468.

Minchin, P. E. H., Thorpe M.R. 1996. What determines carbon partitioning between competing sinks? *Journal of Experimental Botany* 47: 1293-1296.

Mercado J., Reid M., Valpuesta V., Quesada M. 1997. Metabolic changes and susceptibility to chilling stress in *Capsicum annuum* plants grown at suboptimal temperature. *Australian Journal Plant Physiology* 24: 759-767.

Mohotti A.J., Lawlor D.W. 2002. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. *Journal of Experimental Botany* 367: 313-322.

Montaño N. J. 2000a. Evaluación agronómica de trece selecciones de ají dulce (*Capsicum chinense* Jacq) en condiciones edafoclimáticas de la región de Jusepín. *Revista de Agricultura y Biología de Suelos* 1: 53-57.

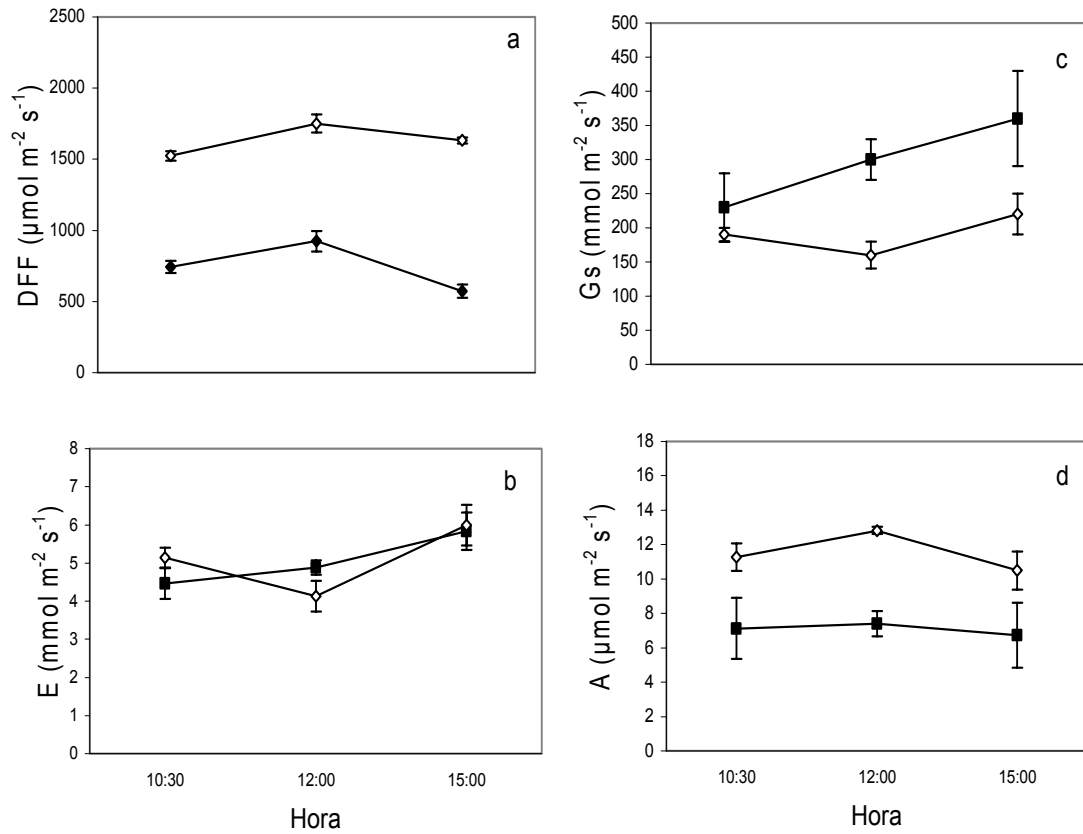
- Montaño H. J. 2000b. Efecto de la edad del transplante sobre el rendimiento de tres selecciones de ají dulce (*Capsicum chinense* Jacq). *Bioagro* 12 (2): 55-59.
- Murchie E.H., Hubbart S., Peng S., Horton P. 2005. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interaction with leaf development. *Journal Experimental Botany* 56: 449-460.
- Nilsen E., Orcutt D. 1996. Physiology of plant under stress: Abiotic factors. Jon Wiley and Sons, INC 689 p.
- Nilwik H. J. 1981. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) 1. The influence of irradiance and temperature under glasshouse conditions in Winter. *Annual of Botany* 48: 129-136.
- Ögren E. 1991. Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components. *Planta* 184: 538-544.
- Osmond C.B., Ramus J., Levavasseur G. Franklin L.A., Henley W. J. 1993. Fluorescence quenching during photosynthesis and photoinhibition of *Ulva rotundata* Blid. *Planta* 190: 97-106.
- Orta A. 1985. Evaluación agronómica y caracterización morfológica de quince selecciones de la especie *Capsicum chinense* Jacq. Tesis Ing. Agrónomo, Universidad de Oriente. Maturín, Venezuela 66 p.
- Pastenes C., Horton P. 1996. Effect of high temperatura on photosynthesis in beans. II CO<sub>2</sub> assimilation and metabolite contents. *Plant Physiology* 112: 1253-1260.
- Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Money H.A., Rundell P.W. 1989. Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation. Chapman and Hall, New York 457 p.
- Pérez E. 2002. Características ecofisiológicas de *Capsicum chinense* Jacq bajo efectos de la poda en el Sur del Lago de Maracaibo. Tesis licenciatura, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela 62 p.
- Pickersgill B. 1971 Relations between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus capsicum). *Evolution* 25: 683-691.
- Pickersgill B. 1997. Genetic resources and breeding of *Capsicum* spp. *Euphytica* 96:129-133.
- Pinchinat A.M., Soria J. Bazan R. 1977. Multiple cropping in tropical América. Proceeding of American de American Society of Agronomy. ASA Special publication No 27 : 51-61 Wisconsin USA.
- Pollock C. J., Llyod E.J., Stoddart J.L., Thomas H. 1983. Growth, photosynthesis and assimilates partitioning in *Lolium temulentum* exposed to chilling temperatures. *Physiologia Plantarum* 59: 257-262.

