



**Centro de Investigación en Alimentación y  
Desarrollo, A.C.**

**FACTORES AMBIENTALES, FENOLOGÍA, E  
INTERCAMBIO DE GASES EN *Capsicum annum* var.  
*glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pikckergill**

---

Por:

**JESÚS ALBERTO JIMÉNEZ LEYVA**

TESIS APROBADA POR LA

COORDINACION DE TECNOLOGÍAS DE  
ALIMENTOS DE ORIGEN VEGETAL

COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRÍA EN CIENCIAS**

HERMOSILLO, SONORA

..... DICIEMBRE 2013

## APROBACIÓN

Los miembros del comité designado para revisar la tesis de **Jesús Alberto Jiménez Leyva**, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestría en Ciencias.

---

Dr. Martin Esqueda Valle

Director de Tesis

---

Dr. Alfonso Gardea Bejar

Asesor

---

Dr. Martin Tiznado Hernandez

Asesor

---

M.C Antonio Orozco Avítia

Asesor

---

M.C Aldo Hiram Gutiérrez Saldaña

Asesor

## **DECLARACIÓN INSTITUCIONAL**

La información generada en esta tesis es propiedad intelectual del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo A.C. (CIAD). Se permiten y agradecen las citas breves del material contenido en esta tesis sin permiso especial del autor, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente. Para la reproducción parcial o total de la tesis con fines académicos, se deberá contar con la autorización escrita del director general del CIAD.

La publicación en comunicaciones científicas o de divulgación popular de los datos contenidos en esta tesis, deberán dar los créditos al CIAD, previa autorización por escrito del director de tesis.

---

Dr. Pablo Wong González  
Director General

## **AGRADECIMIENTOS**

A los mexicanos que con sus impuestos y por medio del Conacyt contribuyen al desarrollo educativo de este gran País.

Al Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo A.C., por brindarme un espacio para la realización del posgrado.

Al Dr. Martin Esqueda Valle, por abrirme las puertas de su laboratorio y recibirme como estudiante y colaborador. Por sus comentarios al manuscrito, el privilegio de trabajar juntos y su apoyo en las distintas facetas del quehacer de la investigación científica. Muchas gracias Martín!!!.

A la bióloga Georgina Vargas por todo el apoyo brindado, el privilegio de trabajar juntos y sobre todo por su amabilidad y paciencia. Gracias Geo!!!.

Al M.C. Aldo Gutiérrez por la oportunidad y privilegio de trabajar juntos y por todo el apoyo brindado tanto en el laboratorio como en el campo, por todos sus comentarios al manuscrito, consejos y sugerencias durante todo el desarrollo del presente trabajo. Gracias Aldo!!!.

Al M.C. Antonio Orozco por la oportunidad y privilegio de trabajar juntos y por todo el apoyo brindado en el laboratorio y en el campo, por sus consejos, comentarios y sugerencias durante las mediciones en campo y en el manuscrito. Gracias Toño!!!.

Al Dr. Martin Tiznado por la disposición y atenciones hacia mi persona, por sus consejos y observaciones al presente estudio.

Al Dr. Alfonso Gardea por todas las facilidades otorgadas.

A todos los laboratorios vecinos por las facilidades otorgadas.

## **AGRADECIMIENTOS** (continuación)

A mis compañeros de laboratorio y amigos: Damián, Eduardo, Idaly, Toño, Aldo, Geo, Martin, Alberto, Alfonso, por todos sus comentarios, sugerencias y desde luego por los momentos de convivencia amena. Salud!!!.

Al M.C. Javier Ojeda por su apoyo con las mediciones y compartir con nosotros momentos de risa y trabajo en campo. Gracias Javier!!!.

Al todo el personal Académico, Biblioteca, Administrativo, Mantenimiento, etc., de esta institución por todo el apoyo y facilidades durante el quehacer estudiantil.

Un agradecimiento a Oly, Pame, Alberto, Alfonso, Javier, Caro, Eliza, Rafa, Toño, Aldo, Geo, Martin, Damián, Eduardo por el apoyo en un momento difícil... muchas gracias!!!..

A las plantas de chiltepín y a todas las especies del desierto que nos susurran el ritmo evolutivo.

A todos los que aún sin nombrarlos fueron parte de esto. Muchas Gracias!!!.

## DEDICATORIA

A la mujer de mi vida Rosa Idaly, te amo hasta el infinito.....

A mis padres Ricardo Jiménez Alvarado y María Gertrudis Leyva Martínez quienes con profundo e incondicional amor han enseñado a todos sus hijos el valor del trabajo, la unión familiar, el respeto... y tantas cosas, Toda mi admiración, respeto, amor.....

A todos mis hermanos: Manuel, Ricardo, Jesús, Agustín, Luz, Víctor y Rosalía que me han enseñado muchas cosas a lo largo de mi vida personal y profesional. Orgulloso de todos ustedes, los amo.....

A Bernardo, Patricia, Cecilia, Armando, Omer e Iván. Gracias por permitirme ser parte de su familia.

A Rosa Estrada y Oscar Morales (QEPD).

A todos mis sobrinos: Elio, Diego, Leonardo, Israel, Naara, Abraham, Abdiel, Andrea, Esteban, Manuel, Rebeca, Natalia y Abigail...

A mi hermano Víctor (QEPD).....

A mis abuelos (QEPD), María Martínez, Juan Leyva, Wenseslado Jiménez y Manuela Alvarado con quienes compartí momentos inolvidables que marcaron mi infancia con recuerdos muy bellos.....

A mis tías Isabel Leyva, Teresa Leyva y Fam.

A mi tío Víctor Leyva y Fam.

A las familias Hernández Leyva, Ponce Leyva, Chavero Leyva.

## **DEDICATORIA** (continuación)

A Luis Nevárez, Areli y Josué Nevárez.

A la Dra. Helvia Pelayo y el Dr. Marcos Lizárraga por abrirme las puertas de su laboratorio durante mi formación como biólogo.

Soy hombre, duro poco y es enorme la noche. Pero miro hacia arriba; las estrellas escriben. Sin entender comprendo, también soy escritura y en este mismo instante alguien me deletrea.

Octavio Paz

Observo el entorno y me desconcierta el orden conceptual que describe nuestro supuesto mundo único, el humano. ¿Será que la sintaxis del lenguaje está equivocada? O más bien como especie, nos esforzamos por construir con el lenguaje realidades nimias, frenéticas, ajenas al ritmo natural de las especies, ciegos ante una realidad primitiva: el infinito sin nosotros...

Alberto Jiménez. Fragmentos

Sin agudas observaciones ni repetidos experimentos, la mente se pierde buscando fantasmas y cosas inexistentes...



## CONTENIDO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	X
<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	xii
<b>RESUMEN</b> .....	xiii
<b>ABSTRACT</b> .....	xv
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	19
<b>REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	21
El Chiltepín Silvestre: Taxonomía, Ecología, Distribución e Importancia.....	21
Problemática de la Sobrevivencia de las Poblaciones Silvestres de Chiltepín .....	25
Fotosíntesis y Productividad de las Plantas: Factores Ambientales Determinantes .....	28
<b>HIPÓTESIS</b> .....	33
<b>OBJETIVOS</b> .....	34
General.....	34
Específicos .....	34
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	35
Descripción del Área de Estudio.....	35
Descripción de la Fenología Estacional del Chiltepín Silvestre .....	38
Cuantificación de la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) .....	38
Cuantificación del Índice de Cobertura del Follaje (ICF) de las Plantas Nodrizas y la Fracción de Cielo Visible al Sensor (FCVS).....	39
Cuantificación de la Temperatura (T), Humedad Relativa (HR) del Aire y Presión de Humedad en el Suelo (PHS) .....	39
Medición del Intercambio de Gases.....	40

## CONTENIDO (continuación)

Obtención de las Cinéticas en Respuesta al CO <sub>2</sub> y a la RFA.....	40
Análisis de Datos.....	41
Radiación fotosintéticamente activa (RFA).....	41
Índice de intercepción de radiación (IIR).....	42
Índice de cobertura del follaje (ICF) y fracción de cielo visible el sensor (FCVS).....	42
Temperatura (T) y humedad relativa (HR) ambientales.....	43
Presión de humedad del suelo (PHS).....	43
Intercambio de gases.....	43
Cinéticas fotosintéticas.....	44
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>47</b>
Dinámica Temporal de la Actividad Fotosintética y el Comportamiento Fenológico del Chiltepín Silvestre.....	47
Etapas fenológicas.....	47
Comportamiento fenológico temporal y actividad fotosintética.....	49
Dinámica Temporal de los Factores Ambientales Asociados al Intercambio de Gases.....	53
Temperatura (T) y humedad relativa del aire (HR).....	53
Presión de humedad del suelo (PHS).....	57
Radiación fotosintéticamente activa integral (RFAi).....	59
Índice de intercepción de radiación (IIR).....	62
Índice de cobertura del follaje (ICF) y fracción de cielo visible al sensor (FCVS).....	64
Representación visual del ICF y la FCVS.....	66
Cambios Diurnos en el Intercambio de Gases, Asimilación de CO <sub>2</sub> en Función de la Temperatura y Propiedades Cinéticas de la Fotosíntesis.....	68

## CONTENIDO (continuación)

Fotosíntesis neta ( $A_n$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), uso eficiente de agua (UEA) y uso eficiente de radiación (UER) .....	68
Temperatura foliar ( $T_f$ ) versus fotosíntesis neta ( $A_n$ ) .....	73
Cinéticas fotosintéticas en respuesta al $CO_2$ cloroplástico ( $C_c$ ) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) .....	77
<b>CONCLUSIONES</b> .....	83
<b>RETOS Y PERSPECTIVAS</b> .....	86
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	88

## LISTA DE FIGURAS

1. Mapa de localización geográfica del área de estudio.....	36
2. Fotografías de las etapas fenológicas del chiltepín silvestre.....	49
3. Dinámica temporal de la actividad fotosintética y las etapas fenológicas.....	51
4. Patrones diarios y tendencia temporal de la temperatura y humedad relativa ambientales.....	55
5. Cambios en la presión de humedad del suelo (PHS).....	58
6. Dinámica temporal en la radiación fotosintéticamente activa integral (RFA).....	60
7. Dinámica temporal del índice de intercepción de radiación (IIR).....	63
8. Cambio temporal en el índice de cobertura del follaje (dosel) de las plantas nodriza (ICF).....	64
9. Cambio temporal en la fracción de cielo visible al sensor (FCVS).....	65
10. Representación visual del ICF y la FCVS.....	67
11. Cambios diurnos en el intercambio de gases.....	70
12. Regresión lineal y coeficiente de correlación entre la fotosíntesis neta ( $A_n$ ) y la temperatura foliar ( $T_f$ ).....	75

## LISTA DE FIGURAS (continuación)

13. Cinética de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (An) en función de la concentración cloroplástica de CO<sub>2</sub> (A-Cc).....77
14. Cinética de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (An) en función de la radiación fotosintéticamente activa (An-RFA).....78

## LISTA DE CUADROS

1. Valores de Fertilidad y Salinidad de suelo.....	37
2. Composición y valor de importancia de la vegetación asociada.....	37
3. Descripción de las etapas fenológicas del chiltepín silvestre.....	50
4. Coeficientes de correlación y nivel de probabilidad entre el aumento de la temperatura del aire y la temperatura foliar.....	74

## RESUMEN

El chiltepín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pikckergill, es considerado el ancestro genético silvestre de las variedades cultivadas de Chile, por consiguiente es un recurso genético invaluable para programas de fitomejoramiento y una especie clave en ecosistemas áridos como el desierto Sonorense. Sin embargo, se conoce poco sobre su comportamiento fenológico relacionado con su ecofisiología. Se caracterizó la fenología estacional de las plantas. Se cuantificaron los cambios temporales en los niveles de radiación fotosintéticamente activa, los índices de intercepción de radiación, la temperatura, la humedad relativa del aire y suelo. Se cuantificaron las tasas de asimilación neta diaria y diurna, el uso eficiente de agua y radiación y se caracterizaron las curvas fotosintéticas en respuesta al CO<sub>2</sub> y a la radiación. Los resultados muestran que la etapa de latencia ocurre en aproximadamente 100d durante el otoño y parte del invierno, se caracteriza por bajas temperaturas y elevada humedad. La etapa de brotación ocurre a finales del invierno, sin embargo los altos niveles de radiación y temperatura, así como la ausencia de precipitación durante la primavera limitan la disponibilidad de agua en el suelo, detienen el crecimiento de las plantas y prolongan la transición fenológica por aproximadamente 145d. El periodo de crecimiento y reproducción ocurre en aproximadamente 120d durante el verano y parte del otoño y está caracterizado por tener altos niveles de humedad ambiental y en el suelo, niveles moderados de radiación y temperaturas contrastantes. El intercambio de gases en hojas muestra que durante este periodo, las plantas exhiben diferentes estrategias fisiológicas para la captura de carbono en función de la temperatura de crecimiento. Las tasas fotosintéticas instantáneas más altas se observaron a temperaturas >40°C en el

verano y  $>30^{\circ}\text{C}$  en el otoño ( $p<0.05$ ). En fotoperiodos soleados las plantas incrementan el uso eficiente de agua y radiación, disminuyen la conductancia estomática ( $p<0.05$ ), mientras que disminuyen el uso eficiente de agua y radiación e incrementan la conductancia estomática en fotoperiodos nublados ( $p<0.05$ ). Las plantas nodriza incrementan la cobertura del follaje ( $p<0.05$ ) durante el periodo de crecimiento del chiltepín y disminuyen significativamente los niveles de radiación dentro del dosel. Por otra parte, las hojas maduras muestran altos valores de carboxilación ( $V_{\text{cmax}}=61.15\pm 8.69 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y de transporte de electrones  $J_{\text{max}}$  ( $102.85\pm 7.84 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a una temperatura de  $33.97^{\circ}\text{C}$ . Así mismo, los coeficientes de determinación obtenidos de las curvas de asimilación neta en respuesta a la radiación ( $R^2=0.99$ ) y al  $\text{CO}_2$  ( $R^2=0.99$ ), indican un ajuste adecuado a los modelos matemáticos descritos en plantas C3 para la obtención de los parámetros fotosintéticos. Se concluye que las plantas de chiltepín para crecer y reproducirse toman ventaja de periodos cortos de disponibilidad de agua durante el verano, eficientizando el proceso asimilatorio de  $\text{CO}_2$  en función de condiciones ambientales contrastantes de temperatura y radiación.

**Palabras clave:** chiltepín, intercambio de gases, radiación, fenología, temperatura,  $\text{CO}_2$ , parámetros fotosintéticos.



## ABSTRACT

Chiltepinas (*Capsicum annum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pikckergill), are considered the wild genetic ancestor of cultivated varieties of chiles. It is a valuable genetic resource for breeding programs and a key forest resource in arid ecosystems like Sonoran Desert. However, little is known about its phenology as related to its ecophysiology. The plants seasonal phenology was characterized. Seasonal changes in photosynthetically active radiation, light interception index, air temperature, air humidity and soil water pressure were measured as well. Other variables included daily and seasonal net assimilation rates, radiation and water use efficiency. Likewise, the kinetics photosynthetic responses to CO<sub>2</sub> concentration and to photosynthetically active radiation were characterized as well. The results show that dormancy lasts ~100d, occurs in the autumn and winter and is characterized by low temperatures and high humidity. Bud stage occurs in late winter, however high levels of radiation and temperature as well as the absence of rainfall during the spring limits the availability of soil water, stunt plant growth and extend the phenological transition about 145d. The period of vegetative growth and reproduction occurs during summer and early autumn and lasts for ~120d, it is characterized by high levels of ambient and soil humidity, moderate levels of radiation and contrasting temperatures. Gas exchange in leaves shows that during this period, the plants exhibit different physiological strategies for carbon fixation and are capable of developing high photosynthetic rates at temperatures > 40 ° C in the summer and > 30 ° C in the autumn (p <0.05). On sunny photoperiods plants increase the water and radiation use efficiency and decrease stomatal conductance (p < 0.05) , while in a cloudy photoperiod decrease the water and radiation use efficiency and increase stomatal conductance (p < 0.05). The nurse plants

foliage coverage increase ( $p < 0.05$ ) during the period of growth of chiltepines and significantly decrease radiation levels inside the canopy. Moreover, mature leaves of chiltepín show high values of carboxylation ( $V_{cmax} = 61.15 + / -8.69$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) and electron transport Jmax ( $102.85 + / -7.84$  mol e m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) at a temperature of 33.97 ° C. Moreover, the determination coefficients obtained from the curves of net assimilation in response to radiation ( $R^2 = 0.99$ ) and CO<sub>2</sub> ( $R^2 = 0.99$ ), indicated a proper fit to the mathematical models described in C3 plants for obtaining photosynthetic parameters. We conclude that plants of chiltepín take advantage of short periods of water availability during the summer to grow and reproduce, showing high efficiency in the assimilatory CO<sub>2</sub> process in response of contrasting environmental conditions of temperature and radiation.

**Keywords:** chiltepín, gas exchange, radiation, phenology, temperature, CO<sub>2</sub>, photosynthetic parameters.

## INTRODUCCIÓN

Las características de la fotosíntesis, el intercambio de gases y la dinámica temporal de los factores ambientales asociados a estos procesos como la temperatura, la humedad y la radiación, son aspectos básicos de la ecofisiología de las plantas. Estos procesos ecofisiológicos proveen información básica sobre la funcionalidad de las plantas en condiciones ambientales variantes y están relacionados con el crecimiento y la productividad (Chandra *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger 2006). Esta información ha sido ampliamente utilizada para el estudio, caracterización y selección de plantas adaptadas a un ambiente y establecer condiciones para su aprovechamiento *in situ* y/o en cultivos (Chandra *et al.*, 2008; Joshi y Palni 2005; Monclus *et al.*, 2006).

Con la introducción del modelo de la fotosíntesis propuesto por Farquhar *et al.*, (1980), las mediciones del intercambio gaseoso y particularmente, la respuesta de la fotosíntesis neta a la concentración intercelular de CO<sub>2</sub>, han sido extensamente utilizados para la parametrización de la fotosíntesis a nivel de hojas individuales (Flexas *et al.*, 2007). Los parámetros fotosintéticos son de especial interés para el desarrollo de modelos de predicción de la asimilación de CO<sub>2</sub> para distintos cultivos (Díaz-Espejo *et al.*, 2006; Flexas *et al.*, 2007) y para especies silvestres (Xu y Baldocchi, 2003; Flexas *et al.*, 2007), ya que ayudan a determinar los efectos potenciales del cambio climático en la fotosíntesis sobre bases fisiológicas sólidas que pueden ser escaladas desde hojas hacia la planta completa y también para realizar modelos de asimilación de carbono a nivel de ecosistemas (Sabaté *et al.*, 2002; Flexas *et al.*, 2007; Woodward *et al.*, 1995).

El chiltepín silvestre es una planta característica del desierto Sonorense, es considerada un recurso genético para futuros programas de mejoramiento genético (Bran *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2004). Paradójicamente, los pronósticos sobre su sobrevivencia en tiempo y espacio son inciertos debido a factores como la degradación ambiental, el pastoreo y la cosecha inadecuada.

Adicionalmente en esta especie, la influencia de los factores ambientales como la radiación, la humedad y la temperatura sobre el comportamiento fenológico y actividad fotosintética de las plantas *in situ* son poco conocidos. El objetivo principal de este estudio es generar información sobre la dinámica temporal de factores ambientales como la radiación, temperatura y la humedad relativa sobre el comportamiento fenológico y actividad fotosintética de plantas de chiltepín silvestre. Así como también caracterizar las propiedades cinéticas de la fotosíntesis a nivel de hojas

## REVISIÓN DE LITERATURA

### El Chiltepín Silvestre: Taxonomía, Ecología, Distribución e Importancia

La familia Solanaceae (Reino: Plantae; Filo: Magnoliophyta; Clase: Magnoliopsida; Orden: Solanales) incluye plantas de gran importancia económica mundial como el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), papa (*Solanum tuberosum* L.), tabaco (*Nicotina tabacum* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.); (Knapp, 2002; Hunziker, 2001; Bosland y Votava, 2000). Incluye al género *Capsicum* de la subfamilia Solanoideae en la tribu Capsiceae (Knapp *et al.*, 2004; Knapp, 2002; Hunziker, 2001). El género agrupa 33 especies de las cuales, 28 son silvestres y cinco domesticadas y cultivadas: *C. annuum* L., *C. baccatum* Jacq., *C. chinense* Jacq., *C. frutescens* L., y *C. pubescens* L., (Perry, *et al.*, 2007; Bosland y Votava, 2000). México es el principal centro de origen y domesticación de la especie *Capsicum annuum* L. (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999, 2001; Laborde y Pozo, 1984), como lo indican vestigios arqueológicos de semillas encontradas en el valle de Tehuacán, con una antigüedad de 8500 años (Walsh y Hoot, 2001). Dentro de las variedades botánicas de la especie está *Capsicum. annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pikckergill, syn *Capsicum annuum* var. *aviculare* (Dierbach) D’Arcy y Eshbaugh], el cual es conocido en diversas regiones del país como chiltepín, chile piquín o chile de monte, entre otros (Bañuelos *et al.*, 2008). Esta especie está asociada a diferentes tipos de vegetación en ambientes áridos y semiáridos. Dependiendo del área geográfica, suele crecer en sitios montañosos cercanos a márgenes de arroyos y cañones a temperaturas promedio entre los 15 y 40 °C, un fotoperiodo de 10:14 horas luz-oscuridad y una humedad relativa entre 70 y 100% (Conagua, 2013; Lizarde *et al.*, 2011; Tejas *et al.*, 2011; Bañuelos, 2008; Medina *et al.*, 2006).

En áreas templadas, esta especie puede crecer como una planta herbácea anual, mientras que en áreas tropicales o en invernadero climatizado puede comportarse como un arbusto perenne (OECD, 2006; AZGFD, 2003). Morfológicamente sus frutos son bayas redondas u oblongas de 3 a 6 mm de diámetro que usualmente crecen en posición eréctil. Los frutos inmaduros son verdes, cuando maduran son rojos y picantes debido al contenido de pigmentos y alcaloides como los carotenos, xantofilas y capsaicinoides respectivamente (Lizarde *et al.*, 2011; Richins *et al.*, 2010; Wall, 2001; Zewdie y Bosland 2001; Thompson *et al.*, 2005).

El color rojo de los frutos, así como el contenido de capsaicinoides y lípidos, atrae específicamente a ciertas aves que al comerlos se encargan de dispersar sus semillas (Lizarde *et al.*, 2011; Bañuelos *et al.*, 2008; Levey *et al.*, 2006; Tewksbury y Nabhan, 2001). Esta específica relación con sus dispersores contribuye a la amplitud biogeográfica de las poblaciones en el continente americano, distribuyéndose al norte del Trópico de Cáncer extensamente desde el sur de los Estados Unidos hasta el noroeste de Sudamérica. Sus límites hacia el norte ocurren en los desiertos Sonorense y Chihuahuense, más allá de 50 km de la frontera entre México y los Estados Unidos, en los estados de Arizona, Nuevo México y Texas (Bañuelos *et al.*, 2008; Eshbaugh, 1993).

En México se encuentra en toda la zona costera del país, desde Sonora a Chiapas por el Pacífico, y de Tamaulipas a la Península de Yucatán, incluyendo Quintana Roo, por el Golfo de México (Bañuelos *et al.*, 2008; García *et al.*, 2004; Laborde y Pozo., 1984), lo que le ha conferido amplia variación genética y diversos usos (Tejas *et al.*, 2011; Hernández-Verdugo *et al.* 2001). En el Estado de Sonora se distribuye en el norte, centro y sur del estado, en los municipios cercanos a la sierra. Se le encuentra en los tipos de vegetación denominados matorral espinoso arborescente y selva baja caducifolia (Zarazúa *et al.*, 2009; CATECOCA, 1985), en altitudes que van desde los 240 a los 1000 msnm en las faldas de los cerros y barrancas o en áreas desérticas del Rio Sonora y la Sierra de Álamos (Lizarde *et al.*, 2011).

En el desierto Sonorense existen asociaciones vegetales específicas en las que se desarrolla el chiltepín compuestas principalmente por plantas herbáceas, gramíneas, arbustos y árboles principalmente. Entre estos últimos se encuentran especies como: Tepehuaje (*Lysiloma watsonii*), Mezquite, (*Prosopis velutina*), Cúmaro (*Celtis reticulata*), Chiráhui (*Acacia cochliacantha*), Garambullo (*Celtis pallida*), Encinos (*Quercus chihuahuensis*, *Quercus emoryi*), Chicura (*Ambrosia ambrosioides*), Chicurilla (*Ambrosia cordifolia*), Mauto (*Lysiloma divaricatum*), Palo Brasil (*Haematoxylon brasiletto*), Palo de Asta (*Cordia sonora*), Echo (*Pachycereus pecten-aboriginum*), Vara Blanca (*Croton dioicus*), Guázima (*Guazuma ulmifolia*), Torote Prieto (*Bursera fragilis*), Torote (*Bursera confusa*), entre otras (CONAFOR 2009; INIFAP, 2007; COTECOCA, 1986)

Por otro lado, la importancia del chiltepín desde el punto de vista científico, estriba en que se le considera la especie silvestre de las variedades de chile domesticadas que son parte del complejo *Capsicum annum* L. (Tejas *et al.*, 2011). Estudios recientes sugieren que al igual que el maíz y el frijol, los chiles cultivados (*C. annum* var. *annuum* L.) en Mesoamérica, surgieron en múltiples ocasiones de poblaciones de chiltepín silvestre con una distribución geográfica amplia, por lo que existe una interrelación y flujo genético entre los chiles domesticados, los semi-domesticados y los silvestres (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Papa *et al.*, 2003). Por otro lado, las enfermedades causadas por virus de los géneros *Begomovirus*, *Cucumovirus* y *Tymovirus*, son genética y biotecnológicamente importantes para la agricultura de las variedades domesticadas, debido a que afectan la fisiología del crecimiento, están relacionados con los patrones de riesgo de infección y con la disminución de la diversidad genética en poblaciones con distintos niveles de manejo humano (Pagan *et al.*, 2012; Pagan *et al.*, 2010).

