

RELACIÓN FUENTE-FUERZA DE LA DEMANDA EN EL ABORTO DE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS, TASA FOTOSINTÉTICA Y RENDIMIENTO EN *Capsicum annuum*

SINK-SOURCE RELATION ON ABORTION OF REPRODUCTIVE STRUCTURES, PHOTOSYNTHETIC RATE AND YIELD IN *Capsicum annuum*

Albania J. Patiño-Torres¹, Ramón E. Jaimez Arellano²

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. La Hechicera, Núcleo Universitario Pedro Rincón Gutiérrez, Edificio A, Avenida Alberto Carnevalli, Mérida 5101, Venezuela. (albaniajose@gmail.com). ²Laboratorio de Ecofisiología de Cultivos. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Universidad de Los Andes. Santa Rosa 77, Mérida 5101-A, Venezuela.

RESUMEN

En *Capsicum annuum* (pimentón, pimiento) existen evidencias de una relación entre el desarrollo de los frutos iniciales y el aborto de estructuras reproductivas en nudos superiores, lo cual dificulta la cosecha continua en sistemas de producción. En este estudio se evaluó el efecto de la magnitud de la fuerza de la demanda de asimilados en la fructificación, tasa de crecimiento del fruto y tasa de asimilación de CO₂ (A) con tres intensidades de eliminación de flores. Al mismo tiempo, se evaluó la actividad fotoquímica del fotosistema II (PSII) y crecimiento de los frutos (dimensiones y biomasa). El diseño experimental fue completamente aleatorizado, con tres repeticiones y unidades experimentales de 16 plantas. La eliminación máxima de flores (hasta la tercera flor) produjo frutos con diámetro, longitud, peso fresco y peso seco mayor ($p \leq 0.05$) que los otros dos tratamientos (eliminación de flores en el primer nudo o hasta el segundo nudo). En esa misma condición se obtuvo el porcentaje mínimo de frutos con peso menor a 100 g. Según la A y la actividad fotoquímica, la edad de la hoja determina la eficiencia fotosintética. La relación de esto último con el estado de desarrollo de los frutos no es directa.

Palabras claves: Aborto floral, actividad fotoquímica, *Capsicum annuum*, fotosíntesis, fuente-fuerza de la demanda, poda floral.

INTRODUCCIÓN

La caída o aborto de flores y frutos inmaduros es una de las limitantes mayores de la producción en *Capsicum annuum* (Minges y

ABSTRACT

There is evidence of a relationship between the development of the initial fruits and the abortion of reproductive structures in upper nodes of *Capsicum annuum* (paprika, pepper), which makes its harvest difficult in continuous production systems. In this study, the effect of the sink size during fruiting, growth rate of fruits and rate of CO₂ assimilation (A) on three flower removal intensities treatments was evaluated. At the same time, photosystem II (PSII) photochemical activity and fruit growth (size and biomass) were evaluated. The experimental design was completely randomized, with three replications and 16 plants per experimental unit. The maximum flower removal (up to the third flower node) increased fruit diameter, length, fresh weight and dry weight ($p \leq 0.05$) compared to the other two treatments (flowers removed at the first or second node). A minimum percentage of fruit with less than 100 g weight was obtained under the same condition. According to A and the photochemical activity, leaf age determines photosynthetic efficiency. The relationship of the latter with the development state of the fruit is not straightforward.

Key words: Floral abortion, photochemical activity, *Capsicum annuum*, photosynthesis, sink-source strength, floral pruning.

INTRODUCTION

The falling or abortion of flowers and immature fruits are a major production constraint for *Capsicum annuum* (Minges and Warholic, 1973; Greenleaf *et al.*, 1978; McGraw and Greig, 1986; Wien *et al.*, 1989). This creates wide fluctuations when weekly harvested, with maximum yields ranging from 5 to 10 fruits per m² and

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: abril, 2015. Aprobado: septiembre, 2015.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 50: 649-664. 2016.