- Pressman E., Moshkovitch H., Rosenfeld K., Shaked R., Gamliel B., Aloni B. 1998. Influence of low night temperatures on sweet pepper flower quality and the effect of repeated pollinations, with viable pollen, on fruit setting. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 73:131-136.
- Rada F., González J., Azocar A., Briceño B., Jaimez R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plants species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecológica* 13: 535-542.
- Rada F., Azócar, A., Briceño, B., González, J., García-Núñez, C., 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees*, 10: 218-222.
- Rylski I. 1973. The effect of night temperature on shape and size of sweet pepper (*Capsicum annuum*). *Journal of American Society Horticulturæ* 98: 149-152.
- Rylski I., Spigelman M. 1986. Effect of shading on plant development, yield and fruit quality of sweet pepper grown under conditions of high temperature and radiation.. *Scientia Horticulturæ* 29: 31-35.
- Rosenqvist E. 2001. Light acclimation maintains the redox state of the PSII electron acceptor  $Q_A$  with a narrow range over a broad range of light intensities. *Photosynthesis Research* 70: 299-310.
- Schreiber U., Schilwa U., Bilger W. 1986. Continuous recording of photochemical and non- photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research* 10: 51-62.
- Schulze E. D. 1982. Plant life forms and their carbon. Water and nutrient relations. **In:** Water relation and carbon assimilation . Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., and Ziegler H (Eds.) *Physiological plant ecology II*. Encyclopedia of plant physiology Volume 12 B. Springer-Verlag Berlin p 615-676.
- Shirke P., Pathre U.V. 2004. Influence of leaf to air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in *Prosopis juliflora*. *Journal of Experimental Botany* 55: 2111-2120.
- Souquett O.A. 1993. Evaluación agronómica de trece selecciones de ají (*Capsicum chinense* Jacq) bajo las condiciones agroecológicas de la zona de Jusepín. Tesis Ing. Agrónomo. Universidad de Oriente. Maturín, Venezuela 76 p.
- Suniaga J. 1980. Densidades de siembra y fertilización nitrogenada en la producción de ají Dulce (*Capsicum chinense*). Trabajo de ascenso. IIAP. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 68 p.
- Tezara W., Marín O., Rengifo E., Martínez D., Herrera A. 2005 Phosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *Photosynthetica* 43: 37-45
- Turner A.D., Wien H.C., 1994. Photosynthesis, dark respiration and bud sugar concentrations in pepper cultivars differing in susceptibility to stress-induced bud abscission. *Annal of Botany* 73: 623-628.