El fruto tiene gran importancia socioeconómica y alimenticia, ya que es muy codiciado en los centros urbanos. Dependiendo de la calidad del producto y el mercado, tiene un alto precio por kilogramo alcanzando una producción

anual de 50 t (SEMARNAT, 2008). Los atributos de calidad más importantes son el grado de pungencia y el color (Montoya-Ballesteros *et al.*, 2010; Martínez *et al.*, 2006). Fresco o seco, se le utiliza como condimento y para la elaboración artesanal de salsas y encurtidos en la cocina tradicional mexicana (Montoya-Ballesteros *et al.*, 2010); además se le han atribuido algunas propiedades medicinales (Pagan *et al.*, 2010; Zarazúa *et al.*, 2009; Sánchez-Escalante *et al.*, 2005).

La capsaicina (C), dihidrocapsaicina (DHC), nordihidrocapsaicina (NHC), homocapsaicina, homodihidrocapsaicina (Lambert y Sum, 2006), son compuestos alcaloides de gran interés científico y están estrechamente relacionados con el picor del fruto (Montoya *et al.*, 2010; Martínez *et al.*, 2006; Perkins *et al.*, 2002; Reilly *et al.*, 2001). Además se les atribuyen diversas propiedades biológicas con efectos beneficiosos para la salud humana (Montoya *et al.*, 2010; Choi *et al.*, 2006; Surch y Lee, 1996). Entre estas propiedades destacan la estimulación del sistema cardiovascular (Govindarajan y Sathyanarayana, 1991) y su capacidad antiinflamatoria (Anogianaki *et al.*, 2006).

Estudios recientes indican que los frutos son ricos en carotenoides contribuyendo así a su capacidad antioxidante (Rodríguez-Maturino *et al.*, 2012). El contenido de Capsaicinoides y su grado de pungencia presenta una alta variación dependiendo del genotipo, estado de madurez, posición del fruto en la planta, lugar de recolección, periodo y temperatura de almacenamiento, entre otros (Montoya-Ballesteros *et al.*, 2010; Zewdie y Bosland, 2000a; Estrada *et al.*, 2002; Kirschbaum-Titze *et al.*, 2002), lo cual sugiere una amplia plasticidad genética y fenotípica en la especie (Blum *et al.*, 2003; Zewdie y Bosland, 2000b; Estrada *et al.*, 2002; Sung *et al.*, 2005).



## Problemática de la Supervivencia de las Poblaciones Silvestres de Chiltepín

El chiltepín silvestre y su fruto, constituyen un recurso cuyo aprovechamiento, comercialización, distribución y almacenaje está regulado por la NOM-007-Semarnat-1997 (SEMARNAT, 2008); sin embargo, se ha propuesto que en un sistema de conservación y aprovechamiento sustentable, el mantenimiento de la biodiversidad debe ser una forma de conservación *in situ* de los recursos fitogenéticos (Bran *et al.*, 2007; García *et al.*, 2005). Bajo esta perspectiva, en México en la actualidad no existen programas vigentes de protección y conservación que beneficien específicamente al chiltepín como recurso forestal, por lo que se aprovecha de manera continua e inadecuada.

La diversidad biológica provee numerosos servicios entre los que destaca la producción de alimentos (González-Jara *et al.*, 2011; Power, 2010; Rands *et al.*, 2010). Las plantas que son explotadas por el humano pueden estar bajo riesgos específicos de pérdida de diversidad asociada con cambios en su ecología (Doebley *et al.*, 2006). Recientemente, se ha sugerido que el manejo humano y la pre-domesticación del chiltepín está asociado con la reducción de sus poblaciones y con la pérdida de su variabilidad genética (González-Jara *et al.*, 2011; Rodríguez del Bosque *et al.*, 2002). El impacto a sus poblaciones está relacionado con la degradación ambiental, el pastoreo y la cosecha (Votava *et al.*, 2002; Tewksbury *et al.*, 1999).

Los chiles silvestres representan un recurso genético de gran trascendencia para futuros programas de mejoramiento genético; paradójicamente, los pronósticos sobre su supervivencia en tiempo y espacio son inciertos (Bran *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2004; Pinto, 2003). Bajo este escenario, si consideramos al chiltepín como una planta modelo en ecosistemas áridos y además un recurso forestal clave desde el punto de vista ecológico,

genético, alimenticio y económico para el estado de Sonora y México, es necesario implementar alternativas y tecnologías con enfoque sostenible que garanticen el mantenimiento de la arquitectura ecológica y la conservación del origen de este importante recurso para las futuras generaciones (Bran *et al.*, 2007).

Como parte de estos esfuerzos, en años recientes se ha incrementado el interés por el cultivo de la planta debido a la creciente demanda del fruto y a la recesión de las poblaciones silvestres (Rodríguez del Bosque *et al.*, 2005). Algunos estudios se han realizado en la cuenca del Río Sonora principalmente para describir donde crece la planta y con qué comunidades de plantas está asociada (Zarazúa *et al.*, 2009), otros se han enfocado en evaluar aspectos relacionados con la germinación, tolerancia a estrés salino, propagación por cultivo de tejidos, aclimatación y trasplante, cultivo bajo agostadero, así como su caracterización genética para el establecimiento de plantaciones (López-Aguilar *et al.*, 2012; Tejas *et al.*, 2011; Valdez-Bustos *et al.*, 2009; CONAFOR, 2009; Hernández-Verdugo *et al.*, 2004).

Sin embargo, esta especie se considera como una variedad semi-domesticada (Lizarde *et al.*, 2011) debido a que los conocimientos relacionados con los requerimientos específicos de suelo, humedad, temperatura, radiación, entre otros, así como el manejo de la especie en cultivo o silvestre, son aún muy limitados (Hernández-Verdugo *et al.*, 2012; García *et al.*, 2010; Montes *et al.*, 2006; CONAFOR, 2009).

Múltiples factores determinan la viabilidad y continuidad de la especie en condiciones naturales, las plantas pueden comportarse como arbustivas perennes y crecer a partir de brotes vegetativos en los tallos o propagarse por semillas, las cuales pueden exhibir latencia (OECD, 2006; AZGFD, 2003; Bosland y Votava, 2000). Por lo tanto su germinación es variable y depende de factores intrínsecos (fisiológicos, hormonales, genéticos), de factores extrínsecos ambientales como la radiación, la temperatura, la humedad (García *et al.*, 2010; Sánchez *et al.*, 2008; Hilhorst., 2007; Cadman *et al.*, 2006; Miller y

Lewis, 2006; Kucera *et al.*, 2005; Hernández-Verdugo *et al.*, 2001,2004), así como del consumo del fruto por mamíferos depredadores o aves que dispersan la semilla a lugares sombreados específicos donde pueden germinar y establecerse (Tewksbury y Nabhan, 2001).

En el desierto Sonorense, el chiltepín crece bajo el dosel de “plantas nodriza”, principalmente árboles y arbustos (Lizarde, *et al.*, 2011; Bañuelos *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2006). El dosel de estas plantas influye en la atenuación de la cantidad de radiación que alcanza los estratos más bajos de vegetación asociada y es particularmente crítico en la determinación de la frecuencia, distribución y productividad de las plantas (Wayne y Van Auken, 2012; Battaglia *et al.*, 2003); Sin embargo, poco se sabe sobre la cantidad de cobertura foliar que alcanzan las “plantas nodrizas” durante la etapa de brotación, crecimiento y actividad fotosintética de las plantas de chiltepín y como esta cobertura influye en los niveles de radiación que llega a las plantas.

Por otra parte, se ha mencionado que las plantas de chiltepín en algunas regiones pueden florecer a partir de mayo, fructificando a partir de julio y prolongándose hasta diciembre (Bañuelos *et al.*, 2008; AZGFD, 2003). Sin embargo en ecosistemas áridos como el desierto Sonorense, el clima se caracteriza por tener patrones climáticos extremos (Davey *et al.*, 2007; Mau-Crimmins *et al.*, 2005) que afectan de manera crítica el ciclo de vida de los organismos (Angert *et al.*, 2010; Huxman *et al.*, 2004; Noy-Meir, 1973). En ese sentido, del chiltepín silvestre poco se sabe sobre la influencia de la dinámica temporal de factores microambientales como la radiación, temperatura y la humedad relativa sobre el comportamiento fenológico y actividad fotosintética de las plantas, así mismo poco se sabe sobre las características cinéticas de la fotosíntesis y sus parámetros como la velocidad de carboxilación de la enzima Rubisco, la velocidad del transporte de electrones y los puntos de compensación por CO<sub>2</sub> y radiación. La investigación y conocimiento sobre estos aspectos es fundamental para futuras estrategias de reintroducción, manejo y/o conservación *in situ*, así como también para el desarrollo de protocolos para su

cultivo y aprovechamiento, como ha sido propuesto con otras plantas (Shi-Bao Zhang y Lu-Xi, 2012; Shi-Bao *et al.*, 2005).

## Fotosíntesis y Productividad de las Plantas: Factores Ambientales Determinantes

La fotosíntesis es el único mecanismo natural para la conversión de la energía proveniente del sol en energía química y ocurre en las plantas. En un ambiente dado, hay una correlación directa entre el crecimiento, la productividad y la fotosíntesis neta, debido a que al menos el 90-95% de la biomasa vegetal terrestre es derivada de la asimilación de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) atmosférico mediante la fotosíntesis (Chandra *et al.*, 2008; Zelitch, 1975). Es un proceso extremadamente importante para la captura, acumulación y reciclaje del carbono en la biosfera (Zheng *et al.*, 2012; Tuittila y Vasander, 2004; Qi *et al.*, 2012) y por lo tanto, es crítico para la sobrevivencia, prosperidad y desarrollo de todas las formas de vida en el planeta (Zheng *et al.*, 2012; Akram *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2004).

La habilidad de las plantas para adaptarse y sobrevivir a variaciones ambientales está directa o indirectamente asociada con su capacidad de modular procesos que involucran el intercambio de gases como la fotosíntesis, la respiración y la transpiración (Chandra *et al.*, 2008; Ayuko *et al.*, 2008; Dieleman y Meinen, 2008; Kruse *et al.*, 2008). Estos procesos afectan profundamente la bioquímica y fisiología a nivel de hojas individuales y consecuentemente el crecimiento, fisiología y productividad completa reflejada en la distribución de biomasa vegetativa y reproductiva en las plantas en general (Chandra *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger 2006; Ho *et al.*, 1989).

La investigación sobre las características de la fotosíntesis, el intercambio de gases y la dinámica espacio-temporal de factores ambientales y ecológicos se han convertido en los componentes primarios en estudios eco-

fisiológicos recientes (Jiang-Bao *et al.*, 2011). Estos procesos proveen información fundamental para entender sobre la funcionalidad de las plantas en condiciones ambientales variantes, representan la fuente primaria de carbono y desempeñan un rol prominente en la logística del crecimiento y productividad vegetal (Chandra *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger 2006). Adicionalmente la información sobre estos procesos es útil para la caracterización y selección de plantas adaptadas a un ambiente en particular y consecuentemente establecer condiciones para su aprovechamiento y/o cultivo (Chandra *et al.*, 2008; Monclus *et al.*, 2006; Joshi y Palni 2005).

El flujo de radiación solar es la fuente más importante de energía consumida en los diferentes procesos físicos, químicos y biológicos sobre la superficie de la tierra (Nicoleta *et al.*, 2009). En el caso de las plantas, la radiación solar influye en el crecimiento y desarrollo de las plantas porque está directamente relacionada con la fotosíntesis, el fototropismo y con los procesos morfogenéticos (Debiasi *et al.*, 2002; Chory, 1997). Estos fenómenos en conjunto dan origen a la construcción, forma, posición y composición química de órganos, hojas y tallos, y también están relacionados con la duración del periodo vegetativo, la resistencia a diferentes tipos de estrés y finalmente con el nivel y la calidad de la cosecha (Nicoleta *et al.*, 2009). La radiación fotosintéticamente activa (RFA) es la porción espectral de la radiación solar total entre los 400-700 nm de longitud de onda, la cual es aprovechada por las plantas en los procesos fisiológicos y bioquímicos durante la fotosíntesis (Tserenpurev *et al.*, 2012; Ross y Sulev, 2000; McCree, 1972).

Estos límites que definen la RFA son tratados en términos de energía en forma de fotones (Qin *et al.*, 2012; Ross y Sulev 2000), por lo que el flujo de fotones fotosintéticos (PPFD, por sus siglas en inglés) está definido por su densidad:  $1 \mu\text{mol fotones m}^2 \text{ s}^{-1} = 6.022 \times 10^{17} \text{ fotones m}^2 \text{ s}^{-1} = 1 \mu\text{E m}^2 \text{ s}^{-1}$  (Alados *et al.*, 2000). En general, la RFA es utilizada en los procesos fotosintéticos por las plantas como fuente de energía para la conversión del CO<sub>2</sub> atmosférico y el agua en compuestos orgánicos simples como los

azúcares (Tserenpurev *et al.*, 2012). Estos azúcares simples son utilizados para la síntesis de una gran cantidad de moléculas distintas utilizadas en los procesos metabólicos y estructurales requeridos para el crecimiento y desarrollo, la respiración, así como en productos de almacenamiento o de polímeros estructurales que son parte de la biomasa vegetal acumulada (Tserenpurev *et al.*, 2012; Jacovides *et al.*, 2004; Udo y Aro, 1999).

Por lo tanto, factores como la calidad, intensidad, dirección, duración y composición espectral de la RFA son distintos de acuerdo a las coordenadas geográficas, a la fisiografía y topografía de cada región y son de los principales factores limitantes para el crecimiento y productividad de las plantas (Nicoleta *et al.*, 2009) debido a que interfieren en la fisiología y respuestas metabólicas de las plantas en un ambiente dado (Debiasi *et al.*, 2002; Chory, 1997).

La estimación y el claro entendimiento de la RFA como un componente y una variable ambiental clave es requerida para muchas aplicaciones en varios campos de investigación (Qin *et al.*, 2012; Wan *et al.*, 2008; Alados *et al.*, 2000), como por ejemplo, los estudios relacionados con la radiación climática global, la estimación de la producción de la vegetación mediante sensores remotos, los regímenes de radiación y la fotosíntesis en doseles completos de vegetación, la aplicación de modelos para la estimación y predicción de la productividad de las plantas y en estudios relacionados con el intercambio de gases entre los ecosistemas y la atmósfera (Tserenpurev *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2005; Jacovides *et al.*, 2004; Frouin y Pinker, 1995; Pinker y Laszlo, 1992).

Por otro lado, debido a que los parámetros clave del proceso fotosintético durante la respuesta a la RFA y al CO<sub>2</sub> no pueden medirse directamente, éstos se ajustan mediante modelos matemáticos (Zheng *et al.*, 2012). Estos modelos de la fotosíntesis han mostrado ser de gran utilidad para la predicción del crecimiento vegetal y la evaluación de la productividad de ecosistemas bajo diferentes condiciones climáticas a nivel local, regional o global y pueden ser aplicados, ya sea específicamente en hojas o escalas más grandes como un dosel de vegetación (Zheng *et al.*, 2012; Kull y Kruijt, 1998; Denning *et al.*,

1996; Leuning, 1995; Raich *et al.*, 1991; Running y Gower, 1991). Se sabe por ejemplo, que las concentraciones elevadas de CO<sub>2</sub> incrementan la asimilación fotosintética de carbono, lo que repercute en la fisiología del crecimiento y productividad vegetal (Chandra *et al.*, 2008). Sin embargo, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> puede verse condicionada tanto por limitaciones estomáticas (Wilson *et al.*, 2000), como por limitaciones bioquímicas (Sharkey, 1985) que responden a diversos factores ambientales tales como la RFA, la humedad relativa y la propia concentración de CO<sub>2</sub>.

Con la introducción del modelo de la fotosíntesis propuesto por Farquhar *et al.* (1980), las mediciones del intercambio gaseoso y particularmente, la respuesta de la fotosíntesis neta ( $A_n$ ) a la concentración subestomática de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ), es decir la curva ( $A-C_i$ ), ha sido extensamente utilizada para la parametrización de la fotosíntesis a nivel de hojas individuales (Flexas *et al.*, 2007). El análisis de esta curva permite la determinación de las velocidades de carboxilación de la enzima Rubisco (Ribulosa-bifosfato carboxilasa-oxigenasa,  $V_{cmax}$ ), la regeneración de la RuBP (Ribulosa-bifosfato), la velocidad máxima de transporte de electrones ( $J_{max}$ ) y la velocidad en la utilización de las triosas-fosfato en el ciclo de Benson-Calvin ( $V_{TPU}$ ) (Flexas *et al.*, 2007).

Estos parámetros han probado ser muy útiles para el desarrollo de modelos de predicción de la asimilación de CO<sub>2</sub> para distintos cultivos (Flexas *et al.*, 2007; Díaz-Espejo *et al.*, 2006) y para especies silvestres (Flexas *et al.*, 2007; Xu y Baldocchi, 2003) ya que ayudan a determinar los efectos del cambio climático en la fotosíntesis (Flexas *et al.*, 2007; Sabaté *et al.*, 2002) sobre bases fisiológicas sólidas que pueden ser escaladas desde hojas hacia la planta completa y/o modelos de asimilación de carbono a nivel de ecosistemas (Flexas *et al.*, 2007; Woodward *et al.*, 1995). También han probado ser útiles para determinar la influencia de diferentes tipos de estrés como sequía, salinidad, temperaturas extremas, restricciones de luz, deficiencia de nutrientes y estrés biótico sobre la capacidad y eficiencia fotosintética (Flexas *et al.*, 2007; Zhou *et*

*al.*, 2004; Warren, 2004; Centritto *et al.*, 2003; Schultz, 2003; Sampol *et al.*, 2003; Wilson *et al.*, 2000).

Por otro lado, la determinación de las curvas de fotosíntesis neta en respuesta a la luz incidente (A-RFA) son importantes para la comprensión de la eficiencia fotoquímica del proceso fotosintético y para el entendimiento de la relación entre la irradiación y la velocidad fotosintética dirigida por el flujo energético de los fotones (Zipiao *et al.*, 2010). Cuando las hojas se exponen a la RFA y conforme su intensidad se incrementa, ésta irradiancia pasa a través del punto de compensación por luz de la fotosíntesis y es entonces cuando la fotosíntesis neta se incrementa a la par del incremento en la irradiación. A niveles altos de RFA, la captura neta de CO<sub>2</sub> se incrementa hasta alcanzar su punto de saturación (Zipiao *et al.*, 2010). En este punto la captura neta de CO<sub>2</sub> cesa y bajo ciertas condiciones estos incrementos provocan daño por foto-inhibición del aparato fotosintético (Zhou *et al.*, 2007). Las respuestas fisiológicas en respuesta a la RFA pueden ocurrir de manera interactiva y están asociadas a la parcial desactivación de componentes clave del aparato fotosintético por fotoinhibición (Zipiao *et al.*, 2010; Marshall y Biscoe, 2000).



## **HIPÓTESIS**

El análisis de los factores ambientales asociados al intercambio de gases, permitirá identificar aquellos que modifican la actividad fotosintética y el comportamiento fenológico del chiltepín silvestre

## **OBJETIVOS**

### General

Conocer el comportamiento fenológico del chiltepín silvestre en relación a la dinámica temporal de los factores ambientales asociados al intercambio de gases, así como caracterizar las propiedades cinéticas de la fotosíntesis.

### Específicos

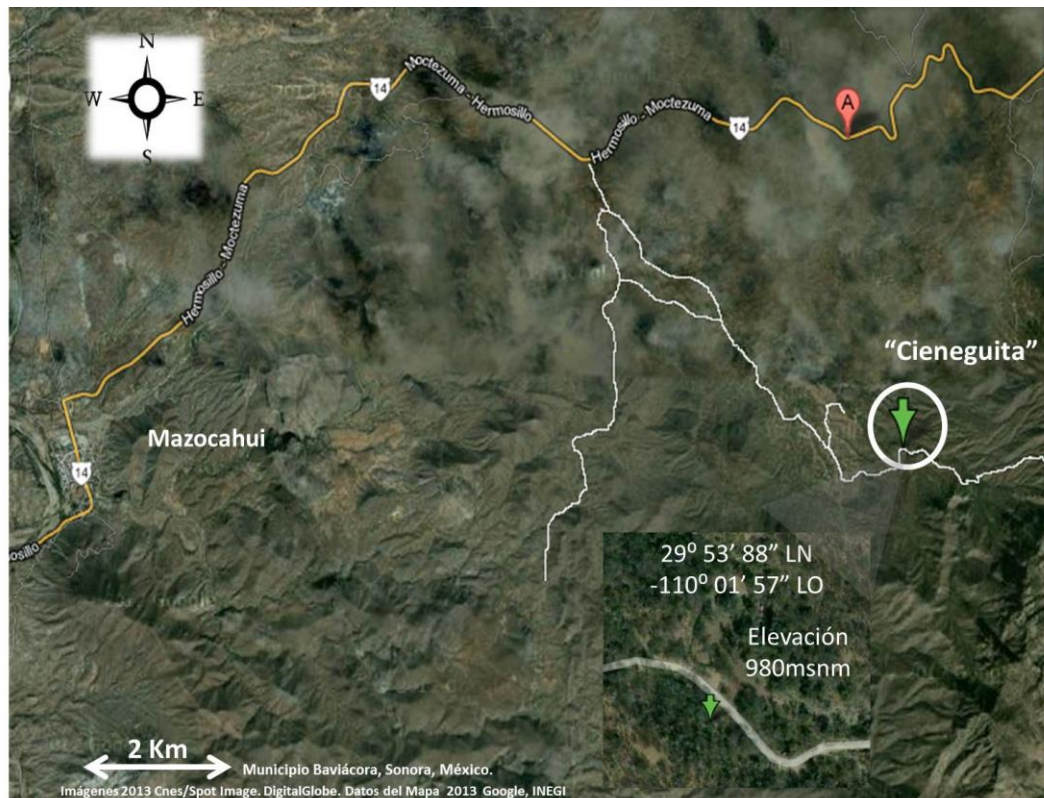
1. Describir el comportamiento fenológico temporal del chiltepín silvestre
2. Cuantificar la dinámica temporal de la radiación fotosintéticamente activa, el índice de intercepción de radiación, la humedad relativa ambiental y del suelo, la temperatura ambiental y el índice de cobertura del follaje de las plantas nodriza asociadas
3. Cuantificar la dinámica diurna y temporal en el intercambio de gases y fotosíntesis
4. Cuantificar las cinéticas fotosintéticas en respuesta al  $\text{CO}_2$  y a la radiación fotosintéticamente activa

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Descripción del Área de Estudio

La presente investigación se realizó durante las cuatro estaciones del año consideradas en el tiempo universal (UT, por sus siglas en inglés) astronómico para el hemisferio norte. Se realizaron monitoreos periódicos (~22 d), comenzando a principios del otoño en octubre del 2012 y terminando a principios de otoño en octubre del 2013. El área de estudio se localiza en “La Cieneguita” (29° 53' 88" N, -110° 01' 57" O), a 12 km del poblado de Mazocahui, Municipio de Baviácora, Sonora, México. Esta zona está comprendida en la cuenca hidrológica del Río Sonora-Banámichi de la subprovincia de Sierras y Valles del Norte del desierto Sonorense, perteneciente a la Sierra Madre Occidental en Sonora, México (Figura 1). La región tiene elevaciones montañosas mayores a los 1000 msnm hacia el norte y menores a los 1000 msnm hacia el sur (INEGI 2000c, 2001d). El clima es cálido en verano con temperaturas mínimas y máximas promedio anuales entre los 25-41°C y templado a frío en invierno con temperaturas mínimas y máximas promedio anuales entre los -3 y -18°C, con precipitaciones en los meses de mayo a octubre con algunas lluvias invernales (CONAGUA, 2013; INEGI 1980a, 2000a). Un análisis previo de suelo y vegetación en el área de estudio indica que con respecto al suelo, las plantas crecen en regosoles y litosoles poco desarrollados, con material suelto, delgados (con menos de 10 cm de profundidad), de textura franco-arenosa, de pH neutro a ligeramente ácido, 5.7% de materia orgánica, niveles ligeramente bajos de macronutrientes (N-P-K) y ligeramente altos de sales solubles (Ca<sup>++</sup>:Mg<sup>++</sup>:Na<sup>+</sup>), respecto a los valores de referencia (Cuadro 1).

En cuanto a su vegetación, el área de estudio se caracteriza por la presencia de matorral espinoso subtropical compuesto principalmente por plantas herbáceas, gramíneas y especies perennes (CATECOCA, 1986). En el sitio domina el estrato arbustivo y está constituido por especies como *Croton flavescens* (Vara Prieta), *Celtis reticulata* (Cúmaro) y específicamente por *Capsicum annum var. glabriusculum* (Chiltepín). En esta zona el chiltepín crece bajo el dosel de una vegetación arbórea caducifolia constituida principalmente por *Prosopis velutina* (mezquite). Aunque también otras especies caducifolias como *Quercus chihuahuensis* y *Acacia cochliacantha* se pueden encontrar en esta zona de distribución de plantas de chiltepín silvestre (Cuadro 2).



**Figura 1.** Mapa de localización geográfica del área de estudio en "La Cieneguita", poblado de Mazocahui, Municipio de Baviácora, Sonora, México.

**Cuadro 1.** Valores de fertilidad y salinidad de suelo de la zona núcleo donde se desarrolla el chiltepín silvestre en la localidad de “La Cieneguita”, Mazocahui, Municipio de Baviácora, Sonora, México.