Warholic, 1973; Greenleaf *et al.*, 1978; McGraw y Greig, 1986; Wien *et al.*, 1989). Esto genera fluctuaciones amplias en las cosechas semanales, con rendimientos máximos que varían entre 5 y 10 frutos por m² y periodos intermedios con menos de 2 frutos por m² (Buwalda *et al.*, 2006). Este patrón cíclico de crecimiento consta de periodos con gran carga de frutos y crecimiento lento, alternando con periodos de poca carga y crecimiento rápido (Kato y Tanaka, 1971; Hall, 1977; Marcelis, 1992; Marcelis y BaanHofman-Eijer, 1995; Heuvelink *et al.*, 2004).

Diferentes factores abióticos promueven la abscisión de frutos (Figura 1). La disminución de la intensidad de la luz afecta la producción de flores (Kato y Tanaka, 1971; Quagliotti *et al.*, 1974; Park y Jeong, 1976; Sawahata *et al.*, 1980) y produce la caída hasta de 60 % de las estructuras reproductivas en los primeros cuatro nudos (Wien, 1990). Además, el aumento de la densidad de plantas disminuye la disponibilidad de luz y promueve aborto floral mayor (Marcelis *et al.*, 2004). También, en ambientes con temperaturas altas, la producción mayor de etileno promueve la abscisión de flores y esto se intensifica en los periodos con temperaturas nocturnas altas (Aloni *et al.*, 1991). Además, el aborto floral incrementa con la deficiencia de agua (Fernández *et al.*, 2005).

Los frutos en desarrollo también aumentan drásticamente la abscisión floral (Bakker, 1989; Wien *et al.*, 1989; Marcelis y BaanHofman-Eijer, 1997; Heuvelink *et al.*, 2004; Marcelis *et al.*, 2004). Las

intermediate periods of less than 2 per m² (Buwalda *et al.*, 2006). This cyclical growth pattern has periods of slow growth and large fruit load alternating with periods of rapid growth and low load (Kato and Tanaka, 1971; Hall, 1977; Marcelis, 1992; Marcelis and BaanHofman-Eijer, 1995; Heuvelink *et al.*, 2004).

Different abiotic factors promote fruit abscission (Figure 1). The decrease in light intensity affects flower production (Kato and Tanaka, 1971; Quagliotti *et al.*, 1974; Park and Jeong, 1976; Sawahata *et al.*, 1980) and produces the drop of up to 60 % of reproductive structures that fall from the first four nodes (Wien, 1990). Also, increasing the plant density decreases light availability and promotes greater flower abortion (Marcelis *et al.*, 2004). Besides, at high ambient temperatures, increased ethylene production promotes flowers abscission, which intensifies during periods with high night temperatures (Aloni *et al.*, 1991). Additionally, flower abortion increases with water deficit (Fernández *et al.*, 2005).

The fruits development also increases floral abscission dramatically (Bakker, 1989; Wien *et al.*, 1989; Marcelis and BaanHofman-Eijer, 1997; Heuvelink *et al.*, 2004; Marcelis *et al.*, 2004). The cyclical fluctuations are related to the high sink strength of carbohydrates that each developing fruit represent (Hall, 1977; Bakker, 1989; Marcelis *et al.*, 2004; González-Real *et al.*, 2008) and the competition to assimilate the latter, pollinated flowers and the first fruits (Aloni *et al.*, 1996; Marcelis *et al.*, 2004; Jaimez *et al.*, 2010). The

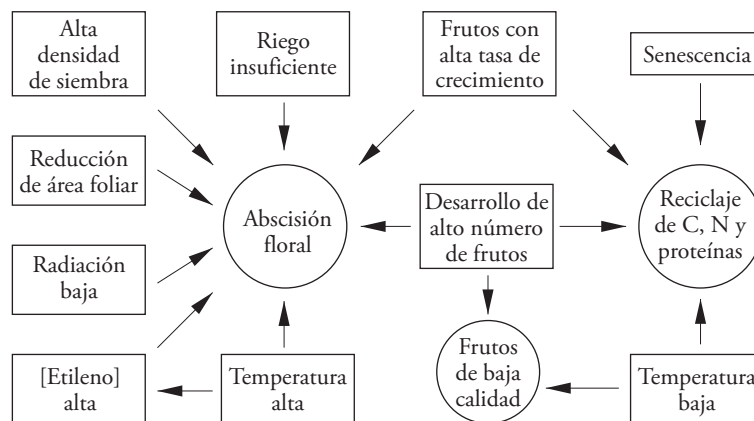


Figura 1. Interacciones entre los factores bióticos y abióticos involucrados en la abscisión floral en *Capsicum annuum*.