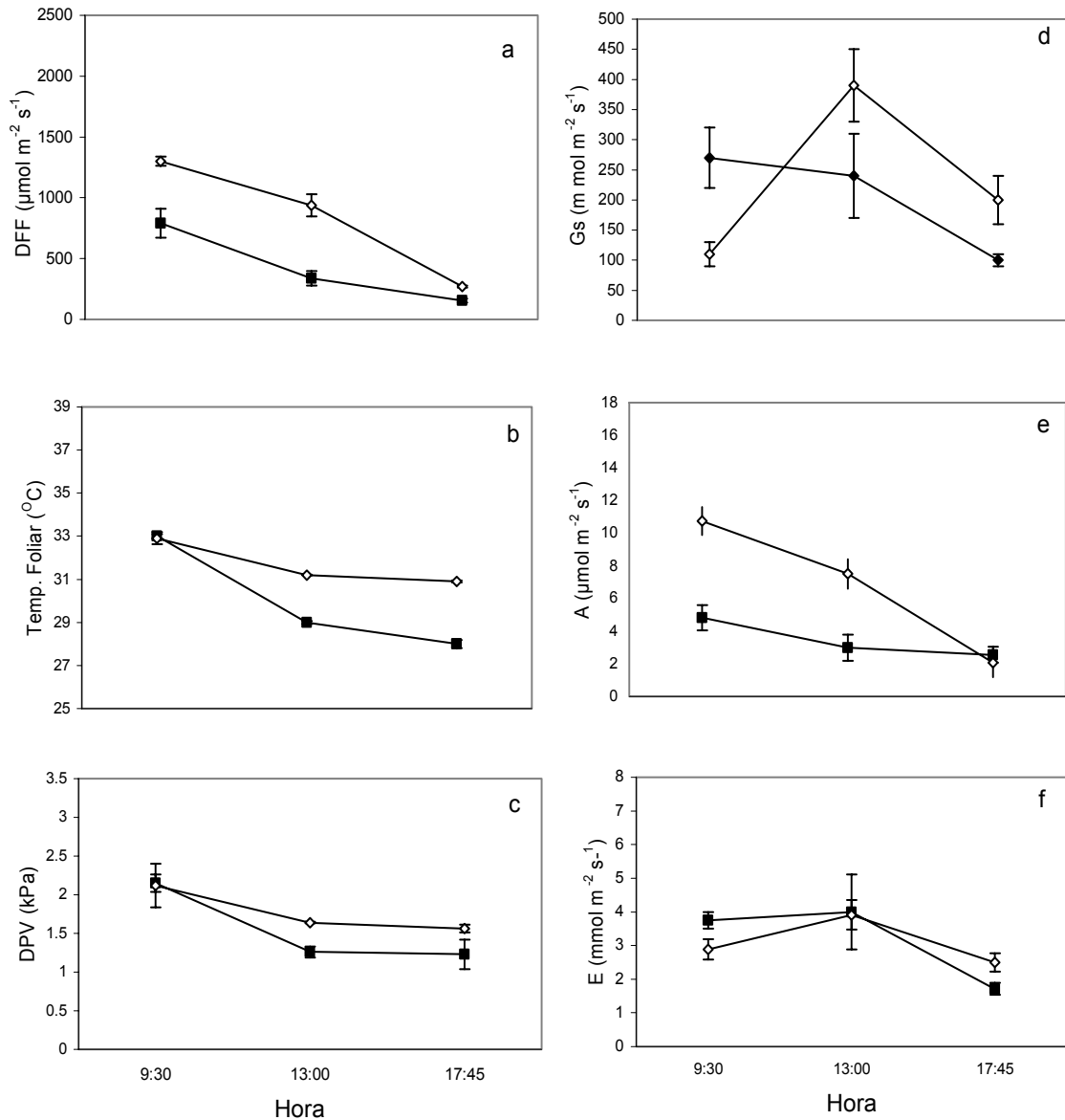
- Usman I.S., Mamat A., Mohd H., Aishad H. Anuar A. 1999. The non-imparirment of pollination and fertilization in the abscission of chilli (*Capsicum annuum* L. Var Kulai) flowers under high temperature and humid conditions. *Scientia Horticulturae* 79: 1-11
- Van Der Ploeg A., Heuvelink E. 2005. Influence of sub-optimal temperature on tomato growth and yield: A review. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 80: 652-659.
- Von Caemmerer Farquhar G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- Walters R. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany* 56: 435-447.
- Wardlaw I. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116: 341-381.
- Wien H.C., Tripp K.E., Hernandez Armenta R., Turner A.D. 1989. Abscission of reproductive structures in pepper: causes, mecanisms and control. **In:** Green S.K. (Ed) Tomato and pepper production in the tropics. Asian Vegetable Research and Development Center. Shanhua Taiwan 150-165.
- Wien H.C. 1997. Peppers. **In:** The physiology of vegetable crops. Wien H.C. (Ed.) CABI Publishing. UK 672 p
- Zhang S., Gao R. 1999. Diurnal changes of gas exchange, chorophyll fluorescence, and stomatal aperture of hybrids poplar clones subjected to midday light stress. *Photosynthetica* 37:559-571.