F E R T I L I D A D													
MO	PH	CE	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	P-PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	K	Ca	Mg	S	Fe	Cu	Zn	Mn	Na
%		ds m <sup>-1</sup>	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm
5.36	6.96	1.32	25.4	13.6	110	2970	210	25	20.5	1.1	10.6	46.7	54
NR 2	7	1	35	30	150	1600	250	70	6	2	1.8	7	<100

S A L I N I D A D																
PH	CE	RAS	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Cl <sup>-</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	ARCILLA	LIMO	ARENA	
SAT	ds m <sup>-1</sup>		meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	meq/lt	%	%	%	
7	1.32	0.64	2.13	0.11	2.22	0	4.2	4.6	1.5	0.86	8.81	2.06	7	18	75	
NR 7	1	<5	3	0.1	2	<1	<3	<5	<5	0.5	5	2				

NR: niveles de referencia; ppm: partes por millon; meq/lt: miliequivalentes por litro

**Cuadro 2.** Composición y valor de importancia de la vegetación asociada en la zona núcleo y colindante de chiltepín silvestre

Especie	Valor de Importancia
	(Escala 1-300)
<i>Croton flavescens</i>	64
<i>Celtis reticulata</i>	38
<b><i>Capsicum annum</i> var. <i>glab.</i></b>	35
<i>Jatropha cordata</i>	27
<i>Acacia cochliacantha</i>	22
<i>Ambrosia ambrosioides</i>	19
<i>Acacia farnesiana</i>	18
<b><i>Prosopis velutina</i> *</b>	14
<i>Quercus chihuahuensis</i>	13
<i>Havardia mexicana</i>	12
<i>Erythrina flabelliformis</i>	9
<i>Ceiba acuminata</i>	8
<i>Lysiloma watsonii</i>	8
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	5
<i>Randia thurberi</i>	4
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	4
<i>Bursera laxiflora</i>	-
<i>Ipomoea arborescens</i>	-
<i>Hyptis emoryi</i>	-
<i>Dodoneae viscosa</i>	-

\* Nodrizza dominante

## Descripción de la Fenología Estacional del Chiltepín Silvestre

Se utilizó la escala general para la descripción de etapas de desarrollo en plantas dicotiledóneas (Meier, 2001). Se obtuvieron fotografías y realizaron observaciones en cada fecha de monitoreo (~22d) en las plantas de chiltepín donde se cuantificaron los parámetros ambientales y adicionalmente en otras plantas presentes en el mismo sitio de estudio con la finalidad de obtener mayor amplitud y certeza en las observaciones del comportamiento fenológico de los individuos.

### Cuantificación de la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA)

Para las mediciones de la RFA se utilizó un equipo LI-191SA Line quantum Sensor (LI-COR, Inc. USA). Se evaluaron plantas de chiltepín silvestre con una distribución espacial heterogénea bajo del dosel de las plantas “nodriza”. En la base de cada planta se colocó un soporte metálico y de acuerdo a la orientación de la salida y puesta del sol, se midió la RFA instantánea en los ángulos 45° este, 90° cenit, 45° oeste, así como la radiación reflejada por el suelo. En cada uno de los fotoperiodos muestreados (~22 d), las lecturas se realizaron cada dos horas, de 07:00 h a 17:00 h. Fuera del dosel de las plantas nodriza, la RFA se registró en un sitio abierto, cercano a las plantas bajo estudio y sin interferencia de luz.

## Cuantificación del Índice de Cobertura del Follaje (ICF) de las Plantas Nodrizas y la Fracción de Cielo Visible al Sensor (FCVS)

Para la cuantificación del ICF (dosel) de las plantas “nodriza”, se utilizó un sensor óptico de visión hemisférica LI-2000 Plant Canopy Analyzer (LICOR Inc. USA), el cual calcula la atenuación de la radiación difusa (<490nm) y la FCVS utilizando 5 ángulos cenitales: 7<sup>0</sup>, 23<sup>0</sup>, 38<sup>0</sup>, 53<sup>0</sup> y 68<sup>0</sup>. Estas mediciones se realizaron a partir de que las plantas nodriza perdieron completamente el follaje y hasta que se cubrió completamente de nuevo el dosel. Dichas determinaciones se realizaron en las orientaciones Norte, Sur, Este y Oeste, utilizando un bloqueador o capucha de 90<sup>0</sup> para remover al operador de la visión del sensor y reducir la fracción de cielo visible al sensor de acuerdo a los protocolos de (LICOR Inc. USA, 1992). Adicionalmente, se tomaron fotografías panorámicas del dosel de las plantas nodriza con una cámara digital Sony DSLR-A100 a fin de obtener una representación visual de los cambios temporales en el ICF y la FCVS.

## Cuantificación de la Temperatura (T), Humedad Relativa (HR) del Aire y Presión de Humedad en el Suelo (PHS)

Las mediciones de la T y HR del ambiente se registraron con una mini-estación meteorológica HOBO U12, la cual se colocó cerca de las plantas de chiltepín y se programó para realizar lecturas cada 15 min durante todo el desarrollo del estudio. La humedad en el suelo se midió bajo el método tensiométrico (PHS=presión de humedad del suelo), utilizando el equipo Tensiometer model-LT (The Irrrometer Company, Riverside, CA). Estas

mediciones se realizaron al inicio de la primavera, en el momento en que por observación directa se detectó el desarrollo de las primeras hojas en los brotes vegetativos iniciales de las plantas. El equipo se colocó a una profundidad aproximada de 25 cm y se realizaron lecturas puntuales (n=3) en cada fecha de monitoreo a fin de observar las variaciones en el día y obtener un promedio.

### Medición del Intercambio de Gases

Para realizar estas mediciones se utilizaron plantas ubicadas en el mismo sitio donde se midió la  $RFA_i$  y el ICF. Se cuantificaron los cambios diurnos en el intercambio de gases, utilizando hojas maduras y completamente extendidas. Se utilizó un equipo LI-6400XT Portable Photosynthesis System (LICOR. Inc. USA), acoplado a una cámara de asimilación: 6400-15 Extended Reach Chamber diseñada con 1.0 cm de apertura, posicionada a 8.5 cm del cuerpo principal del IRGA y con ventanas de Propafilm®, que permiten la transmisión de luz y tienen mínima retención de temperatura y poca absorción de humedad. En condiciones naturales, de temperatura, luz,  $CO_2$  y un flujo de  $500 \mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$ , se realizaron lecturas a las 11:00, 14:00 y 17:00 horas para obtener los siguientes parámetros: fotosíntesis neta ( $A_n$ ), transpiración (E), conductancia estomática (gs), temperatura foliar ( $^{\circ}C$ ), radiación fotosintéticamente activa instantánea (RFA) y el déficit de presión de vapor (Kpa). Para todas las mediciones se fijó un coeficiente de variación <2%.

### Obtención de las Cinéticas en Respuesta al $CO_2$ y a la RFA

Se utilizó un equipo LI-6400XT Portable Photosynthesis System (LICOR. Inc. USA), acoplado con una cámara de asimilación 6400-02B LED Cool Light



Source, que provee un amplio rango de intensidades de radiación fotosintéticamente activa (RFA) desde los 0 hasta los 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , además de controlar el flujo de aire y humedad, manteniendo estable la fracción molar de  $\text{H}_2\text{O}$  (desiccant), el suministro de  $\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2$  mixer) y la temperatura (dual Peltier devices). Las cinéticas fotosintéticas en respuesta a diversas intensidades de radiación (cinética An-RFA) y concentraciones de  $\text{CO}_2$  intercelular (cinética An- $C_i$ ), se obtuvieron al inicio del estudio en el otoño (día 279). La cinética An- $C_i$  se realizó manteniendo constante la RFA incidente en la hoja ( $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), la temperatura ( $33.97 \pm 0.12^\circ\text{C}$ ), la humedad relativa ( $31.54 \pm 0.96\%$ ), con un flujo de  $500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En intervalos de 2 min se programaron los niveles de  $C_i$  desde 0 hasta  $1600 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  en el siguiente orden: 400, 300, 200, 100, 50, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 y 1600. La cinética An-RFA se realizó manteniendo constante la concentración de  $\text{CO}_2$  ( $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), la temperatura ( $34.83 \pm 0.55^\circ\text{C}$ ) y la humedad relativa ( $26.01 \pm 5.75\%$ ). En intervalos de 2 min por nivel, se programaron los niveles de RFA desde 0 hasta  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en el siguiente orden descendente: 2000, 1500, 1000, 500, 400, 300, 200, 100, 50, 20 y 0.

## Análisis de Datos

### **Radiación fotosintéticamente activa (RFA)**

Las lecturas instantáneas de la RFA ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de cada fotoperiodo muestreado ( $n=17$ ) se integraron y expresaron como radiación fotosintéticamente activa diaria Integral RFA $_i$  ( $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ). Se promediaron las lecturas instantáneas obtenidas de los ángulos ( $45^\circ$ ), ( $90^\circ$ ), ( $45^\circ$ ), ( $90^\circ$ ) ( $n=4$ , 3 repeticiones por ángulo) para obtener valores puntuales de la RFA instantánea total disponible dentro del dosel. Con estos promedios se realizó la conversión de la RFA instantánea a RFA $_i$  para un fotoperiodo de 12 h, utilizando la

ecuación:  $\Sigma \text{RFA} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}) \times 0.0864$ ; donde el factor 0.0864 = es el número total de segundos en un día dividido entre 1,000,000 (Licor INC., 2013; Torres *et al.*, 2013; Korczynski *et al.*, 2002; ). Se realizó estadística descriptiva para obtener la media y desviación estándar de la  $\text{RFA}_i$  para cada fecha de monitoreo.

### **Índice de intercepción de radiación (IIR)**

Se calculó el IIR con la ecuación  $\text{IIR}\% = \frac{\text{RFA total por encima del dosel} - \text{RFA total por debajo del dosel}}{\text{RFA total por encima del dosel}} \times 100$  (Awal *et al.*, 2005; Flenet *et al.*, 1996). Se realizó estadística descriptiva para obtener la media y desviación estándar del IIR para cada fecha de monitoreo.

### **Índice de cobertura del follaje (ICF) y fracción de cielo visible el sensor (FCVS)**

Se realizó estadística descriptiva para el análisis de los cambios temporales en el  $\text{ICF} = \text{m}^2/\text{m}^2$  y la  $\text{FCVS} = \%$ , se obtuvo la media y desviación estándar para cada fecha de monitoreo. Adicionalmente se realizó un análisis de regresión lineal para estimar la correlación entre el tiempo versus el ICF y la FCVS.

## **Temperatura (T) y humedad relativa (HR) ambientales**

Los cambios temporales en la  $T=^{\circ}\text{C}$  y  $\text{HR}=\%$  del ambiente se presentan en una línea continua en el tiempo a fin de observar las tendencias mínimas y máximas alcanzadas.

## **Presión de humedad del suelo (PHS)**

Se realizó estadística descriptiva para obtener la media y desviación estándar de la  $\text{PHS}=\text{Kpa}$ .

## **Intercambio de gases**

Para el análisis de los cambios temporales en la fotosíntesis neta diaria, se integraron las mediciones instantáneas de fotosíntesis neta ( $A_n$ ) y se expresaron como fotosíntesis neta integral  $A_{n_i}=\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Rosati *et al.*, 2004). Se realizó estadística descriptiva para obtener la media y desviación estándar de la  $A_{n_i}$  para cada fecha de monitoreo. Para el análisis de los cambios diurnos en el intercambio de gases, con los datos de  $A_n$ ,  $E$  y  $\text{RFA}$  se calculó el uso eficiente de agua ( $\text{UEA}=A_n/E$ ) y el uso eficiente de radiación ( $\text{UER}=A_n/\text{RFA}$ ) de acuerdo a (Evrendilek *et al.*, 2008). Se realizó estadística descriptiva para obtener el promedio y desviación estándar del déficit de presión de vapor ( $\text{DPV}$ ) y la radiación fotosintéticamente activa instantánea ( $\text{RFA}$ ). Se realizó un ANOVA de dos vías para un DCA, teniendo como factores variables el día del año y la hora del día y como variables de respuesta, la fotosíntesis

neta ( $A_n = \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), la conductancia estomática ( $g_s = \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), el uso eficiente agua (UEA =  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y el uso eficiente de radiación (UER =  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Adicionalmente, se realizó un análisis de regresión lineal para estimar la correlación entre la temperatura del aire ( $T_a = ^\circ\text{C}$ ) y la temperatura foliar ( $T_f = ^\circ\text{C}$ ) así como de la temperatura foliar ( $T_f = ^\circ\text{C}$ ) y la fotosíntesis neta ( $A_n$ ). Todos los datos ambientales y de intercambio de gases se analizaron utilizando el programa NCSS 2007.

### Cinéticas fotosintéticas

Para el análisis de la cinética (An-RFA), se utilizó el algoritmo Light Response Curve Fitting v1.0 para la optimización y resolución de problemas no lineales (<http://landflux.org/Tools.php>), que aplica el ajuste para una hipérbola no-rectangular (Zufferey *et al.*, 2000; Thornley, 1996; Marshall y Biscoe, 1980; Prioul y Chartier, 1977). Dicho modelo y sus parámetros están determinados por las siguientes ecuaciones:

$$A_n\text{-RFA} = \frac{\Phi \text{ RFA} + A_{\text{max}} + R_d - ((\Phi \text{ RFA} + A_{\text{max}} + R_d)^2 - 4 \Phi \text{ RFA} \theta (A_{\text{max}} + R_d))^{1/2}}{2 \theta} - R_d$$

$$\text{PCL} = \frac{R_d (R_d \theta - A_{\text{max}})}{\Phi (R_d - A_{\text{max}})} \quad (1)$$

Donde: An-RFA, es la fotosíntesis neta ( $A_n = \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (RFA); PCL ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), es el punto de compensación por luz;  $A_{\text{max}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), es la tasa neta máxima de asimilación alcanzada por saturación de luz a una temperatura dada;  $\Phi$  ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol fotones}^{-1}$ ), es la pendiente inicial de la curva equivalente al rendimiento cuántico del proceso; RFA ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), es la densidad de flujo fotónico de la Radiación Fotosintéticamente Activa;  $R_d$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), es la respiración

mitocondrial en presencia de luz a una temperatura dada;  $\theta$  es un parámetro adimensional que describe la convexidad de la curva en respuesta a la RFA (Leverenz, 1988).

Se determinaron cuatro parámetros fotosintéticos:  $A_{max}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $R_d$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $\Phi$  ( $\text{mol/mol}^{-1}$ ) y el PCL ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Para el análisis de las cinéticas (An-Cc), la concentración cloroplástica de  $\text{CO}_2$  (Cc) se calculó utilizando la ecuación [ $C_c = C_i - A/g_m$ ] (Sharkey *et al.*, 2007) y se utilizó el algoritmo A/C<sub>i</sub> response curve fitting 10.0 para la optimización y resolución de problemas no lineales (<http://landflux.org/Tools.php>), que aplica el ajuste para una hipérbola no-rectangular mediante las ecuaciones del modelo bioquímico de la fotosíntesis [Farquhar-von Caemmerer & Berry (FvCB)] propuesto por Farquhar *et al.* (1980), modificado por Ethier y Livingston (2004). De acuerdo con este modelo, la velocidad de asimilación neta de carbono fotosintético en hojas de plantas C3 es controlado por la luz interceptada, el  $\text{CO}_2$ , la temperatura y la humedad relativa, así como de procesos internos en la hoja definidos por la velocidad de asimilación fotosintética neta (An) limitada por la carboxilación catalizada por la enzima Rubisco (Ribulosa-Bifosfato-Carboxilasa-Oxigenasa, Ac), la regeneración de la RuBP (Ribulosa-1,5-Bifosfato, Aj) controlada por el transporte de electrones, o por la velocidad de utilización de las triosas-fosfato (TPU).

Sin considerar la posible limitación impuesta por la velocidad de utilización de las triosas fosfato (TPU) sobre el proceso fotosintético a altas concentraciones de  $\text{CO}_2$ , (Ethier y Livingston, 2004; Harley y Sharkey, 1991), la velocidad de asimilación neta en hojas está dada por las siguientes ecuaciones:

$$A_n = \min \{A_c, A_j\}$$

$$A_c = \frac{(C_i - \Gamma^*) V_{cmax}}{C_i + K_m(CO_2)_i} - R_d$$

$$A_j = \frac{(C_i - \Gamma^*) J/4}{C_i + 2 \Gamma^*} - R_d$$

(2)

Donde:  $A_n$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), es la velocidad de asimilación neta ;  $\min \{ \}$  denota “el mínimo de” ;  $A_c$ , es la velocidad de asimilación de  $\text{CO}_2$  (limitada por la enzima Rubisco) ;  $A_j$ , es la velocidad de asimilación de  $\text{CO}_2$  (limitada por la regeneración de RuBP y la disponibilidad de luz) ;  $C_i$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), es la concentración de  $\text{CO}_2$  en el espacio intercelular ;  $\Gamma^*$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), es el punto de foto-compensación cloroplástico de  $\text{CO}_2$  ;  $\Gamma$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), es el punto de compensación por  $\text{CO}_2$ ;  $V_{cmax}$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), es la máxima velocidad de carboxilación de la enzima Rubisco ;  $J$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) es la velocidad potencial del transporte de electrones a saturación de  $\text{CO}_2$  que a su vez, es dependiente de la radiación fotosintéticamente activa incidente ( $RFA_i$ );  $R_d$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), es la respiración mitocondrial del  $\text{CO}_2$  en presencia de luz resultante de procesos distintos a la fotorespiración;  $K_m (\text{CO}_2)_i$  es la constante aparente de Michaelis-Menten de la Rubisco para el  $\text{CO}_2$  evaluada en  $C_i$ . Se determinaron cuatro parámetros fotosintéticos:  $V_{cmax}$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $J_{max}$  ( $\mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $\Gamma$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) y  $R_d$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Ethier y Livingston, 2004).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Dinámica Temporal de la Actividad Fotosintética y el Comportamiento Fenológico del Chiltepín Silvestre

**Etapas fenológicas.** Las diferentes etapas fenológicas de la planta de chiltepín se muestran en la Figura 2, comenzando de izquierda a derecha en la etapa de maduración del fruto (otoño del 2012), senescencia, brotación, desarrollo de las primeras hojas, desarrollo vegetativo, desarrollo de flores y frutos y nuevamente la etapa de maduración (otoño del 2013). El Cuadro 3 muestra la descripción de las características más importantes en cada una de las etapas fenológicas de las plantas.

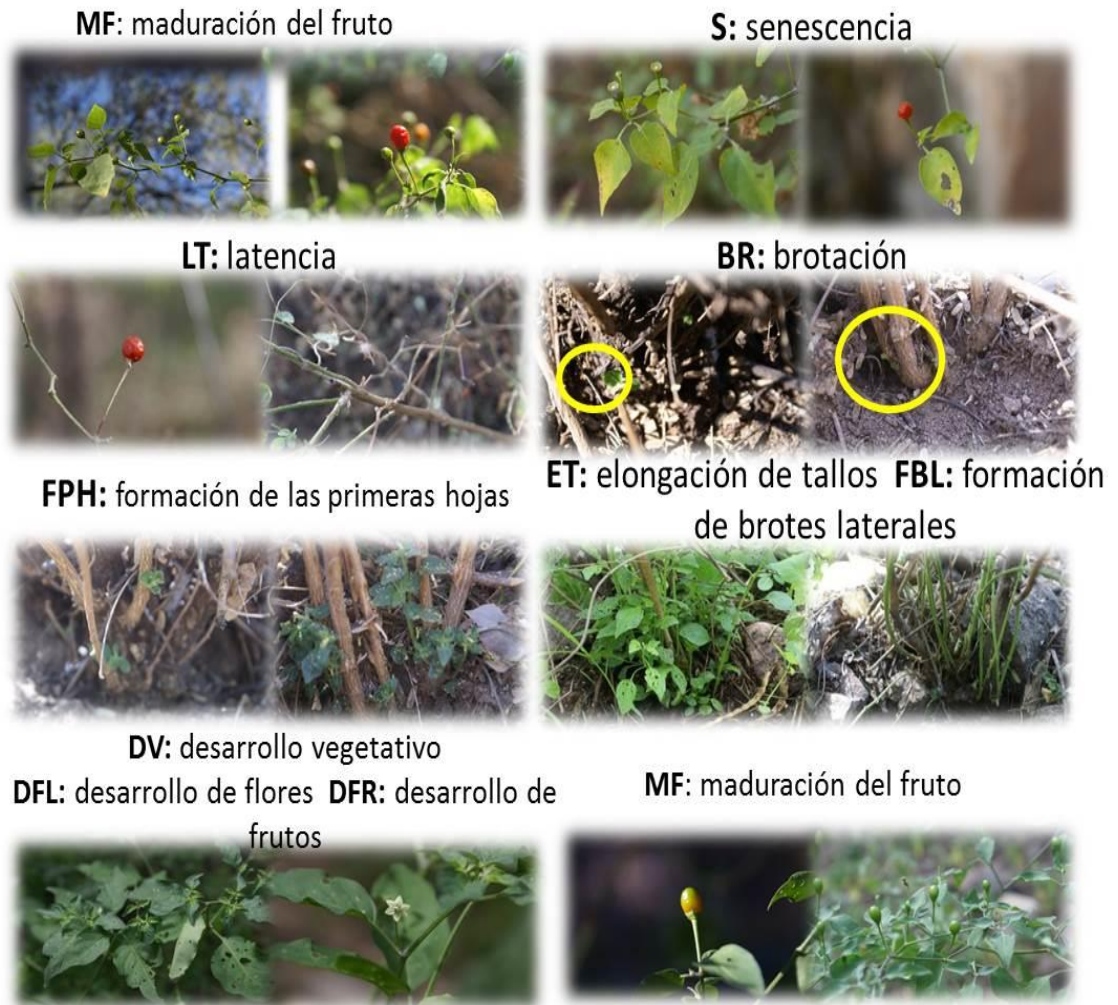


Figura 2. Etapas fenológicas del chiltepín silvestre.



**Cuadro 3.** Descripción de las etapas fenológicas del chiltepín silvestre.

Etapa	Descripción
<b>MF</b>	Frutos completamente formados, hojas apicales aún verdes y activas fotosintéticamente
<b>S</b>	Hojas apicales con decoloración y marchitamiento, cesa la asimilación de CO <sub>2</sub> y hay solo actividad respiratoria durante el fotoperiodo
<b>LT</b>	Defoliación progresiva, los tallos apicales y principales pierden coloración
<b>BR</b>	Aparición de yemas adventicias vegetativas en la base los tallos principales de las plantas
<b>FPH</b>	Formación de las primeras hojas en los brotes iniciales
<b>ET-FBL</b>	Elongación de tallos principales, formación y crecimiento de brotes laterales
<b>DV-DFL-DFR</b>	Desarrollo de nuevas hojas y brotes apicales, formación y desarrollo de flores y frutos

**Comportamiento fenológico temporal y actividad fotosintética.** En la Figura 3, se muestra la dinámica temporal de la actividad fotosintética y la transición entre las etapas fenológicas del chiltepín silvestre.

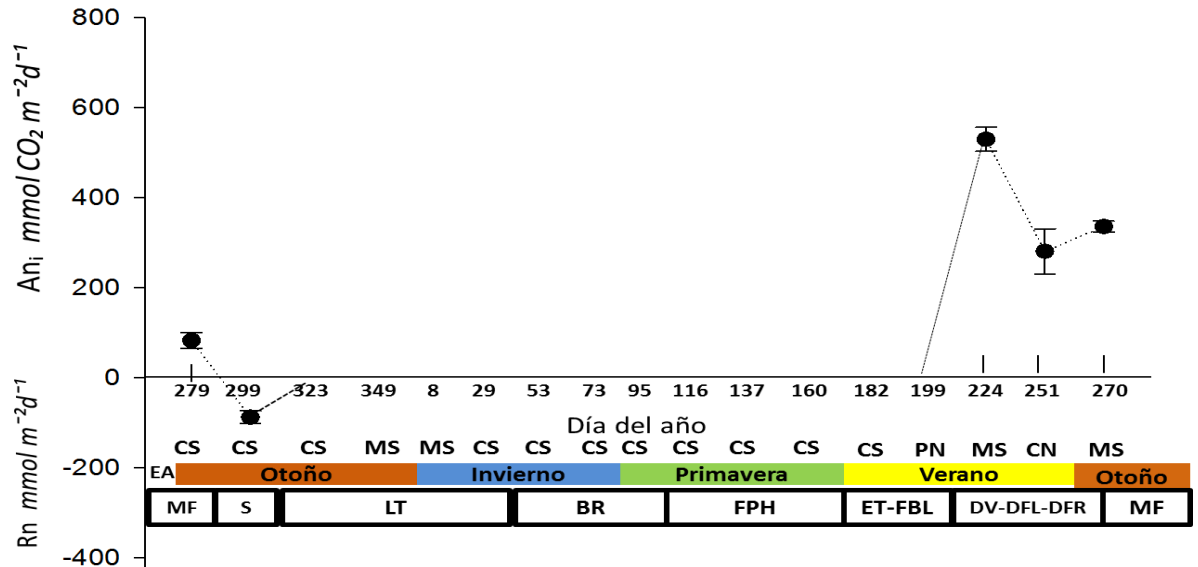


Figura 3. Dinámica temporal de la actividad fotosintética y las etapas fenológicas del chiltepín silvestre. Se muestran los promedios y la desviación ( $n=4$ ). EA= estación del Año. MF, S, LT, BR, FPH, ET, FBL, DV, DFL y DFR representan las etapas fenológicas. CS= fotoperiodo completamente soleado, MS= fotoperiodo mayormente soleado, CN= fotoperiodo completamente nublado, PN=fotoperiodo parcialmente nublado. Los días 279, 299, 323 y 349 corresponden al año 2012.

Los resultados muestran cambios rápidos en los niveles de actividad fotosintética en las plantas, así como una transición rápida entre las etapas fenológicas durante el verano y el otoño. En el otoño (días: 279, 299, 323 y 349) e inicios del invierno (días: 8 y 29), las plantas exhibieron 3 etapas fenológicas y cambios en la actividad fotosintética. En el día 279 se presentó un fotoperiodo completamente soleado y se observó la etapa MF, mientras que la tasa de asimilación neta promedio fue de  $(87.7 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1})$ . En el día 299 se presentó un fotoperiodo completamente soleado y se observó la etapa S, en tanto que la captura neta de  $\text{CO}_2$  fue nula, encontrándose solo actividad respiratoria a una tasa promedio de  $87.9 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ . Ya avanzado el otoño y al inicio del invierno (Figura 3, días: 323, 349, 8 y 29), los fotoperiodos fueron completa o mayormente soleados, cesó la actividad fotosintética de las plantas y se observó la etapa LT. Al finalizar el invierno e inicio de la primavera

(días: 53, 73 y 95) en fotoperiodos completamente soleados se presentó la etapa BR. Al inicio de la primavera (día 116) y durante la primavera (días 137 y 160), en fotoperiodos completamente soleados se observó la etapa FPH, sin embargo en este periodo no se registró crecimiento. Al inicio del verano (días 182 y 199), se presentaron las etapas ET y FBL. En el día 182 se tuvo un fotoperiodo completamente soleado con el suelo húmedo, evidenciando las primeras lluvias de la temporada, mientras que en el día 199 se presentó un fotoperiodo parcialmente nublado con presencia de lluvia ligera intermitente. El resto del verano (días: 224 y 251), se observó una rápida transición fenológica y las plantas exhibieron simultáneamente 3 etapas: DV, DFL y DFR. Por otra parte, en este periodo las plantas mostraron diferentes niveles de actividad fotosintética. En el día 224, en un fotoperiodo mayormente soleado, la tasa de asimilación neta promedio fue de  $529.6 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ , mientras que en el día 251, en un fotoperiodo completamente nublado, la tasa de asimilación neta promedio fue más baja  $280.8 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ . Al comenzar nuevamente el otoño (día 270), se observó la etapa MF en un fotoperiodo mayormente soleado y se registró un aumento en la actividad fotosintética, con una tasa neta de asimilación de  $\text{CO}_2$  de  $335.8 \text{ mmol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ .