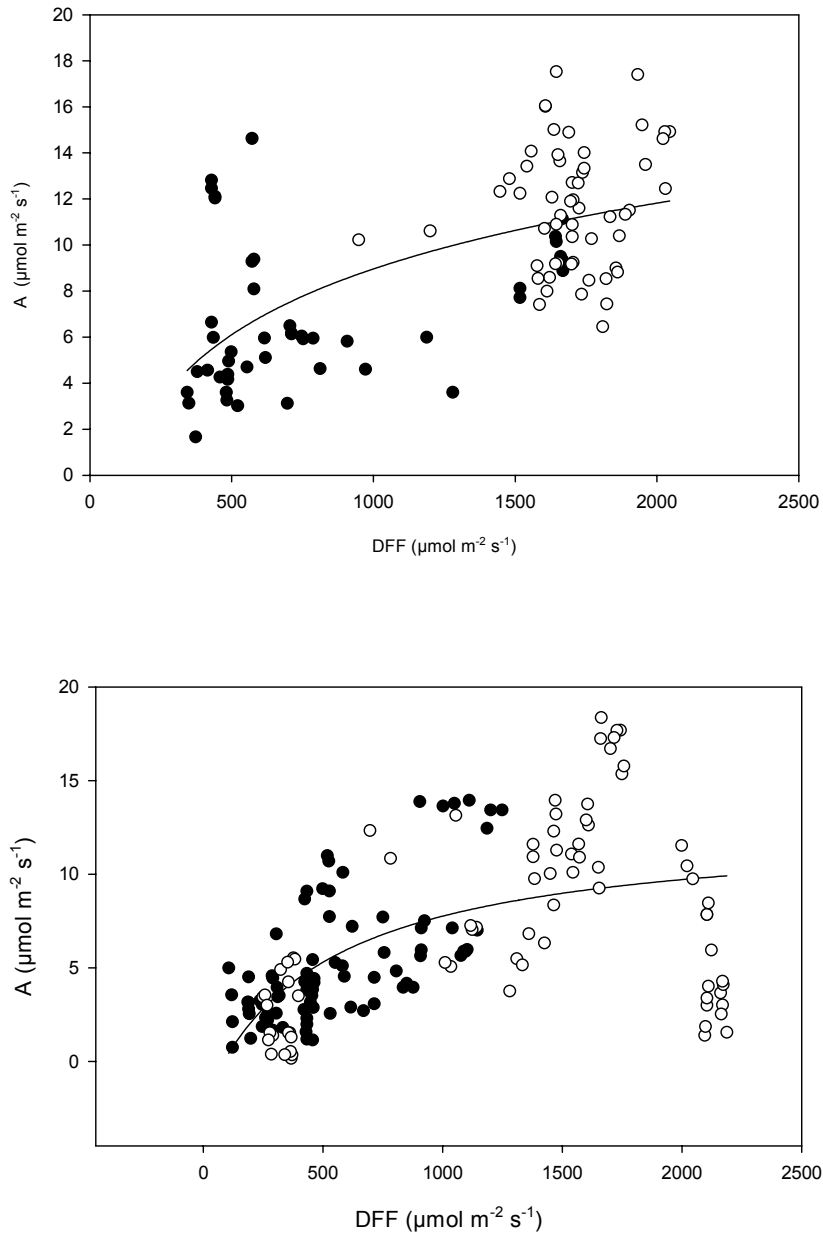
# ANEXOS



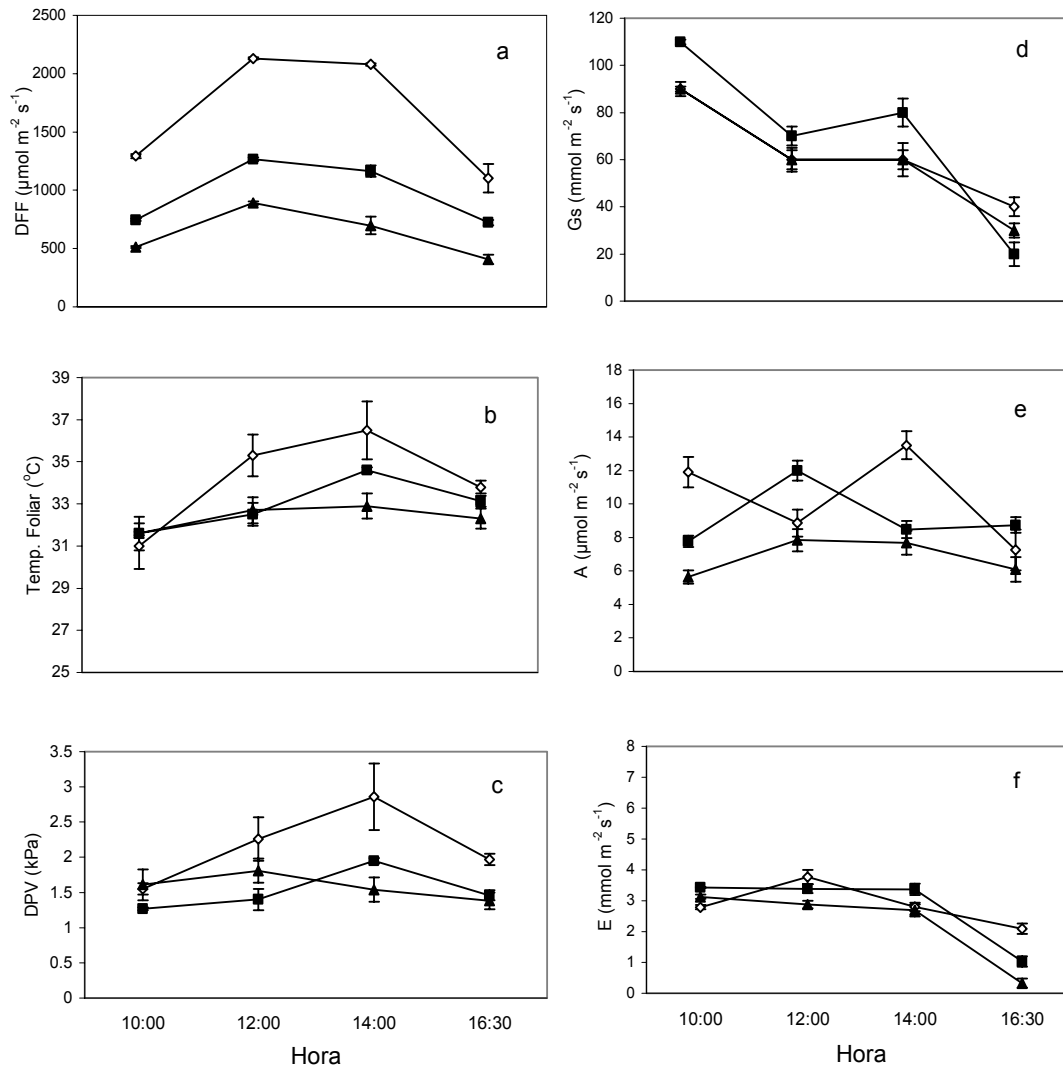
**Figura 1:** Curso diario de a) densidad de flujo de fotones (DFF), b) transpiración (E), c) conductancia estomática (Gs), d) asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) de *C. Chinense chinense* a plena exposición solar ( $\circ$ ) y bajo la sombra de *E. edulis* ( $\blacksquare$ ). Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 113 ddt