Estudios recientes han demostrado que la ocurrencia, transición y/o desplazamiento de los eventos fenológicos de las plantas, así como su fotosíntesis temporal, además de ser sensores de la variabilidad climática temporal son también indicadores de los impactos biológicos del cambio climático en los ecosistemas terrestres (Menzel y Fabian 1999; Sparks *et al.*, 2000; Penuelas *et al.*, 2002; Menzel, 2003; Mirjana y Vulic 2005).

Los resultados muestran que en un típico ecosistema del desierto Sonorense a una altitud de 1000 msnm, el crecimiento y la actividad fotosintética del chiltepín silvestre se presenta durante el verano y el otoño. Este periodo tiene una duración aproximada de 120d durante el cual se presentan las etapas fenológicas más importantes para su ciclo de vida como el crecimiento vegetativo, reproducción y maduración. Ello es congruente con lo

reportado por Ganguly *et al.* (2010), quienes mediante el algoritmo MODIS Global Land Cover Dynamics (MLCD) caracterizaron los cambios en los índices de vegetación de Norteamérica en un periodo de seis años y reportan un periodo de crecimiento entre los 100 y 150 días. Esta duración comprende a gran parte de las zonas geográficas donde se distribuye el chiltepín silvestre en el desierto Sonorense. Datos históricos (seis años) de la periodicidad del índice de área foliar (ORNL DAAC, 2012) del sitio estudio (29° 53' 88" LN, -110° 01' 57" LO) indican una duración interanual variable de 100 a 150 días entre los meses de julio a octubre con picos de biomasa vegetal variables entre los 6 y los 2.5 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> para una área de 1Km<sup>2</sup>. Lo anterior sugiere que el inicio, duración y finalización del periodo de crecimiento del chiltepín silvestre está relacionado con los patrones de duración interanual y el incremento en los índices de cobertura de vegetación a nivel de ecosistema durante el verano y parte del otoño.

Los resultados indican que el periodo de latencia tiene una duración aproximada de 100d y ocurre a finales del otoño y mitad del invierno. A finales del invierno y durante la primavera se observó que algunas plantas que habían sido activas la temporada anterior no brotaron a la siguiente, otras brotaron pero no mostraron crecimiento, en tanto que otras apenas alcanzaron a desarrollar sus primeras hojas al inicio de la primavera (Figura 3, día 116). Estos resultados indican que las plantas brotan al final del invierno e incluso algunas pueden llegar a desarrollar sus primeras hojas al inicio de la primavera, pero sin mostrar mayor desarrollo o crecimiento hasta el inicio del verano. Este periodo entre la manifestación de la brotación al final del invierno y el verdadero crecimiento de las plantas hasta el inicio del verano tiene una duración aproximada de 145d.

El nivel observado en la asimilación neta diaria en el verano (Figura 3, día 224) es similar al rango reportado en otras plantas C3 (426.23-512.73 mmol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>) en ecosistemas áridos con altos niveles de radiación, temperaturas altas y humedad muy variable (Ma *et al.*, 2004).

Por otra parte, durante la etapa de maduración en el otoño, se observó que las plantas pueden tener tanto frutos verdes como frutos rojos, sin embargo algunos frutos permanecieron verdes hasta las etapas de senescencia y latencia donde finalmente se secaron junto con los tallos de la planta. Esto sugiere que algunos frutos no alcanzan a finalizar los procesos de maduración y cambio de color característico cuando la planta aún está activa fotosintéticamente al inicio del otoño.

Por otra parte, las tasas de asimilación neta diaria observadas en la Figura 3 pueden ser explicadas por las características del intercambio de gases diurno en respuesta a las condiciones ambientales como se describe más adelante (Figura 11). Así mismo, la duración y transición entre las etapas fenológicas descritas (Figura 3), está estrechamente relacionada con la dinámica temporal de factores microambientales como la temperatura y humedad ambiental (Figura 4), los cambios en la disponibilidad de agua en el suelo (Figura 5) así como por los niveles de radiación fotosintéticamente activa regulados por la cobertura del dosel de las plantas nodriza (Figuras 6, 7, 8 y 9).

#### Dinámica Temporal de los Factores Ambientales Asociados al Intercambio de Gases

**Temperatura (T) y humedad relativa del aire (HR).** En la Figura 4 se muestran los patrones diarios (24h) de T y HR por fecha de monitoreo y su tendencia temporal.

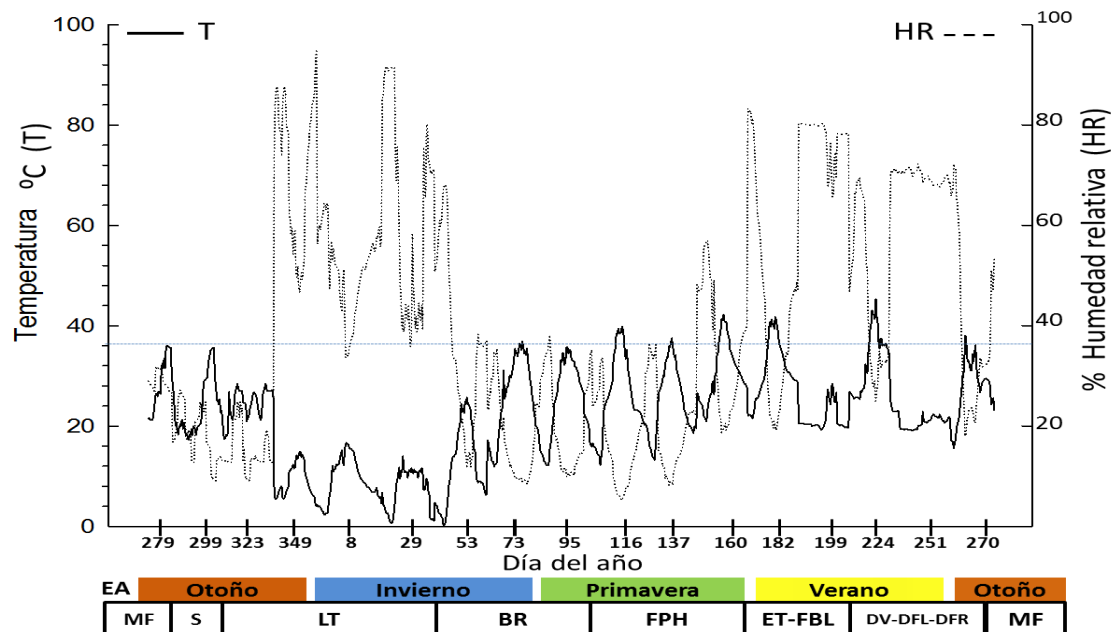


Figura 4. Patrones diarios y tendencia temporal de la temperatura y humedad relativa del aire. Se muestran los picos mínimos y máximos para cada fecha de monitoreo. EA= estación del año. MF, S, LT, BR, FPH, ET, FBL, DV, DFL y DFR representan las etapas fenológicas.

En el otoño (etapas: MF y S; días: 279 y 299), se observaron picos de T y HR entre los 36-34°Cmax:18-17°Cmin-32-26%max:18-10%min respectivamente. Al final del otoño e inicios del invierno (etapa LT; días: 323, 349, 8 y 29), se observó un descenso a 28°Cmax:18°Cmin-22%max:10%min para el día 323 y posteriormente ocurrió una inversión en los patrones diarios de T y HR, con picos de 15°Cmax:6°Cmin-87%max-46%min (día 349), 17°Cmax:3°Cmin-95%max:34%min (día 8) y 15°Cmax:0°Cmin-91%max:36%min (día 29) al finalizar la etapa LT.

Al final del invierno e inicio de la primavera (etapa BR: días: 53, 73 y 95), la T incrementó y la HR disminuyó, se observaron picos de 26°Cmax:7°Cmin-39%max:12%min en el día 53, patrones similares de 36°Cmax:12°Cmin-36%max:9%min se presentaron en los días 73 y 95 al finalizar la etapa BR. Durante la primavera (etapa FPH: días: 116, 137 y 160), se registraron picos de

40°Cmax:13°Cmin-34%max:5%min, y 38°Cmax:18°Cmin-36%max:8%min en los días 116 y 137, respectivamente.

Al finalizar la primavera y la etapa FPH (día 160), se observó un incremento en la T y la HR con picos de 43°Cmax:21°Cmin-58%max:18%min. El verano (etapas ET, FBL, días: 182 y 199; etapas DV, DFL y DFR; días: 224 y 251), mostró patrones contrastantes en la T, mientras que la HR mantuvo niveles altos. Se presentaron picos de 42°Cmax:22°Cmin-84%max:20%min y 26°Cmax:22°Cmin-82%max:66%min en la etapa ET y FBL (días 182 y 199) respectivamente, mientras que en la etapa DV,DFL y DFR (días: 224 y 251) se observaron picos de 45°Cmax:20°Cmin-78%max:25%min y 25°Cmax:16°Cmin-72%max:66%min respectivamente. El inicio del otoño (etapa MF; día 270), mostró picos de 38°Cmax:24°Cmin-55%max:18%min, similares a los obtenidos al inicio del otoño de la temporada anterior (etapa MF; día 279).

La mayor parte del desierto Sonorense se considera un ambiente seco, con patrones climáticos extremos de amplia variabilidad inter e intra anual dependiendo de la localidad y la altitud (Davey *et al.*, 2007; Ingram 2000). Los patrones anuales se caracterizan por presentar temperaturas promedio extremas de -10°C durante el invierno en elevaciones altas y 48°C durante el verano en elevaciones bajas además de precipitaciones promedio anuales variables que van desde los 56mm hasta los 500mm, bajo un régimen bimodal que provoca lluvias de baja intensidad durante el invierno y tormentas violentas (monsoones) durante el verano (Davey *et al.*, 2007; Mau-Crimmins *et al.*, 2005).

Algunos estudios sugieren que la temperatura del aire controla la ocurrencia de diferentes fases fenológicas en las plantas (Mirjana y Vulic, 2005; Galan *et al.*, 2001), mientras que otros proponen a la precipitación, la radiación solar y al contenido de agua del suelo, entre otros, como factores determinantes (Mirjana y Vulic, 2005; Weilgolaski, 2001). Nuestros datos muestran claramente la influencia de este patrón climático bimodal característico del desierto Sonorense en la transición entre las etapas fenológicas y el periodo de actividad fotosintética de las plantas de chiltepín silvestre. Los resultados sugieren que

durante el verano y el otoño, cuando las plantas están en el periodo transitorio (~120d) entre las etapas fenológicas más importantes para su sobrevivencia, el mantenimiento de la humedad relativa del aire en niveles intermedios (20%) a muy altos (80%) causado por las precipitaciones es crítico para la acumulación y rápido aprovechamiento del recurso más importante durante este periodo: el agua en el suelo (Figura 5). Sin embargo las condiciones de nubosidad intermitente o completa que se presentan en los fotoperiodos (Figura 3) causan cambios contrastantes en los niveles de radiación diaria integral mostrados más adelante en la Figura 6 y por consiguiente cambios en los niveles de temperatura del aire (Figura 4).

La combinación de estos patrones microclimáticos específicos de temperatura y radiación a su vez influye de manera determinante en las tasas de asimilación neta integral mostradas anteriormente en la Figura 3. Así como en las características del intercambio de gases diurno mostradas más adelante en la Figura 11. Por otra parte, en el periodo de latencia (~100d) al final del otoño y parte del invierno, el microambiente de las plantas experimenta un ascenso importante en la humedad relativa del aire a causa de precipitaciones de baja intensidad y al mismo tiempo temperaturas extremas de  $-7^{\circ}\text{C}$  (datos no mostrados).

La ocurrencia de brotación al final del invierno y el incipiente desarrollo de las primeras hojas al inicio de la primavera están relacionados con la humedad acumulada en el suelo durante el invierno y el incremento de las temperaturas al inicio de la primavera. Sin embargo la ausencia de precipitaciones, el incremento progresivo de la temperatura del aire (Figura 4), los altos niveles de radiación (Figura 6) y consecuentemente la limitación de agua fácilmente extraíble en el suelo durante la primavera (Figura 5), condicionan que la transición entre la brotación, el desarrollo de las primeras hojas y la etapa del crecimiento vegetativo se extienda ~145d hasta el inicio del verano. Se observó que las plantas detuvieron su crecimiento manifestando un



periodo de semi-latencia caracterizado por la pérdida de follaje y el nulo desarrollo de estas primeras hojas.

**Presión de humedad del suelo (PHS).** La Figura 5 muestra la tendencia temporal en la PHS. En congruencia con lo descrito anteriormente, la humedad en el suelo es un factor que limita el desarrollo de las plantas durante la primavera.

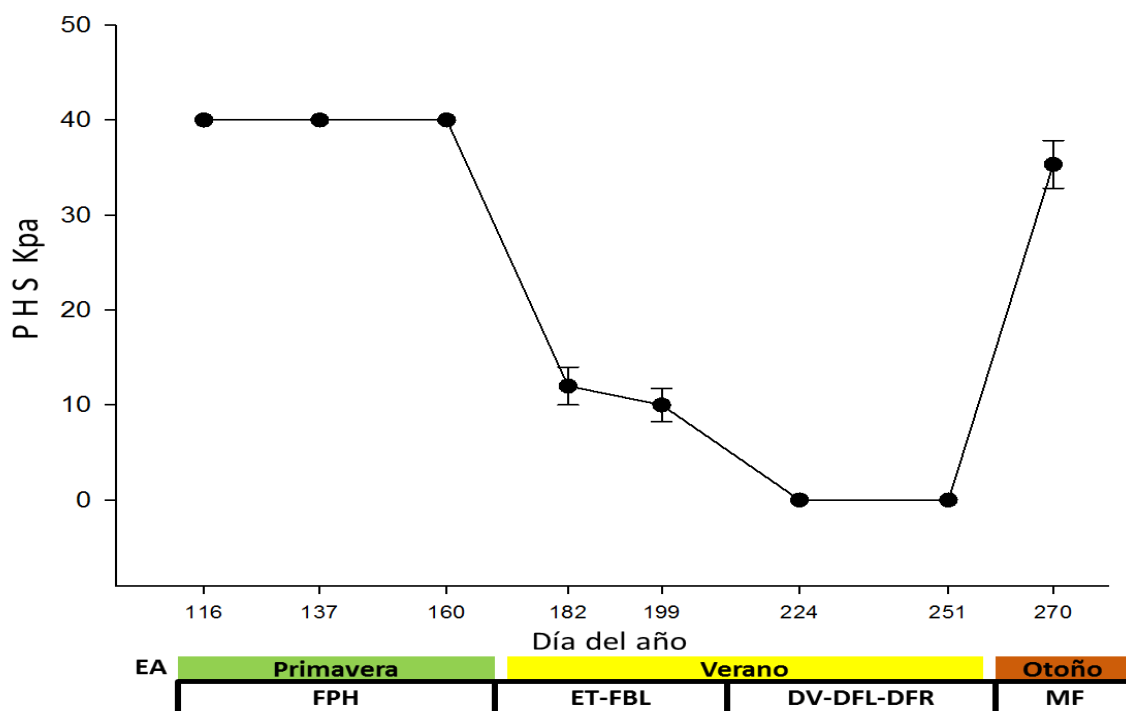


Figura 5. Cambios en la presión de humedad del suelo. Se muestra el promedio y DE para cada fecha de monitoreo (n=3). EA= estación del año. DPH, ET, FBL, DV, DFL, DFR y MF representan las etapas fenológicas.

Se observó que durante la primavera (etapa DPH; días: 116, 137 y 160), la PHS fue alta con valores máximos de 40 Kpa. Esto indica que en ese periodo, predominó un suelo seco con una tensión física de humedad alta que impide la absorción de agua en la raíces. Durante el verano (etapas ET, FBL, DV, DFL y DFR; días: 182, 199, 224 y 251), disminuyó a 12.0 y 10.0 Kpa en la etapa ET y FBL (días: 182 y 199) respectivamente, mientras que en la etapa DV, DFL y DFR, se presentaron valores mínimos de 0 Kpa (suelo saturado de humedad). Al inicio del otoño (etapa MF; día 270), se observó un incremento a

35.3 Kpa, lo cual indica que el suelo perdió humedad rápidamente, aproximándose a niveles críticos de tensión de humedad y/o disponibilidad de agua fácilmente extraíble para las raíces.

Estos resultados indican que las plantas son sensibles al estrés hídrico debido a que la transición fenológica se reprimió en la primavera durante ~145d hasta que las precipitaciones del verano modificaron el nivel de humedad fácilmente extraíble del suelo, favoreciendo así la transición crítica hacia el crecimiento y la reproducción. Por otra parte, los resultados indican que al final del verano e inicio del otoño, al no presentarse más precipitaciones, la presión de humedad del suelo se incrementó súbitamente, llegando a límites críticos en donde se requiere de más energía (presión Kpa) por parte de las raíces para extraer el agua presente en el suelo.

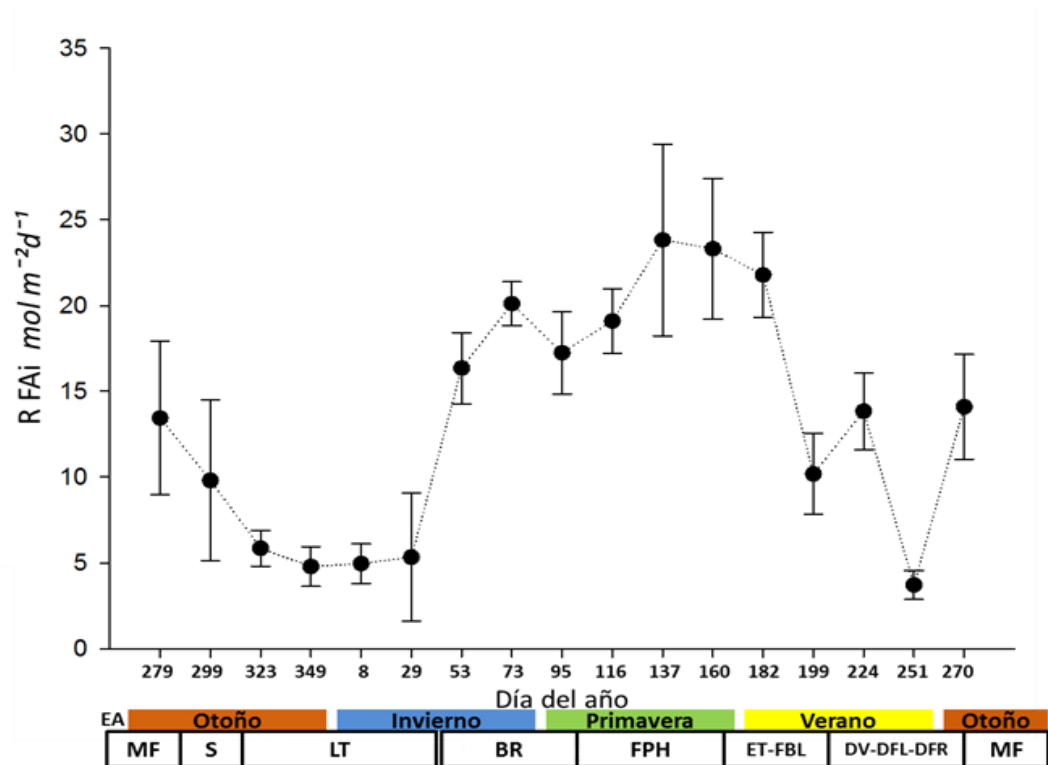


Figura 6. Dinámica temporal en la radiación fotosintéticamente activa integral. Se muestra el promedio y DE para cada fecha de monitoreo (n=4). EA= estación del año. MF, S, LT, BR, FPH, ET, FBL, DV, DFL y DFR representan las etapas fenológicas.

**Radiación fotosintéticamente activa integral (RFAi).** En la Figura 6 se muestra la RFAi promedio por fecha de monitoreo y su tendencia temporal. En concordancia con las tendencias temporales de T observadas en la Figura 4, durante el otoño e inicio del invierno (etapa MF, S y LT; días: 279, 299, 323, 349, 8 y 29), los valores promedio de RFAi disminuyeron progresivamente de 13.4 mol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> (día: 279) a 5.3 mol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> (día: 29) al final de la etapa LT. Al final del invierno y durante la primavera (etapa BR; días 53, 73 y 95; etapa FPH; días: 116, 137 y 160), la RFAi incrementó progresivamente con promedios de 16.3, 20.11 y 17.24 mol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> en la etapa BR (días: 53, 73 y 95) y promedios de 19.09, 23.8 y 23.3 mol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> en la etapa FPH (días: 116, 137 y 160). Durante el verano e inicio del otoño (etapas ET, FBL, DV, DFL, DFR y MF; días:

182, 199, 224 y 251), la RFAi mostró tendencias contrastantes. Al inicio del verano se observó un promedio de  $21.7 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  (etapa ET y FBL; día: 182). Posteriormente ocurrió una disminución a valores intermedios de  $10.1 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  (etapa ET y FBL; día: 199),  $13.8 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  (etapa DV, DFL y DFR; día: 224) y  $3.7 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  al final de la etapa DV, DFL y DFR (día: 251). Finalmente, al inicio del otoño (etapa MF; día: 270) se observó un promedio de  $14.0 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ , similar al observado en el otoño del día 279 de la temporada anterior.

Estudios han demostrado que la radiación fotosintéticamente activa (RFA) es un parámetro útil en la construcción de modelos predictivos para la estimación de la productividad de las plantas, la producción de biomasa (Mariscal *et al.*, 2000) y la estimación de las tasas fotosintéticas en función de la radiación integral (Rosati *et al.*, 2004). Sin embargo, nuestros resultados muestran que durante el periodo de actividad fotosintética y transición entre las etapas de crecimiento, reproducción y maduración, las plantas de chiltepín silvestre reciben niveles contrastantes de radiación diaria integral, que dependen tanto de las condiciones climáticas, así como de los niveles de cobertura del dosel que alcanzan las plantas nodriza durante este periodo como se muestra más adelante en la Figura 8.

Los resultados muestran que durante el verano y otoño, se pueden presentar fotoperiodos parcial o completamente nublados y fotoperiodos completa o mayormente soleados. Esto modifica los niveles promedio de radiación que las plantas reciben en un fotoperiodo completo, entre los  $3.7\text{-}10.1 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  en días parcial o completamente nublados y  $13.4\text{-}14.0 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  en días mayormente soleados. Torres y López (2012), reportan un rango de calidad de radiación aceptable para el crecimiento de *Capsicum* bajo invernadero entre los  $14\text{-}20 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$  y un mínimo aceptable entre los  $10\text{-}12 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ .

Nuestros resultados muestran que en condiciones naturales las plantas de chiltepín silvestre se desarrollan en un rango promedio de radiación entre los  $3.7$  y los  $14 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ , durante la transición entre las etapas de crecimiento

vegetativo, reproducción y maduración en el verano e inicios del otoño. Por otra parte, los resultados muestran que durante el periodo latente en el invierno, la calidad de radiación se redujo un promedio de 60.5% con respecto a los niveles de radiación observados en el verano y otoño, cuando la planta está activa y reproduciéndose. Esto sugiere una interrelación entre la reducción de los niveles de radiación y temperatura vistos en la Figura 4 y la transición fenológica hacia la etapa de latencia.

En contraste, al final del invierno y durante la primavera, los niveles de radiación estuvieron en un rango entre 15 y 42% más altos que durante el verano, esto indica que la combinación de factores como altos niveles de radiación y temperatura (Figura 4), la ausencia de precipitación y la alta presión de humedad en el suelo (Figura 5) que impide la absorción de agua por las raíces, reprime el crecimiento de las plantas durante este periodo transitorio de ~145d. Por otra parte, estas tendencias en los niveles de radiación diaria son explicadas a su vez por la intercepción de radiación mostrada en la Figura 7, así como por el incremento de la cobertura del follaje (dosel) de las plantas nodriza mostrado en la Figura 8.

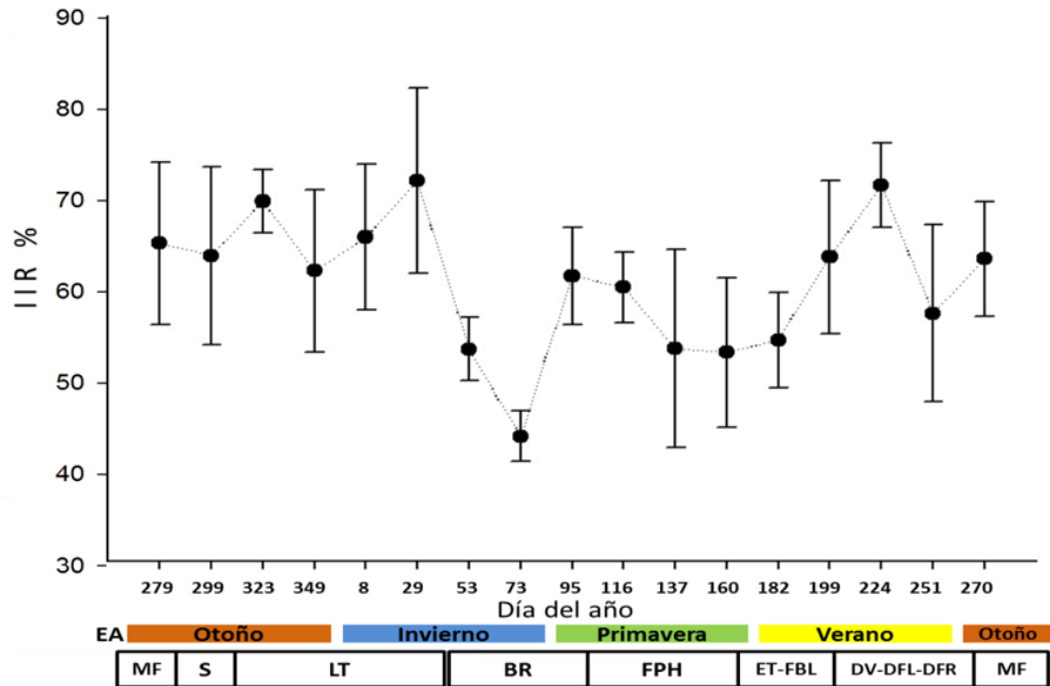


Figura 7. Dinámica temporal del índice de intercepción de radiación. Se muestra el promedio y desviación estándar para cada fecha de monitoreo (n=4). EA= estación del año. MF, S, LT, BR, FPH, ET, FBL, DV, DFL y DFR representan las etapas fenológicas.

**Índice de intercepción de radiación (IIR).** En la Figura 7 se observa la dinámica temporal en el IIR del dosel de las plantas nodriza. Durante el otoño e inicio del invierno (etapas MF, S y LT; días: 279, 299, 323, 349, 8 y 29), las plantas nodriza interceptan en promedio entre el 62.0-71.9% de la radiación total disponible. Posteriormente pierden el follaje y los promedios disminuyen a 53.3 y 43.7% al final del invierno (etapa BR; días: 53 y 73), permitiendo más penetración de radiación hacia las plantas de chiltepín como se observa en la Figura 6 en los días 53 y 73. Sin embargo conforme se incrementó el índice de cobertura del follaje (Figura 8), los promedios de intercepción de luz tuvieron variaciones importantes durante la primavera y el verano. Se observó un aumento a 61.4% al inicio de la primavera y final de la etapa BR (día 95), mientras que durante la primavera (etapa DPH; días: 116, 137 y 160) los promedios se mantuvieron entre el 60.2-53.0%. Al inicio del verano (etapa ET y FBL; días: 182 y 199) los promedios fueron de 54.3 y 63.5% respectivamente.

Avanzado el verano y al inicio del otoño (etapas: DV, DFL y DFR; días: 224, 251 y 270) los promedios fueron de 71.4% (día 224), 57.3% (día 251) y 63.3% (día 270).

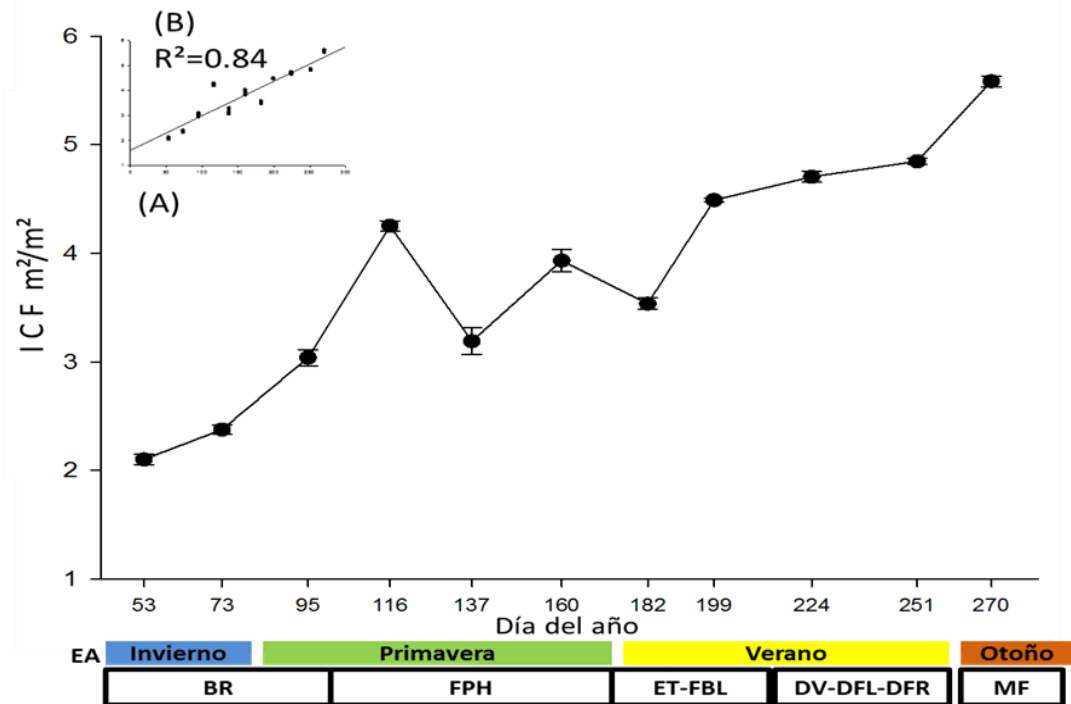


Figura 8. (A) Cambio temporal en el índice de cobertura del follaje (dosel) de las plantas nodriza. Se muestra el promedio y DE para cada fecha de monitoreo (n=4). (B) Regresión lineal del ICF vs tiempo. EA= estación del año. BR, FPH, ET, FBL, DV, DFL, DFR y MF representan las etapas fenológicas.

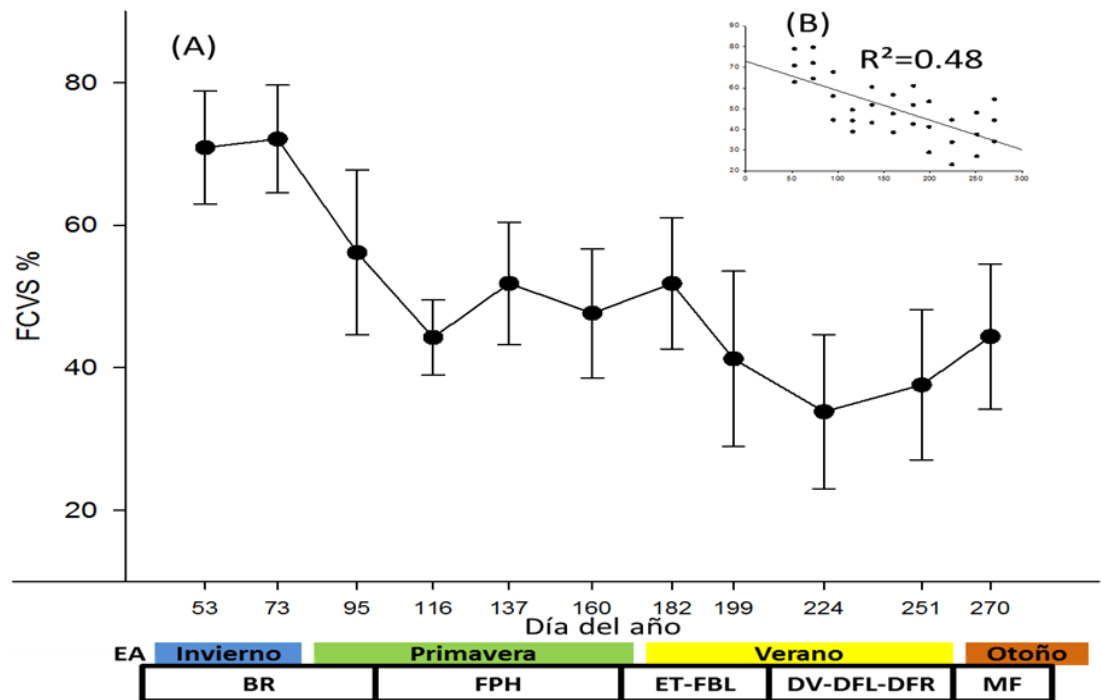


Figura 9. (A) Cambio temporal en la fracción de cielo visible al sensor. Se muestra el promedio y DE para cada fecha de monitoreo (n=4). (B) Regresión lineal FCVS vs tiempo. EA= estación del año. BR, DPH, ET, FBL, DV, DFL, DFR y MF representan las etapas fenológicas.

**Índice de cobertura del follaje (ICF) y fracción de cielo visible al sensor (FCVS).** En las Figuras 8 y 9 se presentan los cambios temporales del ICF y la FCVS respectivamente. Se observó que el ICF se incrementó linealmente  $R^2=0.84$  (Figura 8B), mientras que la FCVS disminuye linealmente  $R^2= -0.48$  a través del tiempo (Figura 9B). Al final del invierno e inicio de la primavera (etapa BR; días: 53, 73 y 95), el ICF inicial promedio fue de  $2.1 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (día 53) e incrementos significativos a  $2.3$  y  $3.0 \text{ m}^2/\text{m}^2$  en los días 73 y 95 respectivamente (Figura 8A). En ese mismo periodo la FCVS (Figura 9A) fue de  $70.9$ - $72.0\%$  (días: 53 y 73), mientras que al día 95 disminuyó a  $56.1\%$ . Durante la primavera e inicio del verano (etapas FPH, ET y FBL; días: 116, 137, 160 y 182), se presentaron variaciones significativas en el ICF, con un promedio de  $4.25 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (día 116), una disminución a  $3.19 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (día 137), un aumento a  $3.93 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (día 160) y una disminución a  $3.5 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (día 182) al inicio del verano en la



etapa ET y FBL (Figura 8A). En ese mismo periodo se observó el mismo comportamiento en la FCVS, con promedios de 44.2, 51.8, 47.6 y 51.83% en los días 116, 137, 160 y 182 respectivamente (Figura 9A).

Durante el verano e inicio del otoño (etapas: ET, FBL, DV, DFL, DFR y MF; días: 199, 224, 251 y 270) nuevamente se presentó un incremento en el ICF, 4.49, 4.70, 4.84 y 5.58 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> para los días 199, 224, 251 y 270 respectivamente (Figura 8A), mientras que la FCVS promedio disminuyó en ese mismo periodo a 41.2, 33.8, 37.5 y 44.3% (días: 199, 224, 251 y 270) respectivamente (Figura 9A).

Durante la primavera, el verano y el inicio del otoño, el incremento progresivo del ICF aumentó los porcentajes promedio del IIR observados durante este periodo (Figura 7). Sin embargo, las variaciones del ICF observado durante la primavera (Figura 8; días 116, 137, 160 y 182) es causado por eventos de defoliación, formación de flores y frutos en las plantas nodriza. Este comportamiento influyó en las variaciones de los porcentajes promedio de intercepción de radiación que se observaron durante ese periodo (Figura 7) y permitió una mayor penetración de radiación hacia las plantas de chiltepín como se observa en la Figura 6.

Por otra parte, los resultados muestran que durante el periodo de actividad fotosintética en las etapas de crecimiento, reproducción y maduración, las plantas de chiltepín se desarrollan en un rango promedio de cobertura de vegetación nodriza entre los 3.5 m<sup>2</sup> de follaje / m<sup>2</sup> de suelo al inicio del crecimiento (día 182, etapa ET-FBL) y los 5.5 m<sup>2</sup> de follaje / m<sup>2</sup> de suelo al inicio de la etapa de maduración (día 270, etapa MF). Esto se refleja en un sombreado entre el 48.2% (día 182) y el 55.7% (día 270) respectivamente, de acuerdo a lo observado en la fracción de cielo visible al sensor 51.8-44.3 (Figura 9, días 182, 270) respectivamente. En cuanto al IIR promedio en ese mismo periodo, los resultados indican que del total de la RFA disponible, las plantas nodriza interceptan entre el 54.3% al inicio del crecimiento y el 63.3% al inicio de la etapa de maduración (Figura 7, días 182 y 270). En la Figura 10 se

muestra en imágenes el incremento en el ICF y la disminución de la FCVS descritos en las Figuras 8 y 9.

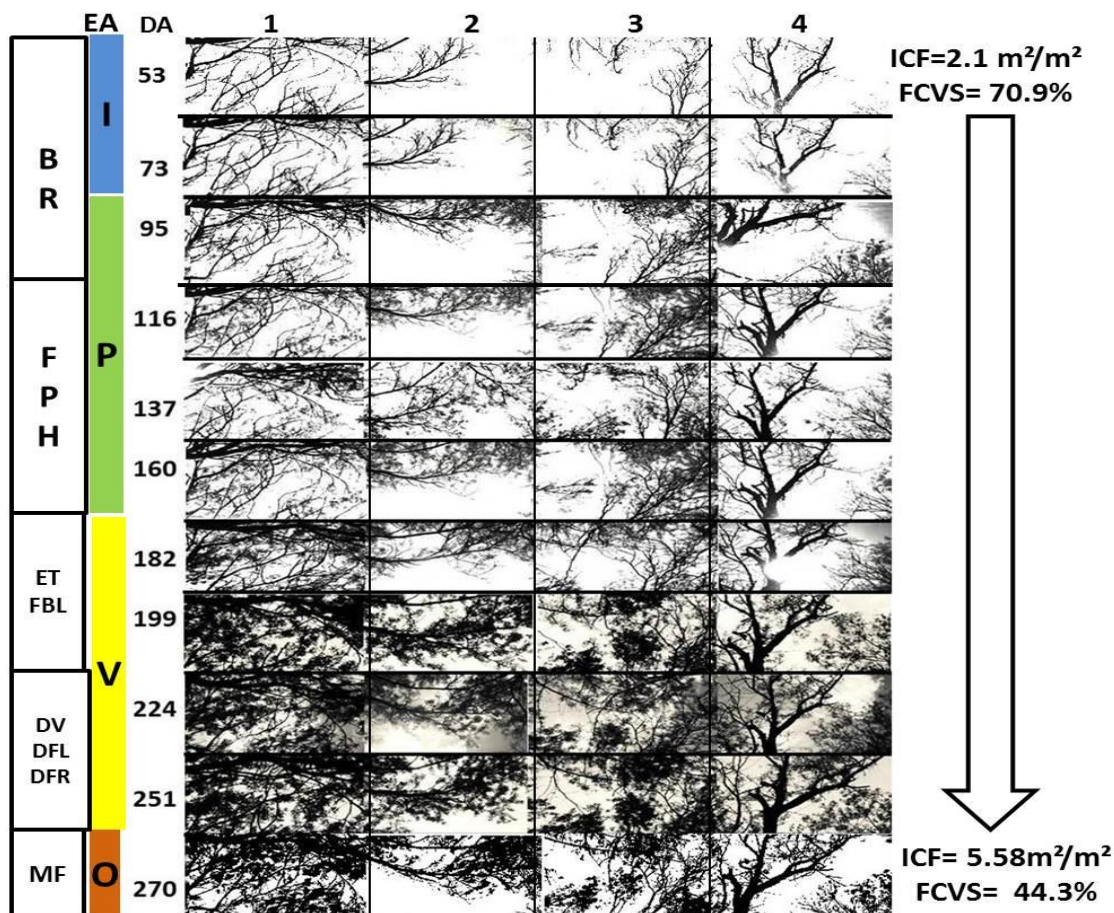


Figura 10. Representación visual del ICF y la FCVS. EA= estación del año. DA= Día del año. BR, FPH, ET, FBL, DV, DFL, DFR y MF representan las etapas fenológicas del chiltepín. (n=4).

**Representación visual del ICF y la FCVS.** La Figura 10 muestra la representación visual del incremento en el ICF y la disminución en la FCVS. Los espacios en blanco de cada cuadro representan la FCVS y las porciones en negro representan el ICF (dosel) de las plantas nodriza visto desde la perspectiva de las plantas de chiltepín evaluadas (n=4). Se observó en el día 53 (etapa BR) un ICF inicial de 2.1 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> y un 70.9% de FCVS, incrementándose

progresivamente hasta llegar a un ICF de 5.58 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> y un 44.3% de FCVS en el día 270 (etapa MF).

Los ecosistemas desérticos se caracterizan por tener altos niveles de radiación y regímenes solares relativamente constantes (Peek *et al.*, 2004). Sin embargo, muchas plantas herbáceas perennes o anuales, se desarrollan bajo el dosel de plantas arbustivas o arbóreas. Las plantas en estos microhábitats experimentan niveles bajos de radiación total y una gran variabilidad de gradientes en periodos desde los segundos, horas y días (Peek *et al.*, 2004; Forseth *et al.*, 2001). Nuestros resultados indican que bajo el dosel de las plantas nodriza, las plantas de chiltepín silvestre pueden estar expuestas a marcados gradientes de radiación durante el periodo de crecimiento, reproducción y maduración como se mostró en los promedios y las desviaciones estándar observadas en el IIR (Figura 7) y en la FCVS (Figura 9). Lo anterior sugiere que el chiltepín se desarrolla en un hábitat preferentemente sombreado, pero con importantes huecos en el dosel de las plantas nodriza, que permiten más penetración de radiación durante el fotoperiodo.

Por otra parte, las diferentes características del intercambio de gases a menudo difieren en la escala de tiempo en respuesta a los cambios en la radiación incidente (Peek *et al.*, 2004). Nuestros resultados indican que los niveles de radiación diaria integral y la temperatura tienen un efecto significativo sobre la captura de CO<sub>2</sub> en las plantas de chiltepín. Como se mostró en gráficas anteriores, en el verano (día 224) y el inicio del otoño (día 270), en fotoperiodos mayormente soleados con picos máximos de temperatura de 45 y 38<sup>0</sup>C y niveles promedio de radiación integral diaria de 13.8 y 14.0 mol fotones m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> (Figuras 4 y 6) respectivamente, las plantas tuvieron tasas promedio diarias de asimilación neta 47% (529.6 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>) y 16% (335.8 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>) (Figura 3) más altas con respecto a la observada en el verano en el día 251 (280.8 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>), en un fotoperiodo completamente nublado con picos máximos de temperatura de 25<sup>0</sup>C y niveles bajos de radiación diaria integral 3.7 mol fotones m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>.

Adicionalmente, los datos correspondientes a los días 279 y 299 mostraron que durante el otoño en fotoperiodos completamente soleados, con picos máximos de temperatura entre los 36-35<sup>0</sup>C y niveles promedio de radiación integral diaria entre 14 y 10 mol fotones m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> respectivamente, las plantas disminuyeron su capacidad fotosintética de una tasa promedio de asimilación neta diaria de 87.7 a 0.0 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>. Estas tendencias en la asimilación diaria de CO<sub>2</sub> pueden ser explicadas por las características del intercambio de gases diurno (Figura 11) en respuesta a las condiciones ambientales descritas anteriormente.

#### Cambios Diurnos en el Intercambio de Gases, Asimilación de CO<sub>2</sub> en Función de la Temperatura y Propiedades Cinéticas de la Fotosíntesis

**Fotosíntesis neta (An), conductancia estomática (gs), uso eficiente de agua (UEA) y uso eficiente de radiación (UER).** En la Figura 11 se muestran los cambios diurnos en la fotosíntesis neta (An), conductancia estomática (gs), uso eficiente de agua (UEA) y uso eficiente de radiación (UER) de los días 279-270 (otoño, etapa MF) y 224-251(verano, etapas DV, DFL y DFR).

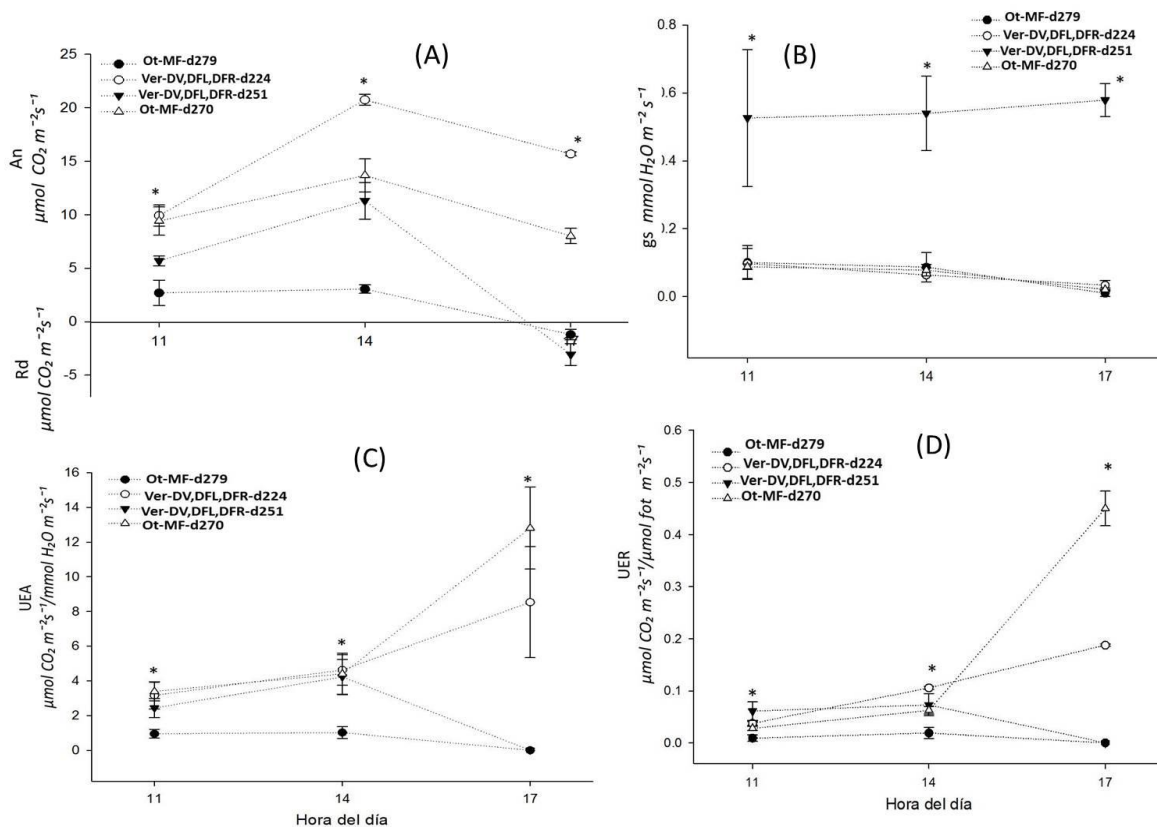


Figura 11. Cambios diurnos en el intercambio de gases. (A) fotosíntesis neta, (B) conductancia estomática, (C) uso eficiente de agua y (D) uso eficiente de radiación. \* Medias y sus DE son significativamente distintas  $p < 0.05$  por Fisher LSD ( $n=4$ ). Ot=otoño, Ver=verano; MF,DV,DFL y DFR=etapas fenológicas; d279, d224, d251, d270= días del año.

En el día 279, durante un fotoperiodo completamente soleado con un déficit de presión de vapor (DPV) promedio de  $2.93 \pm 0.58$  Kpa, la tasa de asimilación (An) no se incrementó ( $p > 0.05$ ), se observaron promedios bajos de  $2.69\text{-}3.05 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 11 y 14h, con una disminución a respiración a una tasa de  $1.20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 17h (Figura 11A). En contraste, en los días 224, 251 y 270 se presentaron incrementos en la tasa de asimilación durante el fotoperiodo ( $p < 0.05$ ) (Figura 11A). En el día 251, durante un fotoperiodo completamente nublado con un déficit de presión de vapor de  $0.47 \pm 0.028$  Kpa, se registró un promedio de  $5.67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 11h,

incrementándose a  $11.31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 14h, con una disminución a respiración a una tasa de  $3.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 17h.

En contraste, en los días 224 y 270 en fotoperiodos mayormente soleados con déficits de presión de vapor de  $3.92 \pm 1.83$  y  $2.64 \pm 0.69$  Kpa respectivamente, se presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en las tasas de asimilación. Se observaron promedios similares de  $9.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (día 224) y  $9.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (día 270) a las 11h, incrementándose a las 14h a  $20.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (día 224) y  $13.68 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (día 270), manteniéndose en  $15.68 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (día 224) y  $8.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (día 270) a las 17h (Figura 11A).

Por otra parte, en los días 279, 224 y 270 (fotoperiodos mayor o completamente soleados) la gs exhibió promedios bajos similares ( $p > 0.05$ ) entre los  $0.1$  y  $0.02 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante el fotoperiodo. En contraste en el día 251 en un fotoperiodo completamente nublado, la gs fue alta ( $p < 0.05$ ) entre los  $0.52$  y  $0.57 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante el fotoperiodo (Figura 11B). Así mismo, en el día 279, el UEA exhibió promedios bajos de  $0.9$ ,  $1.01$  y  $0.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 11, 14 y 17h respectivamente. En contraste, en los días 224, 251 y 270 el UEA mostró promedios más altos con respecto al día 279 ( $p < 0.05$ ). Se observaron promedios similares ( $p > 0.05$ ) entre los  $3.16$ - $3.3$  y  $4.40$ - $4.62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 11 y 14h respectivamente, incrementándose a las 17h ( $p < 0.05$ ) a  $8.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en el día 224 y  $12.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en el día 270, mientras que en el día 251 disminuyó a  $0.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 11C). En el día 279 el UER mostró promedios bajos de  $0.0091$ ,  $0.01$  y  $0.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 11, 14 y 17h con una RFA incidente promedio de  $221.14 \pm 107.14$ ,  $224.36 \pm 32.69$  y  $3.48 \pm 2.39 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente.

En contraste, en los días 224, 251 y 270, el UER exhibió promedios más altos con respecto al día 279 ( $p < 0.05$ ). Se observaron promedios similares

( $p > 0.05$ ) entre los 0.02-0.06 y 0.06-0.10  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 11 y 14h con una RFA incidente promedio entre los  $88.7 \pm 23.90$  y  $282.88 \pm 84.47 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente. En tanto que a las 17h incrementó ( $p < 0.05$ ) a  $0.18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con una RFA incidente de  $83.57 \pm 8.63$  en el día 224 y  $0.44 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con una RFA incidente promedio de  $19.03 \pm 1.03 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en el día 270. En contraste, en el día 251 el UER disminuyó a  $0.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con una RFA incidente promedio de  $36.44 \pm 2.96 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 11D).

En hábitats con limitaciones de disponibilidad de agua y con periodos que alternan niveles altos o bajos de radiación incidente, el balance entre la respuesta estomática y fotosintética tiene un rol clave para el incremento de la asimilación de  $\text{CO}_2$  por unidad de agua perdida (EUA: eficiencia de uso de agua) y fotón absorbido (UER: uso eficiente de radiación) y es un importante rasgo para el éxito fisiológico adaptativo y distribución de las plantas (Peek *et al.*, 2004).