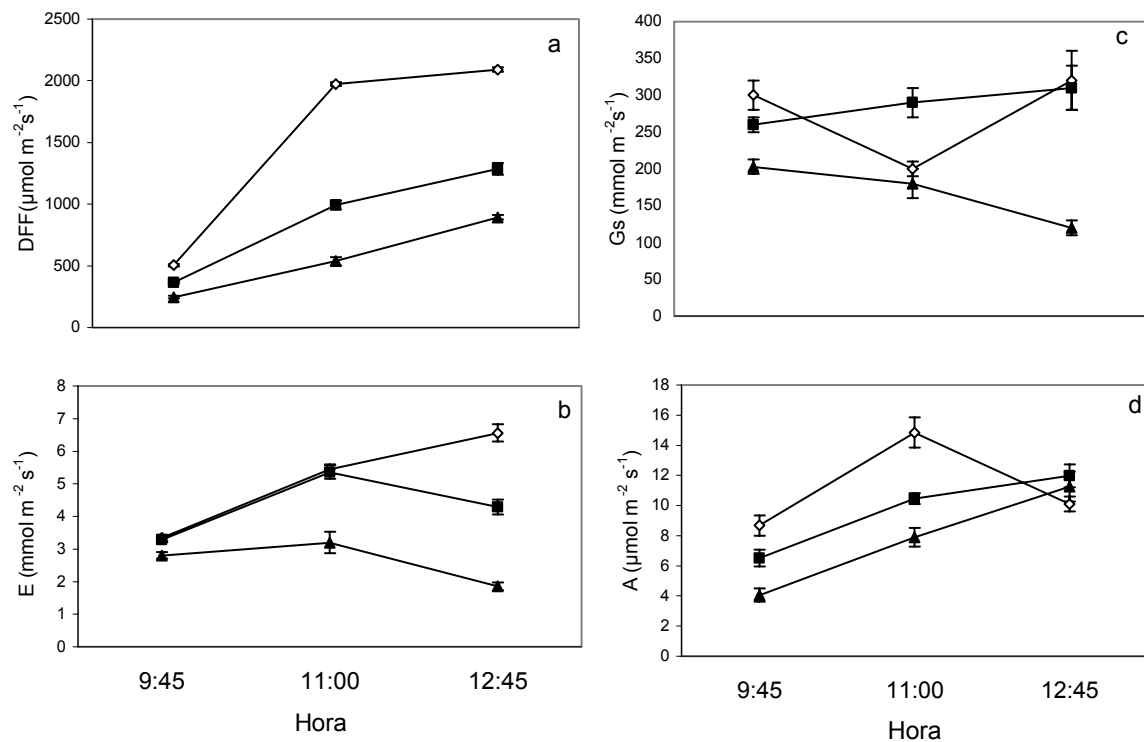
**Figura 2 :** Curso diario de a) densidad de flujo de fotones (DFF), b) Temperatura foliar, c) diferencia de vapor hoja-aire (DPV), d) conductancia estomática (Gs), e) asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y e) transpiración (E) de *C. Chinense chinense* a plena exposición solar (○) y bajo la sombra de *E. edulis* (■). Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$  error estándar. Plantas tenían 150 ddt