Los datos muestran que en el verano y el inicio del otoño, las plantas exhiben promedios altos de fotosíntesis neta instantánea durante fotoperiodos mayormente soleados (Figura 11A, días 224 y 270), mantienen una conductancia estomática baja (Figura 11B, días 224 y 270) y niveles altos de EUA y UER, exhibiendo picos máximos al final del fotoperiodo a las 17h (Figura 11 C y D, días 224 y 270). Ello indica que las plantas maximizan la captura de  $\text{CO}_2$ , aprovechando las últimas horas de disponibilidad de luz en el fotoperiodo. En contraste, los datos muestran que durante el verano (día 251), también se presentan fotoperiodos completamente nublados que disminuyen la temperatura del aire y la radiación diaria integral como se mostró en gráficas anteriores (Figuras 4 y 6).

En este microambiente, las plantas disminuyen la captura instantánea de  $\text{CO}_2$  y exhiben picos de fotosíntesis neta instantánea significativamente más

bajos ( $p < 0.05$ ). En tales condiciones, las plantas incrementan significativamente ( $p < 0.05$ ) la conductancia estomática, mantienen promedios similares ( $p > 0.05$ ) en el UEA y UER a los observados en los días 224 y 270 a las 11 y 14h. Sin embargo, la eficiencia en el uso de agua (UEA) y radiación (UER) es nula al final del fotoperiodo a las 17h. Lo anterior sugiere que en hojas de plantas de chiltepín silvestre, la fotosíntesis neta disminuye en condiciones de radiación y temperatura reducidas y probablemente esté relacionada con cambios en la eficiencia cuántica del proceso, con ajustes en el punto de compensación por luz y en la velocidad de respiración mitocondrial (Frantz y Bugbee, 2005; Aleric y Kirkman, 2004), así mismo con un ajuste homeostático a la temperatura para mantener las tasas fotosintéticas cuando se presentan diferentes condiciones ambientales (Hikosaka *et al.*, 2006).

Por otra parte, los datos correspondientes a los días 279 (Figura 3 y 11) y 299 (Figura 3) indican que durante el otoño las plantas disminuyen progresivamente sus tasas promedio de asimilación neta diaria e instantánea y disminuyen el uso eficiente de agua y radiación durante el fotoperiodo (Figura 11, día 279) hasta alcanzar niveles nulos de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  y exhibir respiración durante todo el fotoperiodo (Figura 3, día 299).

Algunos autores proponen que la conductancia estomática es más sensible al déficit de presión de vapor que a la temperatura (Hikosaka *et al.*, 2006). Sin embargo nuestros resultados muestran que ambos factores regulan la apertura estomática en hojas de chiltepín silvestre. Como se mostró anteriormente, durante fotoperiodos mayor o completamente soleados, al aumentar la temperatura aumenta el déficit de presión de vapor y las hojas cierran sus estomas mostrando niveles bajos de conductancia (Figura 11B, días 279, 224 y 270), evitando así la pérdida excesiva de agua y optimizando su uso eficiente durante el proceso fotosintético en tales condiciones. En contraste cuando el fotoperiodo es completamente nublado, la temperatura y el déficit de presión de vapor disminuyen y las hojas abren sus estomas exhibiendo niveles altos de conductancia (Figura 11B, día 251).



Por otra parte, la temperatura es uno de los factores principales que controla y afecta profundamente la actividad fisiológica y la productividad de las plantas en cualquier escala espacial y temporal (Sage y Kubien, 2007). En ese sentido, nuestros resultados muestran el efecto significativo de la temperatura sobre las tasas fotosintéticas de las plantas de chiltepín silvestre durante la transición entre las etapas de crecimiento y reproducción como se describe en el Cuadro 5 y en la Figura 12.

Día	R <sup>2</sup>	p
279-otoño	0.99	<0.05
224-verano	0.99	<0.05
251-verano	0.87	<0.05
270-otoño	0.99	<0.05

Cuadro 4. Coeficientes de correlación y nivel de probabilidad entre el aumento de la temperatura del aire y la temperatura foliar en plantas de chiltepín silvestre.

**Temperatura foliar (Tf) versus fotosíntesis neta (An).** En el Cuadro 4 se muestran los coeficientes de correlación y la probabilidad de error entre el aumento de la temperatura del aire (Ta) y el aumento de la temperatura foliar (Tf). Se observó una correlación lineal positiva ( $p < 0.05$ ) entre el aumento de la Ta y la Tf en los días 279, 224, 251 y 270. La alteración de la temperatura de crecimiento de las plantas trae como resultado el cambio de las tasas fotosintéticas en la hojas dependientes a su vez de la temperatura (Yamori *et al.*, 2006). En general, la fotosíntesis puede operar sin aparente problema entre los 7 y los 45°C en plantas y/o cultivos tropicales o de ambientes desérticos

(Sage y Kubien, 2007; Bunce, 2000). Nuestros resultados muestran que el proceso fotosintético en hojas de chiltepín silvestre puede operar en diferentes condiciones de temperatura. En la Figura 12 se observa la relación entre el incremento de la temperatura foliar (Tf) y la asimilación neta de CO<sub>2</sub> (An) durante el verano y el otoño.

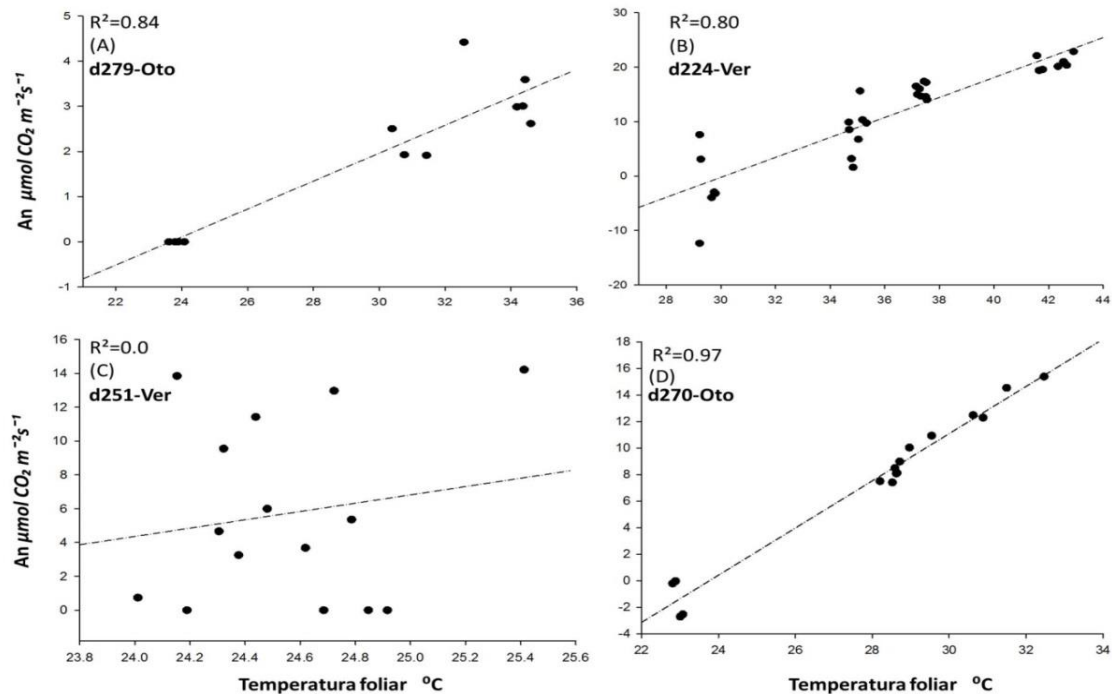


Figura 12. Regresión lineal y coeficiente de correlación entre la fotosíntesis neta (An) y la temperatura foliar (Tf). Los puntos son las mediciones de intercambio de gases hechas a las 11, 14 y 17h. Días del año: d279, d224, d251, d270. Oto: otoño; Ver: verano

Se observó que en los días 279, 270 y 224 (Figura 12 A, B y D) el incremento en la temperatura foliar (Tf) aumentó la fotosíntesis neta (An) ( $p < 0.05$ ). En el día 279 (otoño), el coeficiente de correlación fue de  $R^2=0.84$ , con una  $Tf^{\circ}\text{C}_{\text{min}}=24$ ,  $Tf^{\circ}\text{C}_{\text{max}}=35$  y una tasa máxima de asimilación de  $4.41 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 12A). Por otra parte, en el día 224 (verano) el coeficiente de correlación fue de  $R^2=0.80$ , con una  $Tf^{\circ}\text{C}_{\text{min}}=29.2$ ,  $Tf^{\circ}\text{C}_{\text{max}}=42.9$  y una tasa máxima de asimilación de  $22.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 12B). En el día 270 (otoño), el coeficiente de correlación fue de  $R^2=0.97$ , con una  $Tf^{\circ}\text{C}_{\text{min}}=22.80$ ,

$T_f^{0Cmax}=32.4$  y una tasa máxima de asimilación de  $15.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (figura 12D). En contraste, en el día 251 (verano) no se encontró una correlación entre el aumento de la  $T_f$  y la  $A_n$ , debido a que la Temperatura foliar al igual que la temperatura del aire se mantuvieron estables y sin incrementos ( $24.0-25.4^{\circ}\text{C}$ ) en el fotoperiodo, mientras que la tasa de  $A_n$  mostró incrementos desde  $5.3$  a  $14.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 12C).

Las variaciones en las condiciones de crecimiento pueden cambiar el óptimo térmico para el proceso fotosintético asimilatorio (Sage y Kubien, 2007). Algunas especies, en especial aquellas en hábitats extremos, pueden aclimatarse al cambio de temperatura mediante ajustes en el óptimo térmico para el proceso fotosintético e incrementan las tasas de asimilación en las nuevas condiciones de temperatura de crecimiento (Sage y Kubien, 2007; Atkin *et al.*, 2006). Nuestros resultados sugieren que la estrategia para la adquisición de carbono a nivel de hojas en las plantas de chiltepín silvestre depende estrechamente de la interacción con la temperatura de crecimiento durante el verano y el otoño.

Como se mostró en graficas anteriores, durante el verano (días 224 y 251), las plantas modifican las características del intercambio de gases y su capacidad fotosintética en respuesta a cambios drásticos en las condiciones ambientales de radiación, humedad y temperatura para optimizar la captura de carbono durante el periodo transitorio crítico del crecimiento vegetativo y la reproducción, mientras que en el otoño (días 270 y 279) al disminuir la temperatura disminuyó también la capacidad fotosintética y las tasas asimilatorias que se observan durante ese periodo. Las características y los cambios en la conductancia estomática, el uso eficiente de agua y radiación así como la dependencia de la asimilación de  $\text{CO}_2$  en función de la temperatura, demuestran la estrategia fisiológica de las plantas de chiltepín silvestre, para efficientizar los procesos de asimilación neta de carbono bajo diferentes condiciones ambientales durante la transición crítica ( $\sim 120\text{d}$ ) entre las etapas fenológicas de crecimiento vegetativo, reproducción y maduración durante el

verano y el otoño. Por otra parte, el modelo bioquímico (FvCB) de la fotosíntesis es ampliamente utilizado para describir la asimilación de  $\text{CO}_2$  a diferentes escalas espaciales, desde una hoja, a nivel de dosel y hasta la biosfera terrestre y también para estudiar la evolución de los niveles de concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico del pasado, el presente y el futuro (Gu *et al.*, 2010; Von Caemmerer, 2000; Farquhar *et al.*, 1980 1980). Nuestros resultados muestran un ajuste adecuado de la cinética en respuesta al  $\text{CO}_2$  cloroplástico al modelo de la fotosíntesis FvCB.

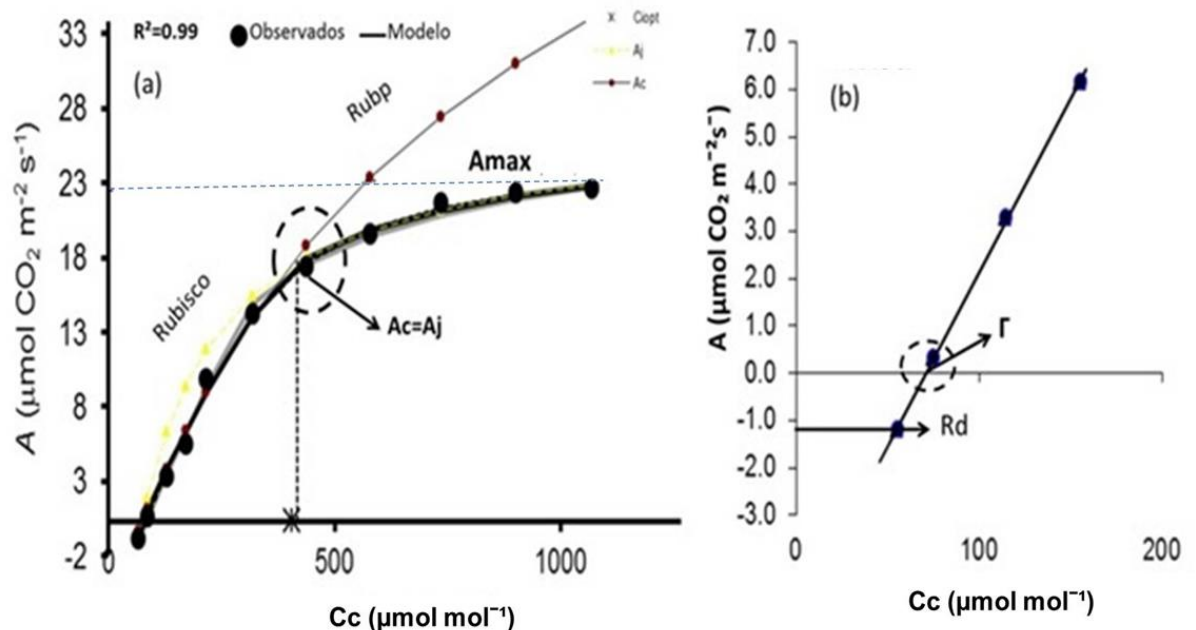


Figura 13.- Cinética de asimilación neta de  $\text{CO}_2$  ( $A_n$ ) en función de la concentración cloroplástica de  $\text{CO}_2$  ( $A\text{-}C_c$ ). En (a) se muestra la saturación  $A_{\text{max}}$ ;  $^*(A_c=A_j)$ : es la concentración de  $\text{CO}_2$  donde la enzima Rubisco y Rubp son igualmente limitantes; ( $A_{\text{max}}$ ): es la fotosíntesis máxima alcanzada. En (b) se muestra el punto de compensación por  $\text{CO}_2$  ( $\Gamma$ ) y la respiración mitocondrial ( $R_d$ ); los puntos son el promedio  $n=2$

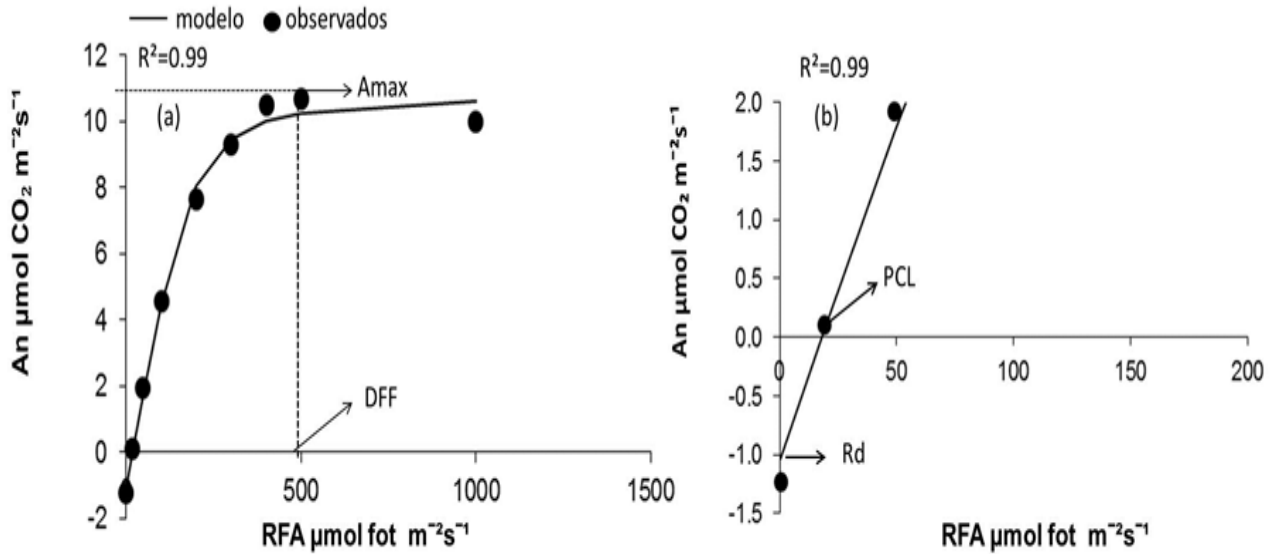


Figura 14. Cinética de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (An) en función de la radiación fotosintéticamente activa (An-RFA). En (a) se muestran Amax: máxima fotosíntesis alcanzada a determinada RFA. En (b) se muestran el PCL: punto de compensación por luz y Rd: respiración mitocondrial. Los puntos son el promedio n=4.

**Cinéticas fotosintéticas en respuesta al CO<sub>2</sub> cloroplástico (Cc) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA).** Las Figuras 13 y 14 muestran las cinéticas (AnvsCc) y (AnvsRFA) respectivamente obtenidas en el otoño (día 279) en la etapa fenológica de maduración del fruto. En la cinética en respuesta al CO<sub>2</sub> cloroplástico (Figura 13a), se encontró que a una RFA constante de 400 μmol fotones m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, una temperatura foliar de 33.97°C ± 0.12 y una gi de 0.07 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, el punto de saturación fue de 22.45 ± 2.75 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, ocurre a una velocidad de carboxilación de la enzima Rubisco promedio de 61.15 ± 8.69 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y con una eficiencia cuántica promedio en la cadena transportadora de electrones Jmax= 102.85 ± 7.84 μmol e m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

El punto de transición ocurre a una Cc promedio de 384.5+/-28.99 μmol mol<sup>-1</sup> en una zona de transición limitada por factores como la cantidad y actividad de la enzima Rubisco (Ac) y por la regeneración de RuBp de acuerdo a lo descrito en el modelo de la fotosíntesis para una hipérbola no rectangular

en plantas C3 (Ethier y Livingston, 2004; Farquhar *et al.*, 1980). En la parte lineal de dicha cinética (Figura 13b), el punto de compensación ( $\Gamma$ ) revela que se requiere una concentración de  $\text{CO}_2$  mínima promedio de  $72.40 \pm 2.11 \mu\text{mol mol}^{-1}$  para superar la fotorespiración y la respiración mitocondrial ( $1.32 \pm 0.16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y que ocurra el proceso de asimilación fotosintética de  $\text{CO}_2$ .

Por otra parte, la cinética en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (Figura 14a), mostró que a una concentración constante de  $\text{CO}_2$  de  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$  y una temperatura de  $33.97 \pm 0.12$ , el punto de saturación fue de  $10.93 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y ocurre a una densidad de flujo de fotones (DFF=RFA incidente) de  $500 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (1/4 de la máxima RFA posible:  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), con una eficiencia cuántica ( $\Phi$ ) de  $0.056 \text{ mol fotones/mol}^{-1} \text{ CO}_2$ . En la parte lineal de dicha cinética (Figura 14b) y a una concentración constante de  $\text{CO}_2$ , el punto de compensación por luz (PCL), revela que se requiere un mínimo de flujo fotónico de  $18.2 \mu\text{mol fot m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para superar la respiración mitocondrial de  $1.02 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y entrar en el proceso asimilatorio.

Existen numerosas publicaciones que discuten sobre los valores de  $V_{\text{cmax}}$  y  $J_{\text{max}}$  en diferentes especies de plantas, así como de los modelos teóricos y sus ajustes (Miao *et al.*, 2009; Rodeghiero *et al.*, 2007; Sharkey *et al.* 2007; Dubois *et al.*, 2007; Ethier y Livingston 2004; Long y Bernacchi 2003; Medlyn *et al.*, 1999, 2002; Wullschleger, 1993; Harley y Sharkey 1991). Actualmente, se sabe que parámetros fotosintéticos como la velocidad máxima de carboxilación ( $V_{\text{cmax}}$ ), la máxima velocidad de transporte de electrones ( $J_{\text{max}}$ ) y la respiración mitocondrial ( $R_d$ ), varían en las plantas de acuerdo a géneros y especies, tipos funcionales de plantas y contenido de nitrógeno en las hojas (Wullschleger, 1993).

La mayoría de los estudios publicados sobre el comportamiento temporal y las características fotosintéticas en las plantas reportan variaciones en las tasas máximas de fotosíntesis a saturación de luz o irradiación (Xu y Baldocchi, 2003), sin considerar el cálculo y ajuste de la  $V_{\text{cmax}}$  y la  $J_{\text{max}}$ , lo cual requiere la medición de las curvas fotosintéticas en respuesta al  $\text{CO}_2$  intercelular ( $A-C_i$ )

(Xu y Baldocchi, 2003; Sullivan *et al.*, 1996; Reich *et al.*, 1991). Específicamente en plantas  $C_3$  se han evaluado las curvas fotosintéticas en respuesta a la concentración de  $CO_2$  intercelular y la radiación fotosintéticamente activa, y se han propuesto diferentes modelos y ecuaciones para elucidar diferentes parámetros clave del proceso fotosintético (Zipiao *et al.*, 2010; Ethier y Livingston, 2004; Thornley, 1996; Wullschleger, 1993; Farquhar *et al.*, 1980; Marshall y Biscoe 1980).

Actualmente en muchas especies incluyendo a *Capsicum* spp., poco se sabe sobre las características de la  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  y  $R_d$ . Los resultados de la  $V_{cmax}$ , la  $J_{max}$  y  $R_d$  presentados en este estudio son el primer reporte en la literatura sobre las características fotosintéticas evaluadas *in situ* en plantas de chiltepín silvestre, el progenitor silvestre de las variedades cultivadas de la especie. Adicionalmente, pocos estudios han reportado parámetros fotosintéticos en *Capsicum* spp.

Wullschleger (1993) y Sage y Sharkey (1987), en una variedad cultivada de pimiento, reportan una  $A_{max}$  de  $23 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , un promedio máximo para la  $V_{cmax}$  de  $91 \pm 25 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y la  $J_{max}$  de  $290 \pm 10 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una temperatura de  $20^\circ\text{C}$  y una irradiación de  $1300 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En otra variedad de pimiento cultivado en condiciones controladas y diversos tratamientos de estrés hídrico (Campos *et al.*, 2013), reportan una  $A_{max}$  de  $20 \pm 2 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , un promedio máximo de  $V_{cmax}$  de  $40.3 \pm 3.1 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y una  $J_{max}$  de  $67.4 \pm 3.6 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una temperatura de  $25^\circ\text{C}$  y una irradiación de  $1050 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Nuestros resultados muestran que a una temperatura significativamente más alta ( $33.97^\circ\text{C}$ ) que las reportadas en *Capsicum* spp. (Campos *et al.*, 2013; Wullschleger, 1993 y Sage y Sharkey 1987) y una irradiación de 20% ( $400 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) con respecto a la máxima posible ( $2000 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), las hojas del chiltepín silvestre exhiben altos niveles de  $V_{cmax}$  ( $61.15 \pm 8.69 \mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y  $J_{max}$  ( $102.85 \pm 7.84 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Los valores de la  $V_{cmax}$  y la  $J_{max}$  descritos en el presente estudio y aquellos reportados hasta el momento en la

literatura para las especies del género (Campos *et al.*, 2013; Wullschleger, 1993; Sage y Sharkey, 1987) deben ser tomados en cuenta para futuras comparaciones sobre las implicaciones ecofisiológicas de estos parámetros fotosintéticos entre las variedades cultivadas de *Capsicum annuum* y las poblaciones naturales de chiltepín (*C. annuum* var. *glabriusculum*).

Sin embargo, importantes aspectos sobre la parametrización fotosintética deben ser considerados, ya que se ha demostrado que la temperatura óptima para el proceso fotosintético puede cambiar de acuerdo a los cambios en la temperatura de crecimiento en plantas adaptadas a diferentes regímenes térmicos produciendo diferentes capacidades fotosintéticas ( $A_{max}$ ) y distintos valores de  $V_{cmax}$  y  $J_{max}$  (Bunce, 2000).

Adicionalmente, otros aspectos básicos deben ser considerados y evaluados a fin de ampliar el conocimiento actual sobre las características fotosintéticas en *Capsicum* spp. Los modelos de ajuste matemático aplicados al análisis de las curvas, la parametrización de las curvas  $A_n-C_i$  v/s  $A_n/C_c$  para comparar y calcular la  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  y la  $R_d$ , el cálculo de las limitaciones mesofílicas en la conductancia interna de  $CO_2$  ( $g_i$ ), y los detalles técnicos y prácticos de la instrumentación de cámara de asimilación, entre otros, son todos aspectos clave para ser considerados en la parametrización correcta del proceso fotosintético en *Capsicum* spp., como ha sido demostrado y sugerido por diferentes autores al estudiar las respuestas fotosintéticas en diferentes plantas (Niinemets *et al.*, 2009; Miao *et al.*, 2009; Flexas *et al.*, 2007; Sharkey *et al.*, 2007; Yamori *et al.*, 2006; Ethier y Livingston, 2004; Long y Bernacchi, 2003; Bunce, 2000).

En este estudio se calcularon los valores de  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ,  $R_d$  y  $\Gamma$  en hojas de chiltepín silvestre, de acuerdo a las concentraciones de  $CO_2$  a nivel cloroplástico ( $C_c$ ), ya que recientemente ha sido demostrado que  $C_c$  representa a las concentraciones en el sitio de carboxilación de la Rubisco en los cloroplastos y son las que han sido sugeridas como las correctas para la obtención de parámetros fotosintéticos (Niinemets *et al.*, 2009; Flexas *et al.*,



2007; Ethier y Livingston, 2004) Adicionalmente en este estudio se obtuvo una conductancia interna promedio de las células del mesófilo ( $g_i$ ) de  $0.07 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , valor similar al rango registrado en plantas herbáceas y leñosas perennes ( $.08\text{-}.19 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Ethier y Livingston, 2004).

Por otra parte, debido a que la intensidad luminosa está acoplada al balance energético de las hojas, se sabe que las curvas fotosintéticas en respuesta a la radiación están determinadas por la temperatura y la edad foliar lo cual altera los mecanismos bioquímicos intrínsecos de las hojas (Zufferey *et al.*, 2000). Estos factores determinan la forma de las curvas en respuesta a la radiación (Zufferey *et al.*, 2000; Thornley 1976). Algunos autores sugieren que en plantas C3 el punto de saturación por radiación ocurre entre los 700-800  $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en temperaturas foliares entre los 25 y 30°C en hojas maduras (Zufferey *et al.*, 2000). En *Capsicum* spp., diferentes curvas fotosintéticas en respuesta a la radiación han sido reportadas en la literatura. Hajirezaei *et al.* (2002), reportan una  $A_{\text{max}}$  de  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , una saturación por radiación entre los 400 y los 500  $\mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una temperatura foliar de 20°C en una variedad de *C. annum*, mientras que Espinosa-Calderon *et al.* (2012), reportan una  $A_{\text{max}}$  entre los 6 y 12  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , un punto de saturación por radiación entre los 300 y 400  $\mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a diferentes temperaturas foliares entre los 23 y los 45°C.

Por otra parte, Xiao *et al.* (2011), reportan una  $A_{\text{max}}$  entre los 14 y 15  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , una saturación por radiación entre los 400 y los 686  $\mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una temperatura foliar de 25°C. Nuestros resultados muestran que en hojas maduras de chiltepín silvestre el punto de saturación ocurre aproximadamente a los 500  $\mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una temperatura de 33.97 $\pm$ 0.12°C, mientras que la pendiente de dicha cinética ( $\Phi$ ) denota la eficiencia en la utilización de la energía para la fijación de CO<sub>2</sub> en estas condiciones. Por otra parte, usualmente las mediciones de las curvas fotosintéticas An-Ci o An-Cc suelen obtenerse a niveles de saturados de radiación  $>800 \mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y

temperaturas variadas entre los 25 y 30<sup>0</sup>C (Flexas *et al.*, 2007; Miao *et al.*, 2009; Bunce, 2000).

Nuestros resultados sugieren que el valor de saturación por radiación obtenido de las curvas An-RFA (500  $\mu\text{mol e m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en hojas maduras de chiltepín silvestre debe ser tomado en cuenta como criterio válido para futuras parametrizaciones de la curva An-Ci y An-Cc en esta especie en particular. En este estudio se caracterizaron las curvas fotosintéticas A-Cc y A-RFA en hojas maduras de chiltepín silvestre a partir de datos obtenidos *in situ*. Las mediciones se realizaron en el otoño (día 279, año 2012) en la etapa de maduración del fruto y se consideró la temperatura foliar de crecimiento para realizar las curvas y obtener sus parámetros.

Actualmente al igual que en otras plantas, en *Capsicum* spp. y particularmente en chiltepín silvestre, poco se sabe sobre las variaciones de los parámetros fotosintéticos en el curso de una temporada. Por ejemplo, cuando las hojas se expanden, experimentan estrés, se aclimatan a diferentes temperaturas, maduran y finalmente senescen (Xu y Baldocchi, 2003; Nogués y Alegre 2002; Wilson *et al.* 2000, 2001; Dang *et al.* 1998). La futura investigación sobre estos aspectos será fundamental para el entendimiento de las respuestas fotosintéticas de las plantas a diferentes condiciones ambientales en su hábitat natural en el desierto Sonorense.

Los parámetros obtenidos pueden ser utilizados para futuras comparaciones en plantas del género y para el diseño de protocolos para el cultivo y la optimización del proceso fotosintético, el crecimiento y la productividad de esta importante especie.

## CONCLUSIONES

Con base en los datos presentados de los factores ambientales, el comportamiento fenológico y el intercambio de gases en plantas silvestres de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* se concluye lo siguiente:

El patrón climático bimodal del desierto Sonorense y la variación de los patrones de temperatura, radiación y humedad, controlan la transición entre las etapas fenológicas y determinan la duración del periodo en el cual las plantas están activas fotosintéticamente, crecen y se reproducen.

El periodo latente de las plantas ocurre en el otoño y parte del invierno y se caracteriza por bajas temperaturas, baja radiación y una alta humedad ambiental.

La humedad acumulada en el suelo durante el invierno y el incremento de la temperatura ambiental al finalizar este periodo, están relacionados con la finalización de la latencia y la manifestación de la brotación temprana de las plantas.

Después de la brotación e iniciada la etapa del desarrollo de las primeras hojas en la primavera, las plantas manifestaron un periodo de semi-latencia caracterizado por la pérdida de hojas y nulo crecimiento.

La transición fenológica entre la manifestación de la brotación, el desarrollo de las primeras hojas y el crecimiento vegetativo en el verano se extiende aproximadamente 145d y está relacionado a los altos niveles de

radiación y temperatura así como a la ausencia de precipitaciones que restringen la disponibilidad de agua fácilmente extraíble en el suelo.

El periodo de crecimiento, reproducción y maduración ocurre durante el verano y parte del otoño. Tiene una duración de aproximadamente 120d y se caracteriza por tener altos niveles de humedad en suelo y aire, radiación moderada y temperaturas contrastantes.

Los cambios rápidos en la presión de humedad observados en el otoño sugieren que el cambio súbito en la disponibilidad de agua fácilmente extraíble en el suelo podría ser un factor crítico y limitante para el mantenimiento y la duración de la actividad fotosintética cuando las plantas están en el proceso de maduración del fruto.

El chiltepín se desarrolla en un hábitat preferentemente sombreado, pero con importantes huecos en el dosel de las plantas nodriza que permiten más penetración de radiación durante el fotoperiodo.

El mezquite provee de una importante cobertura durante el periodo de crecimiento y reproducción, disminuyendo significativamente los niveles de radiación entre los 3.7 y los 14 mol m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>.

Las características del intercambio de gases indican que durante el verano y el inicio del otoño, en fotoperiodos mayormente soleados, se presentan las más altas tasas de fotosíntesis y las plantas incrementan el uso eficiente de agua y radiación pero disminuyen la conductancia estomática para disminuir la pérdida de agua por transpiración.

La capacidad de asimilación fotosintética está fuertemente correlacionada con el incremento en la temperatura foliar a su vez controlada por la temperatura del aire. Las plantas mostraron una tasa instantánea máxima de asimilación de CO<sub>2</sub> a temperaturas >40°C en el verano.

Los altos coeficientes de determinación obtenidos de las cinéticas de asimilación neta de CO<sub>2</sub> en respuesta a la radiación (RFA) y al CO<sub>2</sub>

cloroplástico (Cc), indican que las curvas cinéticas se ajustan adecuadamente a los modelo matemáticos descritos para plantas C3.

## RETOS Y PERSPECTIVAS

Considerando los patrones ambientales actuales en el desierto Sonorense, los resultados de nuestro estudio muestran que las plantas de chiltepín toman ventaja de periodos cortos de disponibilidad de agua, exhibiendo una transición fenológica rápida entre el crecimiento vegetativo, la reproducción y la senescencia, así como también exhiben rasgos fisiológicos de adaptación a condiciones ambientales extremas para maximizar la ganancia de carbono. Sin embargo, las condiciones ambientales más calientes y secas predichas para las futuras décadas (IPCC 2001) a la par del incremento en las concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub>, es cada vez más evidente que las plantas en general enfrentarán diferentes escenarios, donde los patrones ambientales ejercerán el control sobre la ganancia de carbono.

En los pasados 400 milenios los niveles de CO<sub>2</sub> oscilaron entre los 180-300µbar (Sage y Coleman, 2001), en estas condiciones, la fotosíntesis a saturación de radiación pudo haber estado limitada por la V<sub>cmax</sub> de la Rubisco en plantas C3 y por la PEPC (phosphoenolpyruvate carboxilase) en plantas C4, en los rangos térmicos durante la temporada de crecimiento (Sage y Kubien, 2007). Sin embargo, a altas concentraciones de CO<sub>2</sub> y elevadas temperaturas, se ha sugerido que la capacidad de carboxilación de la Rubisco podría no ser una limitación. En cambio sí hipotéticamente la limitación predominante estuviera en la capacidad del transporte de electrones en un ambiente futuro muy caliente y con altas concentraciones de CO<sub>2</sub>, la selección natural podría favorecer aquellas especies y genotipos que tengan incrementos en la estabilidad térmica al calor en las membranas y sus proteínas (Sage y Kubien, 2007). Por esta razón, es necesaria más investigación futura sobre los patrones climáticos y las características del comportamiento fenológico y actividad fotosintética de las poblaciones naturales del chiltepín silvestre en el desierto

Sonorense, a fin de comprender la magnitud de los impactos del cambio climático global sobre las propiedades y rasgos ecofisiológicos de las plantas y generar estrategias no solo para la seguridad alimentaria de *Capsicum* spp., sino también para vislumbrar y aplicar un manejo preventivo y mitigativo que asegure la productividad sostenible de esta importante planta.

Para realizar esto efectivamente, en chiltepín silvestre es fundamental identificar las principales limitaciones de la fotosíntesis en diversos rangos de temperatura, sobre todo en aquellos por encima del óptimo térmico y como varían en las poblaciones naturales en el desierto Sonorense.

## LITERATURA CITADA

Awal, M. A., Ismail, W. I. W., Harun, M. H., & Endan, J. 2005. Methodology and measurement of radiation interception by quantum sensor of the oil palm plantation. Methodology and measurement of radiation interception by quantum sensor of the oil palm plantation. Songklanakarin Journal of Science Technology 27(5): 1084-1092.

AGFD, Arizona Game and Fish Department, 2003. *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pickersgill: Classification, nomenclature, description and range. Unpublished abstract compiled and edited by the Heritage Data Management System, Arizona Game and Fish Department, Phoenix, AZ. 5 pp. URL: [http://www.azgfd.gov/w\\_c/edits/documents/Capsangl.fo.pdf](http://www.azgfd.gov/w_c/edits/documents/Capsangl.fo.pdf) . Acceso: 06/08/2013.

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

Akram, N.A., Shahbaz M y Ashraf M., 2007. Relationship of photosynthetic capacity and proline accumulation with the growth of differently adapted



populations of two potential grasses (*Cynodon dactylon* (L.) Pers. and *Cenchrus ciliaris* L.) to drought stress. Pakistani. *Journal of Botany* 39(3): 777-786.

Alados I, F.J. Olmo, I. Foyo-Moreno, L. Alados-Arboledas, 2000. Estimation of photosynthetically active radiation under cloudy conditions. *Agricultural and Forest Meteorology* 102: 39-50.

Aleric K.M y Kirkman K., 2004. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany* 92(4): 682–689.

Angert A.L., Horst J.L., Huxman T.E y Veneable D.L., 2010. Phenotypic plasticity and precipitation response in sonoran desert winter annuals. *American Journal of Botany* 97(3): 405–411.

Anogianaki A, Negrev N.N, Shaik Y.B, Castellani M.L, Frydas S, Vecchiet J, Tete S, Salini V, De Amicis D, De Luttis M.A, Conti F, Caraffa A, Cerrulli G. ( 2006 ). Capsaicin an irritant anti-inflammatory compound. *Journal of Biological Regulators and Homeostatic Agents* 2(6): 1-4.

Atkin O.K., Scheurwater I. y Pons T.L., 2006. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric. *Global Change Biology* 12: 500-515.

Ayuko U, Tadahiko M y Amane M, 2008. Effects of temperature on photosynthesis and plant growth in the assimilation shoots of a rose. *Soil Sciences and Plant Nutrition* 54: 253-258.

Bañuelos N, Salido P L, Gardea A (2008). Etnobotánica del chiltepín: Pequeño gran señor en la cultura de los sonorenses. *Estudios. Sociales* 16(32): 177-205.

Battaglia M.A., Mitchell R J, Mou P P, Pecot S D, (2003). Light Transmittance Estimates in a Longleaf Pine Woodland Forest Science 49(5): 752-762.

Belsky A.J., Amundson R.G., Duxbury J.M., Riha S.J y Ali A.R., 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. Journal of Applied Ecology 26: 1005-1024.

Belsky A.J., Mwonga S.M., Amundson R.G., Ali A.R y Duxbury J.M. 1993. Relative effects of trees on their understory environments in high-rainfall versus low-rainfall amounts. Journal of Applied Ecology 30: 143-155.

Berry JA and Downton WJS (1982). Environmental regulation of photosynthesis. In: Development carbon metabolism and plant productivity, vol. II (ed. Govindge), Academic press, New York, pp. 263-343.

Blum, E., M. Mazourek, M. O'Connell, J. Curry, T. Thorup, K. Liu, M. Jahn and I. Paran. 2003. Molecular mapping of capsaicinoid biosynthesis genes and quantitative trait loci analysis for capsaicinoid content in Capsicum. Theoretical and Applied Genetics 108: 79-86.

Bosland, P.W., and E.J. Votava. 2000. Peppers: Vegetable and Spice Capsicums. Crop Production Science in Horticulture 12. CAB International Publishing, Wallingford, England, UK. 204 pp.

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

Bunce J.A., 2000. Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C3 species: temperature dependence of

parameters of a biochemical photosynthesis model. *Photosynthesis Research* 63: 59-67.

Campos H, Carlos Trejo, Cecilia B. Pena-Valdivia, Rodolfo García-Nava, F. Víctor Conde-Martínez, M.R. Cruz-Ortega., 2013. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery. *Environmental and Experimental Botany* 98: 56-64.

Cadman, C. S.; Toorop, P. E.; Hilhorst, H. W. M. and Finch-Savage, W. E. 2006. Gene expression profiles of (*Arabidopsis* Cvi.) seeds during dormancy cycling indicate a common underlying dormancy control mechanism. *Plant J.* 46:805-22

COTECOCA 1986. Coeficientes de Agostadero de la República Mexicana. Estado de Sonora. COTECOCA-SARH. México, D.F.

COTECOCA. 1985. Comisión Técnico Consultiva para la Determinación de Coeficientes de Agostadero. Estado de Sonora. SARH. Hermosillo, Sonora.

Centritto M, Loreto F, Chartzoulakis K. 2003. The use of low [CO<sub>2</sub>] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive samplings. *Plant, Cell and Environment* 26: 585-594.

Chandra Suman, Hemant Lata, Ikhlas A. Khan and Mahmoud A. Elsohly., 2008. Photosynthetic response of *Cannabis sativa* L. to variations in photosynthetic photon flux densities, temperature and CO<sub>2</sub> conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 14(4): 295-306.

Choi Suk-Hyun L., Bong-Soon S, Kozukue E, Kozukue N, Levin C, Friedman M (2006). Analysis of the contents of pungent compounds in fresh korean red peppers and in pepper-containing foods. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54: 902-903.

Chory J, 1997. Light modulation of vegetative development. *Plant Cell* 9: 981-988.

CONAFOR, 2009. Técnicas para el establecimiento y producción de chiltepín silvestre, bajo un sistema agroforestal en Sonora, México. SEMARNAT, publicación electrónica: <http://www.conafor.gob.mx/biblioteca/Tecnicas-CHILTEPIN.pdf>. Consultado el 20/08/2013.

Conagua, 2013. Resumen de datos climatológicos de la estación meteorológica (26-198) en Mazocahui, Baviacora Sonora. Jefatura de Meteorología de la Dirección técnica del Organismo de la Cuenca del Noroeste. Comunicación personal, Consulta de base de datos el 23/08/2013.

Dang, Q.-L., H.A. Margolis y J.G. Collatz. 1998. Parameterization and testing of a coupled photosynthesis–stomatal conductance model for boreal trees. *Tree Physiology* 18: 141-153.

Davey C.A., Redmond K.T y Simeral D.B., 2007. Weather and Climate Inventory National Park Service Sonoran Desert Network Natural Resource Technical Report NPS/SODN/NRTR—2007/044 WRCC Report. Western Regional Climate Center Desert Research Institute. [http://www.wrcc.dri.edu/nps/reports/2007\\_06\\_01\\_sodninventory\\_final.pdf](http://www.wrcc.dri.edu/nps/reports/2007_06_01_sodninventory_final.pdf).

Debiasi Clayton, Gilmar R Zaffari, Miguel P Guerra, 2002. Effect of photosynthetically active radiation on the in vitro initial development of banana cultures. *Revista Brasileira de Agrociência* 9(2): 175-176.

Denning, A.S., D.A. Randall, G.J. Collatz and P.J. Sellers. 1996. Simulations of terrestrial carbon metabolism and atmospheric CO<sub>2</sub> in a general circulation model. 2. Simulated CO<sub>2</sub> concentration. *Tellus* 48: 543-567.

Díaz-Espejo A, Walcroft AS, Fernández JE, Hafidi B, Palomo MJ, Girón IF. 2006. Modelling photosynthesis in olive leaves under drought conditions. *Tree Physiology* 26: 1445-1456.

Dieleman JA and Meinen E, 2008. Interacting effects of temperature integration and light intensity on growth and development of single-stemmed cut rose plants. *Scientia Horticulturae* 113: 182-187.

Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. 2006. The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127: 1309-1321.

Dubois J.J.B., Fiscus E.L., Booker F.L., Flowers M.D. & Reid C.D. 2007. Optimizing the statistical estimation of the parameters of the Farquhar–von Caemmerer–Berry model of photosynthesis. *New Phytologist* 176: 402-414.

Eshbaugh W (1993). “History and Exploitation of a Serendipitous New Crop Discovery” en J. Janick and J. E. Simon (eds.) *New crops*. New York, Wiley.

Espinosa-Calderon A, Torres P.I, Padilla M.J.A, Chavaro O.R, Xoconostle C.B, Gomez S.L, Ruiz M.R y Guevara G.R. 2012. Relationship between leaf temperature and photosynthetic carbon in *Capsicum annuum* L. in controlled climates. *Journal of Scientific & Industrial Research* 71: 528-533.

Estrada, B., M.A. Bernal, J. Díaz, F. Pomar and F. Merino. 2002. Capsaicinoids in vegetative organs of *Capsicum annuum* L. in relation to fruiting. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50: 1188-1191.

Ethier G J y Livingston N J, (2004). On the need to incorporate sensitivity to CO<sub>2</sub> transfer conductance into the Farquhar–von Caemmerer–Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment* 27: 137-153.

Evrendilek F., Ben Asher J y Mehmet Aydin. 2008. Diurnal photosynthesis, water use efficiency and light use efficiency of wheat under Mediterranean field conditions. *Journal of Environmental Biology* 29(3): 397-406.

Farquhar G.D, Von Caemmerer S, Berry J A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149: 78-90.

Farquhar G.D. & von Caemmerer S. 1982. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions. In *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of plant physiology, New series*(eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler) Vol. 12B, pp. 550–587. Springer Verlag, Heidelberg, Germany.

Flenet, F., Kiniry, J.E., Board, J.E., Westgate, M.E., Reicosky, D.C. 1996. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agronomy Journal* 88: 185-190.

Flexas J, Díaz-Espejo A, Berry J.A, Cifre J, Galmés J, Kaldenhoff R, Medrano H and Ribas-Carbo M., 2007. Analysis of leakage in IRGA's leaf chambers of open gas exchange systems: quantification and its effects in photosynthesis parameterization *Journal of Experimental Botany* 58(6): 1533-1543.

Flexas J., A. Díaz-Espejo, J. A. Berry, J. Cifre, J. Galme's, R. Kaldenhoff, H. Medrano y M. Ribas-Carbo., 2007. Analysis of leakage in IRGA's leaf chambers of open gas exchange systems: quantification and its effects in photosynthesis parameterization. *Journal of Experimental Botany* 58(6): 1533-1543.

Forseth, I.N., Wait, D.A., Casper, B.B. 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial. *Journal of Ecology* 89: 670-680.

Frantz J.M y Bugbee B., 2005. Acclimation of plant populations to shade: Photosynthesis, respiration and carbon use efficiency. *Journal of American Society of Horticultural Sciences* 130(6): 918-927.

Frouin R, Pinker R T. 1995. Estimating photosynthetically active radiation (PAR) at the earth's surface from satellite observations. *Remote Sensing of Environment* 51: 98-107.

Galán C., Garcia -Mozo H., Cariñanos P., Alcazar P., Dominguez -Vilches E., 2001. The role of temperature in the onset of the *Olea europaea* L. pollen season in southwestern Spain. *International Journal of Biometeorology* 45: 8-12.

Ganguly, S., Friedl, M.A., Tan, B., Zhang, X., Verma, M. 2010. Land surface phenology from MODIS: characterization of the Collection 5 global land cover dynamics product. *Remote Sensing of Environment* 114: 1805-1816.

García, A.; Montes, S. y L. Rancel, (2004) Calidad fisiológica de la semilla de chile piquín (*Capsicum annuum* var. *aviculare*) de dos localidades de Querétaro. Primer convención mundial del chile, pp. 49-53.

García M, Castiñeiras L, Fuentes T, Fundora V, Barrios Z, Fernández O; Cristóbal L; Moreno R; García V; Hernández M, Giraudy F, Orellana, Sánchez R, González P, Valiente V. 2005. Conservación de la diversidad de las plantas cultivadas en los huertos caseros de comunidades rurales de Cuba. *Serie de Estudios Biológicos. Época II* 18: 8-37.

García F A, Montes H S, Rangel Lucio J A, García Moya E, Mendoza E M, (2010). Physiological response of chili piquin pepper [*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pickersgill] seeds to gibberlic acid and hot water. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 1(2): 203-216.

Gonzalez-Jara P, Moreno-Letelier A, Fraile A, Piñero D, García-Arenal F (2011). Impact of Human Management on the Genetic Variation of Wild Pepper, *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*. *PLoS ONE* 6(12): e28715.

Govindarajan V S y Sathyanarayana, M N. 1991. Capsicum-production, technology, chemistry and quality. Part. V Impact on physiology, pharmacology, nutrition and metabolism: structure, pungency, pain and desensitization sequences. CRC Crit. Rev. International Journal of Food Sciences and Nutrition (29): 435-474.

Gu L, Pallardy S.G., Tu K., Law B.E y Wullschleger S.D., 2010. Reliable estimation of biochemical parameters from C3 leaf photosynthesis–intercellular carbon dioxide response curves. Plant, Cell and Environment Vol.33: 1852–1874.

Hajirezaei M.R., Martin Peisker, Henning Tschiersch, Javier F. Palatnik, Estela M. Valle, NeÂstor Carrillo y Uwe Sonnewald., 2002. Small changes in the activity of chloroplastic NADP+ -dependent ferredoxin oxidoreductase lead to impaired plant growth and restrict photosynthetic activity of transgenic tobacco plants. The Plant Journal 29(3): 281-293.

Harley P C. y Sharkey T D. 1991. An improved model of C3 photosynthesis at high CO2: reversed O2 sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. Photosynthesis Research 27: 169-178.

Harley P.C. & Sharkey T.D. 1991. An improved model of C3 photosynthesis at high CO2: reversed O2 sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. Photosynthesis Research 27: 169-178.

Hernández V S; Luna R R, Sánchez C, González R A, Rivera B R F, Guevara G R G, Sánchez P P, Casa A, Oyama K. 2004. Variación genética en la resistencia a virus en poblaciones silvestres de Chile (*Capsicum annuum*). En: Primera Convención Mundial del Chile. Mejoramiento y Recursos Fitogenéticos p. 25.

Hernández-Verdugo S, Flor Porras, Antonio Pacheco-Olvera, Ricardo Guillermo López-España, Manuel Villarreal-Romero, Saúl Parra-Terraza y Tomás Osuna Enciso, 2012. Caracterización y variación eco-geográfica de poblaciones de Chile (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) silvestre del noroeste de México. Polibotanica, Núm. 33, pp. 175-191, ISSN 1405-2768.



Hernández-Verdugo S, Ken Oyama, Vázquez-Yanes C, (2001). Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico. *Plant Ecology* 155: 245-257.

Hikosaka K, Kazumasa Ishikawa, Almaz Borjigidai, Onno Muller y Yusuke Onoda, 2006. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany* 57(2): 291-302.

Hilhorst, H. W. M. 2007. Definitions and hypothesis of seed dormancy. In: Bradford, K. and Nonogaki, H. (eds). *Seed development, dormancy and germination*. *Annual Plant Review*. 27:50-71

Ho L.C, Grange R.I, Shaw A.F. 1989. Source/Sink regulation. In: *Transport of Photoassimilates*. D.A Baker (Ed.) Logman Scientific & Technical. Essex, England. Pp:306-343.

Hunziker, A.T. 2001. *Genera Solanacearum: The Genera of Solanaceae Illustrated, Arranged According to a New System*. Gantner Verlag, Ruggell, Liechtenstein. 516 pp.

Huxman , T. E. , K. A. Snyder , D. Tissue , A. J. Leffler , K. Ogle , W. T. Pockman , D. R. Sandquist, et al . 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems . *Oecologia* 141:254 – 268.

INIFAP, 2007. El chiltepín silvestre en la cuenca del Río Sonora. Número 19, abril. Hermosillo, Sonora, Conacyt–CIAD, A. C.–CESUES–CONAFOR.

Ingram, M. 2000. *Desert storms. A natural history of the Sonoran Desert*. Arizona-Sonora Desert Museum Press, Tucson, Arizona. S. J. Phillips and P. W. Comus, editors. 41-50 pp.

IPCC. (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Contribution of Working Group 1 to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 700pp.

Jacovides C P, Tmvios F S, Papaioannou G, et al. 2004. Ratio of PAR to broadband solar radiation measured in Cyprus. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121: 135–140.

Jaimez R.E y Rada F., 2011. Gas Exchange in Sweet Pepper (*Capsicum chinense* Jacq) under Different Light Conditions. *Journal of Agricultural Science* Vol. 3, No. 3: 134-142. ISSN 1916-9752 E-ISSN 1916-9760.

Jiang-Bao Xia, Zhang Shu-Yong, Zhang Guang-Can, Xie Wen-Jun and Lu Zhao-Hua., 2011. Critical responses of photosynthetic efficiency in *Campsis radicans* (L.) Seem to soil water and light intensities. *African Journal of Biotechnology* Vol. 10(77): 1774-1775. DOI: 10.5897/AJB11.2208.

Joshi S.C y Palni L.M.S., 2005). Greater sensitivity of *Hordeum himalayens* Schult. to increasing temperature causes reduction in its cultivated area. *Current Sciences* 89: 879-882.

Kirschbaum-Titze, P., E. Mueller-Seitz and M. Petz. 2002. Pungency in paprika (*Capsicum annuum*). 2. Heterogeneity of capsaicinoid content in individual fruits from one plant. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50: 1264-1266.