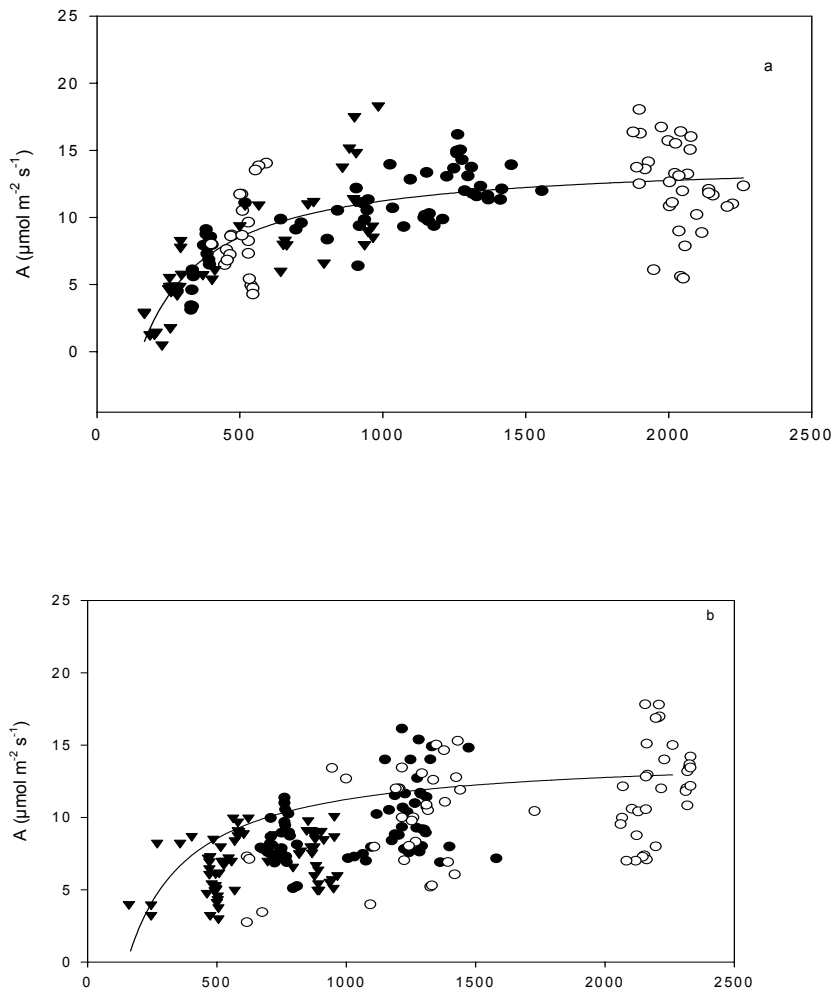
**Figura 3** : Relación asimilación de  $\text{CO}_2$  y Densidad de Flujos de Fotonos para los a) 123 ddt  $\{y=-19,5 + 4,12 \ln x; r^2=0,60\}$ , b) 133 ddt  $\{y=12,7*(-85,6 + x)/(-85,6 + 571+ x) R^2=0,44$  de *C. chinense* a plena exposición solar ( $\circ$ ) y bajo la sombra de *P. edulis* ( $\blacksquare$ )



**Figura 4** Curso diario de a) densidad de flujo de fotones (DFF), b) temperatura foliar c) diferencia de vapor hoja-aire (DPV), d) conductancia estomática (Gs), e) asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) y f) transpiración (E) de *C. chinense* a plena exposición solar (○), 40 (■) y 60 (▲) % de sombra. Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$ error estándar. Plantas tenían ddt



**Figura 5** Curso diario de a) densidad de flujo de fotones (DFF), b) transpiración (E), c) conductancia estomática (Gs), d) asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) de *C. chinense* a plena exposición solar (○), 40 (■) y 60 (▲) % de sombra. Promedios de 20 mediciones para cada punto  $\pm$ error estándar. Plantas tenían 115 ddt



**Figura 6:** Relación asimilación de CO<sub>2</sub> y Densidad de Flujos de Fotones para los a) 114  $\{y=14,4*(-152,8+x)/(-152,8+238+x) r^2=0,60\}$ , b) 139  $\{y=18,7*(-205+x)/(-205+1440+x) R^2=0,42\}$  y c) 150 ddt  $\{y=28*(-36,9+x)/(-36,9+2550+x) r^2=0,43\}$  de *C. chinense* a plena exposición solar (○) y 40 (■) y 60 (▼) % de sombra.