Knapp, S. 2002. Tobacco to tomatoes: A phylogenetic perspective on fruit diversity in the Solanaceae. *Journal of Experimental Botany* 53: 2001-2022.

Knapp, S., L. Bohs, M. Nee and D.M. Spooner. 2004. Solanaceae – A model for linking genomics with biodiversity. *Comparative and Functional Genomics* 5: 285-291.

Knyazikhin, Y., J. V. Martonchik, R. B. Myneni, D. J. Diner, and S. W. Running, 1998: Synergistic algorithm for estimating vegetation canopy leaf area index and fraction of absorbed photosynthetically active radiation from MODIS and MISR data. *Journal of Geophysical Research* 103 (32) 257-276.

Koch E, Bruns E, Defila C et al. (2007) Guidelines for plant phenological observations. <http://www-cluster.bom.gov.au>.

Korczynski P.C, Logan J, Faust J.E., 2002. Mapping monthly distribution of daily light integrals across the contiguous United States. *Horticultural Technology* 12 (1): 12-16.

Kruse J, Hopmans P and Adams MA, 2008. Temperature responses are a window to the physiology of dark respiration: differences between CO<sub>2</sub> release and O<sub>2</sub> reduction shed light on energy conservation. *Plant Cell Environment* (31): 901-914.

Kull, O y Kruijt B., 1998. Leaf photosynthetic light response: a mechanistic model for scaling photosynthesis to leaves and canopies. *Functional Ecology* (12): 767-777.

Kucera, B.; Cohn, M. A. and Leubner-Metzger, G. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci. Res.* 15:281-307.

Laborde J.A. y O. Pozo C., 1984. Presente y pasado del chile en Mexico. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos. Instituto Nacional de Investigaciones Agricolas. Mexico. 80p.

Lambert, J. W., Sum, A. K. (2006). Molecular dynamics study of capsaicin in an 1-Octanol/Water System. *The Journal of Physical Chemistry* 110, 2351-2357.

Leuning, R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C<sub>3</sub> plants. *Plant Cell Environment* (18): 339-355.

Leverenz J W, (1988). The effects of illumination sequence, CO<sub>2</sub> concentration, temperature and acclimatation on the convexity of the photosynthetic light response curve. *Physiolgia Plantarum* (74): 332-341.

Levey Douglas J, Tewksbury J J, Cipollini M L, Carlo T A, (2006). A field test of the directed deterrence hypothesis in two species of wild chili. *Oecologia* 150:61–68 DOI 10.1007/s00442-006-0496-y.

LICOR, Inc, USA, 1992. LAI-2000, Plant Canopy Analyser, Operating manual. PP- 165.

LICOR, Inc, USA, 2013. <http://www.licor.com/env/newsline/2013/01/daily-light-integral-dli-measurement-using-li-cor-light-sensors/> (consultado, septiembre 2013.).

Liukang Xu L y Baldocchi D.D., 2003. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature . *Tree Physiology* 23, 865–877.

Lizarde N.A, Araiza Lizarde E, Martínez Martínez J G, (2011). Evaluación de la germinación y crecimiento de Plántula de Chiltepín (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) en invernadero. *Rev. Colomb. Biotecnol.* Vol. XIII No. 2 170-175.

Long S.P. & Bernacchi C.J., 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? *Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany* 54, 2393–2401.

López-Aguilar Raul, Diana Medina-Hernández, Felipe Ascencio-Valle, Enrique Troyo-Dieguez, Alejandra Nieto-Garibay, Mario Arce-Montoya, Juan A. Larrinaga-Mayoral and Gracia A. Gómez-Anduro, 2012. Differential responses of Chiltepín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) and Poblano (*Capsicum annuum* var. *annuum*) hot peppers to salinity at the plantlet stage. *African Journal of Biotechnology* Vol. 11(11), pp. 2642-2653, DOI: 10.5897/AJB11.2542.

Ma C.C., Gao Y.B y Wang J.L.,2004. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii*. *Photosynthetica* 42 (1): 65-70.

Mariscal M.J., Orgaz F y Villalobos F.J., 2000. Modelling and measurement of radiation interception by olive canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* (100): 183-197.

Marshall B, Biscoe P, (1980). A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany* 31, 29-39.

Martínez L, Cilia I, Beltrán J A, Roncales P (2006). Effect of *Capsicum annuum* (Red Sweet and Cayenne) and *Piper nigrum* (black and white) pepper powders on the shelf life of fresh pork sausages packaged in modified atmosphere. *Journal of Food Science* 71, 48-53.

Mau-Crimmins, K. M., C. Palmer, D. M. Miller, T. C. Esque, D. R. Bedford, R. H. Webb, J. Fenelon, K. M. Schmidt, and J. R. Nimmo. 2005. Sonoran Inventory and Monitoring Network Phase I Report. Inventory and Monitoring Program, National Park Service: Boulder City, Nevada. <http://science.nature.nps.gov/im/units/sodn/>.

McCree K J. 1972. Test of current definitions of photosynthetic active radiation against leaf photosynthesis data. *Agricultural Meteorology*, 10: 443–453.

Menzel , A. (2003): Plant phenological anomalies in Germany and their relation to air temperature and NAO. *Climatic Change*, 57, 243-263.

Menzel , A., Fabian , P. (1999): Growing season extended in Europe. *Nature* 397, 659.

Medina M T, Rodríguez del Bosque L A, Villalón H, Pozo O, Ramírez M R, López M L, Cardona G A, Mora A (2006). El chile piquín (*Capsicum annuum* L. var. *aviculare*) en el noreste de México. Aspectos ecológicos y socioeconómicos. (En línea) *Tu Revista Digi. U@T Julio-Septiembre* 1: 11 pp.

Medlyn B.E., Badeck F.W., De Pury D.G.G., et al. (1999) Effect of elevated CO<sub>2</sub> on photosynthesis in European forest species: a meta analysis of model parameters. *Plant, Cell & Environment* 22, 1475–1495.

Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., et al. (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment* 25, 1167–1179.

Meier Uwe., 2001. Growth stages of mono-and dicotyledonous plants. BBCH Monograph, 2nd edition. Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry. <http://www.bba.de/veroeff/bbch/bbcheng.pdf>.

Miao Z, Ming Xu, Richard G. Lathrop Jr y Yufei Wang., 2009. Comparison of the A–Cc curve fitting methods in determining maximum ribulose 1•5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration. *Plant, Cell and Environment* 32, 109–122 doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01900.x.

Mirjana R y Vulic T., 2005. Importance of phenological observations and predictions in agriculture. *Journal of Agricultural Sciences* Vol. 50, No 2: 217-225 UDC: 351.501:631.

Miller, S. A. y Lewis, I. L. M. 2006. Hot water treatment and chlorine treatment of vegetable seeds to eradicate bacterial plant pathogens. URL: <http://ohioline.osu.edu/hyg-fact/3000/3085.html>.

Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, Barbaroux C, Thiec DL, Brechet C y Brignolas F., 2006. Impact of drought and productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoids* and *Populus nigra*. *New Phytologist* 169: 765-777.

Montes H S, Ramírez M M, Villalón M H, Medina M T, Morales C A, Heredia G E, Soto R J M, López L R, Cardona E A, Martínez T H L (2006). Conservación y aprovechamiento sostenible de chile silvestre (*Capsicum* spp. Solanaceae) en México. In: López, L. P. y Montes, H. S. (eds). *Avances de investigación de la red de hortalizas del SINAREFI*. INIFAP-CIR-CENTRO. Celaya, Guanajuato, México. Libro científico. Núm. 1. 71-134 pp.

Montoya-Ballesteros L C, Gardea-Bejar A, Ayala-Chavez G M, Martinez-Nuñez Y Y, Robles-Ozuna L E, (2010). Capsaicinoids and color in chiltepin (*Capsicum annuum* var. *aviculare*). processing effect on sauces and pickles. Revista Mexicana de Ingeniería Química. Academia Mexicana de Investigación y Docencia en Ingeniería Química, A.C. Vol. 9, No. 2 197-207.

NCSS 2007. Hintze, J.NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA. [www.ncss.com](http://www.ncss.com)

Nicoleta Albu Anca, Marius Lungu Marius, Liliana Panaitescu, 2009. Influence of the photosynthetically active radiation on crops in the romanian coastal zone. Research Journal of Agricultural Science, 41 (2): 372-374.

Niinemets U, Antonio Díaz-Espejo, Jaume Flexas, Jeroni Galme´s y Charles R. Warren., 2009. Importance of mesophyll diffusion conductance in estimation of plant photosynthesis in the field. Journal of Experimental Botany, Vol. 60, No. 8, pp. 2271–2282. doi:10.1093/jxb/erp063.

Nogués, S. and L. Alegre. 2002. An increase in water deficit has no impact on the photosynthetic capacity of field-grown Mediterranean plants. Functional Plant Biology (29):621–630.

Noy-Meir , I. 1973 . Desert ecosystems: Environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 25 – 51.

ORNL DAAC 2012. Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center (ORNL DAAC). 2012. MODIS subsetted land products, Collection 5. Available on-line [<http://daac.ornl.gov/MODIS/modis.html>] from ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. Accessed Month October 2013.

OECD, 2006. Organization for Economic Co-operation and Development. Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annuum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers). Environment, Health and Safety Publications. Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology. No. 36; <http://bch.cbd.int/database/record.shtml?documentid=41861>. Acceso 06/08/2013.

Penuelas J., Filella , Comas , P. (2002): Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region, *Global Change Biology*, 8, 531-544.

Pagan I, González-Jara P, Moreno-Letelier A, Rodelo-Urrego M, Fraile A, et al. (2012) Effect of Biodiversity Changes in Disease Risk: Exploring Disease Emergence in a Plant-Virus System. *PLoS Pathog* 8(7): e1002796. doi:10.1371/journal.ppat.1002796.

Pagán I, Mónica Betancourt M, Jacinto de Miguel, Daniel Pinero, Aurora Fraile, Fernando García-Arenal (2010). Genomic and biological characterization of chiltepi'n yellow mosaic virus, a new tymovirus infecting *Capsicum annuum* var. *aviculare* in Mexico. *Archives of Virology* (155):675–684 DOI 10.1007/s00705-010-0639-7.

Papa , R. , AND P. GEPTS . 2003 . Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean ( *Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theoretical and Applied Genetics* 106 : 239 – 250.

Pearcy RW, 1977. Acclimation of photosynthetic and respiratory carbon dioxide exchange to growth temperature in *Atriplex tentiformis* (Torr.) Wats. *Plant Physiology* (59): 795-799.

Peek M.S., McElroneb A.J y Forseth I.N., 2004. Gas exchange responses of a desert herbaceous perennial to variable sunlight in contrasting microhabitats. *Journal of Arid Environments* pp. 439-449. doi:10.1016/j.jaridenv.2003.11.004.

Perry , L. , R. Dickau , S. Zarrillo , I. Holst , D. M. Pearsall , D. R. Piperno , M. J. Berman , et al. 2007 . Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers ( *Capsicum* spp. L.) in the Americas. *Science* 315 : 986-988.

Perkins B, Bushway R, Guthrie K (2002). Determination of capsaicinoids in salsa by liquid chromatography and enzyme Immunoassay. *Journal Association Official Analysis Chemistry* 85, 82-85.



Pinker R T, Laszlo I. 1992. Global distribution of photosynthetically active radiation as observed from satellites. *Journal of Climate*, 5: 56–65.

Power A G (2010). Ecosystem services and agriculture: trade-offs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Botany* 365: 2959–2971.

Prioul J L y P. Chartier (1977). Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation: A critical analysis of the methods used. *Annals of Botany* 41: 789-800.

Qi, X.X., Y.S. Jiang, X. Wei, H. Tang, Z.C. Xiong, W.H. Ye y Z.M. Wang. 2012. Photosynthetic characteristic of an endangered species *Camellia nitidissima* and its conservation implications. *Pakistani Journal of Botany* 44(1): 327-331.

Qin Jun, Kun Yang, Shunlin Liang, Wenjun Tang, 2012. Estimation of Daily Mean Photosynthetically Active Radiation under All-Sky Conditions Based on Relative Sunshine Data. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 51, 150–160. doi: <http://dx.doi.org/10.1175/JAMC-D-10-05018.1>.

Raich, J.W., E.B. Rastetter, J.M. Melillo, D.W. Kicklighter, P.A. Stevler, B.J. Peterson, A.L. Grace, B.I. Moore and C.J. Vorosmarty. 1991. Potential net primary productivity in South America: application of a global model. *Ecol. Appl.*, 1: 399-429.

Rands M R W, Adams W M, Bennun L, Butchart S H M, Clements A (2010). Biodiversity Conservation: Challenges Beyond 2010. *Science* 329: 1298–1303.  
3. Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127: 1309–1321.

Reich, P.B., M.B.Walters y D.S. Ellsworth. 1991. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant Cell Environment* 14:251–259.

Reilly C A, Crouch D J G, Yost S (2001). Quantitative analysis of capsaicinoids in fresh peppers, oleoresin capsicum and pepper spray products. *Journal of Forensic Science* 46, 502-509.

Richins R.D, Laura Hernandez, Barry Dungan, Shane Hambly, F. Omar Holguin, and Mary A. O'Connell, 2010. A "Green" Extraction Protocol to Recover Red Pigments from Hot Capsicum Fruit. *HORTSCIENCE* 45(7):1084–1087.

Rodeghiero M., Niinemets U. y Cescatti A. (2007) Major diffusion leaks of clamp-on leaf cuvettes still unaccounted: how erroneous are the estimates of Farquhar et al. model parameters? *Plant, Cell & Environment* 30, 1006–1022.

Rodríguez del Bosque L A, Sanchez de la Cruz R, Silva Serna M M (2005). Effect of sunlight regimes on growth and yield of piquin pepper (*Capsicum annum var aviculare*). *Revista Chapingo, serie Horticultura*, vol. 11, no.2, pp357-359.

Rodríguez-Maturino A, Aura Valenzuela-Solorio, Rosalba Troncoso-Rojas, Daniel González-Mendoza, Onécimo Grimaldo-Juarez, Mónica Aviles-Marin y Lourdes Cervantes-Diaz, 2012. Antioxidant activity and bioactive compounds of Chiltepin (*Capsicum annum var. glabriusculum*) and Habanero (*Capsicum chinense*): A comparative study. *Journal of Medicinal Plants Research* Vol. 6(9), pp. 1758-1763, DOI: 10.5897/JMPR11.1576.

Rosati A, Metcalf S.G y Lampinen B.D., 2004. A Simple Method to Estimate Photosynthetic Radiation Use Efficiency of Canopies. *Annals of Botany* 93: 567-574, doi:10.1093/aob/mch081.

Ross J, Sulev M. 2000. Sources of errors in measurements of PAR. *Agricultural and Forest Meteorology* 100: 103–125.

Running, S.W. and J.C. Coughlan. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrological balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecology Models* 42: 125-154.

Running, S.W. and S.T. Gower. 1991. FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiology* 9: 147-160.

Sparks T.H., Jeffree , E. P., J e e f r e e , C.E. (2000): An examination of relationships between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological record from the UK. *International Journal of Biometeorological*. 44, 82-87.

Sabate S, Gracia CA, Sanchez A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162, 23–37.

Sánchez-Escalante J., Manuel Espericueta-Betancourt, and Reyna Amanda Castillo-Gómez., 2005. A Preliminary Floristic Inventory in the Sierra de Mazatán, Municipios of Ures and Mazatán, Sonora, México. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-36.

Sánchez CF, Pineda PA, Montiel SD, Ruíz JD, Fierro AA, Olivares OL., 2008. CHILTEPÍN (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*): INTERRUPTION OF DORMANCY IN SEEDS. III Reunión Nacional de Innovación Agrícola y Forestal. Yucatan. Memoria p 180.

Sage R.F. & Coleman J.R. (2001) Effects of low atmospheric CO<sub>2</sub> on plants: more than a thing of the past. *Trends in Plant Science* 6, 18–24.

Sage R.F y Kubien D.S., 2007. The temperature response of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 30, 1086–1106 doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x.

Sage R.F y Sharkey T.D., 1987. The effect of temperature on the occurrence of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> insensitive photosynthesis in field grown plants. *Plant Physiology* 84, 658-64.

Sampol B, Bota J, Riera D, Medrano H, Flexas J., 2003. Analysis of the virus-induced inhibition of photosynthesis in malmsey grapevines. *New Phytologist* 160, 403–412.

Schultz HR. 2003. Extension of a Farquhar model for limitations of leaf photosynthesis induced by light environment, phenology and leaf age in grapevines (*Vitis vinifera* L. cvv. White Riesling and Zinfandel). *Functional Plant Biology* 30, 673–687.

SEMARNAT (2008). <http://www.conafor.gob.mx/biblioteca/fichas-de-informacion-comercial-productos-forestales.pdf>.

Sharkey T.D., Bernacchi C.J., Farquhar G.D y Singsaas E.L., 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Environment* (2007) 30, 1035–1040 doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x.

Sharkey, T.D., 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Reviews* 51:53-105.

Shi-Bao Zhang, Hong Hu, Zhekun Zhou, Kun Xu, Ning Yan, Shuyun Li, (2005). Photosynthesis in Relation to Reproductive Success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany* 96: 43–49. doi:10.1093/aob/mci146.

Shi-Bao Zhang, Lu-Xi Yin, (2012). Plasticity in photosynthesis and functional leaf traits of *Meconopsis horridula* var. *racemosa* in response to growth irradiance. *Botanical Studies* 53: 335-343.

Silva, E.A., F.M. Damatta, C. Ducatti, A.J. Regazzi y R.S. Barros. 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. *Field Crop Research* 89: 349-357.

Sivakumar, M. V. K., and S. M. Virmani, 1984: Crop productivity in relation to interception of photosynthetically active radiation. *Agricultural Forest Meteorology* 31, 131–141.

Stoutjesdijk P and Barkman JJ (1992). Microclimate, Vegetation and Fauna., Opulus Press Pub., Sweden. 216pp.

Sullivan, N.H., P.V. Bolstad y J.M. Vose. 1996. Estimates of net photosynthesis parameters for twelve tree species in mature forests of the Southern Appalachians. *Tree Physiology* 16:397–406.

Sung, Y., Y.Y. Chang and N.L. Ting. 2005. Capsaicin biosynthesis in water-stressed hot pepper fruits. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 46: 35-42.

Surch Y. y Lee S.S. (1996). Capsaicin in hot chili pepper:carcinogen, co-carcinogen or anti-carcinogen? *Food and Chemical Toxicology* 34, 313-316.

Taiz L, Zeiger E, 2006. *Plant Physiology*. 4th ed. Sinauer Associates. INC. Publishers. Sunderland. Massachussets. USA. 774p.

Tejas R. A, Servín R, Nieto-Garibay A, Marín A (2011). Record of *Plagiometriona clavata* (Fabricius 1798) (Coleoptera: Chrysomelidae) on wild chili *Capsicum annum*, of Baja California Sur, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana* 27(1): 201-205.

Tewksbury J J. Nabhan G P (2001). Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature*, vol 412, pp. 443.

Thompson, R.Q., K.W. Phinney, M.J. Welch and E. White V., 2005. Quantitative determination of capsaicinoids by liquid chromatography-electrospray mass spectrometry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 381: 1441-1451.

Thornley J H M (1976). *Mathematical models in Plant Physiology*. Academic Press, San Francisco, pp 318.

Torres A.P y Lopez R.G., 2012. *Measuring Daily Light Integral in a Greenhouse*. Department of Horticulture and Landscape Architecture, Purdue University.

Article code: HO-238-W pp. <http://www.extension.purdue.edu/extmedia/HO/HO-238-W.pdf>.

Torres A.P., Currey C.J y Lopez R.G., 2013. Measuring Daily Light Integral in a Greenhouse, Purdue Extension publication HO-238-W. <http://www.extension.purdue.edu/extmedia/HO/HO-238-B-W.pdf>.

Tserenpurev Bat-Oyun, Shinoda Masato, Tsubo Mitsuru, 2012. Effects of cloud, atmospheric water vapor, and dust on photosynthetically active radiation and total solar radiation in a Mongolian grassland. *Journal of Arid Land* 4(4): 349–356 doi: 10.3724/SP.J.1227.2012.00349.

Tuittila, E.S. Y H.L.J. Vasander. 2004. Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. *Restoration Ecology* 12: 483-493.

Udo S O, Aro T O. 1999. Global PAR related to global solar radiation for central Nigeria. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97: 21–31.

Valadez-Bustos Ma. Guadalupe, Gerardo Armando Aguado-Santacruz, Guillermo Carrillo-Castañeda, Víctor Heber Aguilar-Rincón, Eduardo Espitia-Rangel, Salvador Montes-Hernández y Alejandrina Robledo-Paz., 2009. In vitro propagation and agronomic performance of regenerated chili pepper (*Capsicum* spp.) plants from commercially important genotypes. *In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant*. 45: 650–658. DOI 10.1007/s11627-009-9193-y.

Verma J. M. Waddington G. J. Whiting., 1998: Relationship between ecosystem productivity and photosynthetically active radiation for northern peatlands. *Global Biogeochemistry Cycles* 12: 115-126.

Von Caemmerer S., 2000. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. Techniques in Plant Sciences No 2.*CSIRO Publishing, Collingwood,Australia, pp. 165.

Votava E J., Nabhan G P, Bosland P W (2002). Genetic diversity and similarity revealed via molecular analysis among and within an in situ population and ex

situ accessions of chiltepin (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*). Conservation Genetics 3: 123–129.

Wall, M.M., C.A. Waddell, Y P.W. Bosland, 2001. Variation in b-carotene and total carotenoid content in fruits of *Capsicum*. Horticultural Science 36:746–749.

Walsh Brian M. y Sara B. Hoot., 2001. Phylogenetic relationships of *Capsicum* (solanaceae) using dna sequences from two noncoding regions: the chloroplast atpb-rbcl spacer region and nuclear waxy introns. Int. J. Plant Sci. 162(6):1409–1418.

Wan, K. K. W., H. L. Tang, L. Yang, and J. C. Lam, 2008: An analysis of thermal and solar zone radiation models using an Angstrom–Prescott equation and artificial neural networks. Energy, 33, 1115–1127.

Wang Q, Tenhunen J, Schmidt M, et al. 2005. Diffuse PAR irradiance under clear skies in complex alpine terrain. Agricultural and Forest Meteorology, 128: 1–15.

Warren CR. 2004. The photosynthetic limitation posed by internal conductance to CO<sub>2</sub> movement is increased by nutrient supply. Journal of Experimental Botany 55, 2313–2321.

Wayne E.R y Van Auken O.W., 2012. Differences in gas Exchange rates provide insight into the distribution of C<sub>3</sub> sedges and C<sub>4</sub> grasses in the central texas savannas. Phytologia 94 (1), 71-97.

Weeb A A R y Mansfield T.A (1992). How do stomata work?. Journal Biological Education 26:19-26.

Wielgolaski , F.E. (2001): Phenological modifications in plants by various edaphic factors. International Journal of Biometeorology 45, 196–202.

Wilson K.B., Baldocchi D.D., and Hanson P.J., 2000. Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree Physiology* 20:787-797.

Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ. 2000. Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree Physiology* 20, 787–797.

Wilson, K.B., D.D. Baldocchi y P.J. Hanson. 2001. Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant Cell Environ.* 24: 571–583.

Wilson, K.B., D.D. Baldocchi y P.J. Hanson., 2000. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* 20: 565–578.

Woodward I, Smith TM, Emanuel WR. 1995. A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biochemical Cycles* 9, 471–490.

Wullschleger S.D, 1993. Biochemical Limitations to Carbon Assimilation in C3 Plants—A Retrospective Analysis of the j Curves from 109 Species. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 44, No. 262: 907-920.

Xiao X, Zai-qui L, Xin-min Z, Dong-lin Z y Yin Y., 2011. Study on Photosynthetic Characteristics of *Capsicum annuum* L. *Guizhou Science* 29 (5): 80-84.

Xu L, Baldocchi DD. 2003. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology* 23, 865–877.

Yamori W, Ko Noguchi , Yuko T Hanba e Ichiro Terashima., 2006. Effects of Internal Conductance on the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves from Contrasting Growth Temperatures. *Plant Cell Physiol.* 47(8): 1069–1080 doi:10.1093/pcp/pcj077.



Zarazúa H.M., MC Leopoldo Villarruel Sahagun , Luis Eduardo Gastélum Peralta y Arturo Morales Coen. Some ecological characteristics of bird pepper in the Sonoran state. Memorias del VI Simposio Internacional de Pastizales 4 al 7 de Noviembre de 2009, PP. 10.

Zelitch I (1975). Improving the efficiency of photosynthesis. *Science*, 188: 626-633.

Zewdie, Y., and P.W. Bosland. 2000a. Pungency of chile (*Capsicum annuum* L.) fruit is affected by node position. *HortScience* 35: 1174.

Zewdie, Y., and P.W. Bosland. 2000b. Evaluation of genotype, environment, and genotype by environment interaction for capsaicinoids in *Capsicum annuum*. *Euphytica* 111: 185-190.

Zewdie, Y., and P.W. Bosland. 2001. Capsaicinoid profiles are not good chemotaxonomic indicators for *Capsicum* species. *Biochemical Systematics and Ecology* 29: 161-169.

Zheng Yuan, Zhong Zhao, Jing-Jing Zhou and Hui Zhou., 2012. Evaluations of different leaf and canopy photosynthesis models: a case study with black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on a loess plateau. *Pakistani Journal of Botany* 44(2): 531-539.

Zhou YH, Yu JQ, Huang LF, Nogues S. 2004. The relationship between CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron transport and water–water cycle in chill-exposed cucumber leaves under low light and subsequent recovery. *Plant, Cell and Environment* 27, 1503–1514.

Zhu X D, He H L, Liu M, et al. 2010. Spatio-temporal variation of photosynthetically active radiation in China in recent 50 years. *Journal of Geographical Sciences*, 20(6): 803–817.

Zipiao Ye y Zhao Zehai, 2010. A modified rectangular hyperbola to describe the light-response curve of photosynthesis of *Bidens pilosa* L. grown under low and high light conditions. *Frontiers of Agriculture in China*. Volume 4, Issue 1, pp 50-55.

Zufferey V, Murisier F, Schultz H.R, (2000). A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: interaction of age and temperature. *Vitis* 39 (1): 19-26.