Figure 1. Interactions between biotic and abiotic factors involved in the floral abscission of *Capsicum annuum*.

fluctuaciones cíclicas se relacionan con la fuerza elevada de la demanda de carbohidratos que representa cada fruto en desarrollo (Hall, 1977; Bakker, 1989; Marcelis *et al.*, 2004; González-Real *et al.*, 2008) y con la competencia por asimilados entre estos últimos, las flores fecundadas y los primeros frutos (Aloni *et al.*, 1996; Marcelis *et al.*, 2004; Jaimez *et al.*, 2010). El aumento de la fuerza de la demanda durante la fase de crecimiento mayor del fruto coincide con una tasa elevada de asimilación de CO₂ (A) y concentración alta de N en las hojas cercanas a estos frutos (González-Real *et al.*, 2009). Además, la A es menor en hojas aledañas a los frutos maduros o ubicadas en nudos donde ya se ha cosechado (Hall, 1977; Gucci y Flore, 1989; González-Real *et al.*, 2009). Esto permite inferir que al aumentar los carbohidratos disponibles para el crecimiento de los frutos, disminuirá la tasa de aborto.

Para *C. annuum* no hay información precisa que relacione el crecimiento de los frutos con la eficiencia de la fotosíntesis a distintas alturas de la planta. No se ha establecido si el manejo del número inicial de flores influye en la acumulación de biomasa en los frutos y la competencia concomitante por asimilados. Aunque existe evidencia de que la presencia de los primeros frutos influye en la disminución de la producción total de la planta (Jaimez *et al.*, 2010), este resultado no se ha relacionado con la tasa de aborto. Hasta ahora, se desconoce el efecto de la cosecha de un fruto sobre la tasa de crecimiento de los siguientes. Al disminuir la fuerza de la demanda con la eliminación de flores, se esperaría que aumente la tasa de crecimiento de los frutos. La relación fuente-fuerza de la demanda debe comprenderse con mayor precisión en *C. annuum* antes de proponer un sistema de manejo que eleve la calidad de los frutos y disminuya la fluctuación de la producción.

En este estudio consideramos que la fuente de asimilados disponible antes de la etapa reproductiva aumenta gradualmente con la intensidad de la eliminación de flores (Jaimez *et al.*, 2010); y que la fuerza de la demanda se refleja en el diámetro de los frutos, lo cual está muy relacionado con la tasa de crecimiento (Bozokalfa y Kilic, 2010). Este estudio tuvo como objetivos evaluar como la variación inicial de la fuerza de la demanda afecta la tasa de crecimiento de los frutos, la dinámica de fructificación y el aborto; y relacionar la fuerza de

increase of sink strength during the highest growth phase of the fruits coincides with high CO₂ assimilation rate (A) and high concentration of N in leaves close to these fruits (González-Real *et al.*, 2009). Besides, A is lower in leaves neighboring ripe fruits or those located in already harvested nodes (Hall, 1977; Gucci and Flore, 1989; González-Real *et al.*, 2009). This allows inferring that increasing carbohydrates available for fruit growth decrease the abortion rate.

For *C. annuum* there is no available information that links the fruit growth and the photosynthetic efficiency at different heights of the plant. It has not been established whether the handling of the initial number of flowers influences the biomass accumulation in fruits and their competition for photoassimilates. Although there is evidence that the presence of the first fruits influence a decrease of the total yield of the plant (Jaimez *et al.*, 2010). In that study the relation with fruit abortion rate was not evaluated. Up to now, the effect of fruit harvesting on the growth rate of the rest of the fruits is unknown. It is to be expected that the reduction of the sink strength by flowers removal, would increase fruit growth rate. The source-sink relationship in *C. annuum* must be understood in greater detail before proposing a management system that raises the quality of the fruit and reduce the production fluctuation.

In this study we considered that the source of assimilates available before the reproductive stage gradually increases with the intensity in which flowers are removed (Jaimez *et al.*, 2010); and that the sink strength is reflected in the diameter of the fruits, which is closely related to the growth rate (Bozokalfa and Kilic, 2010). The objectives of the present study were to evaluate how the initial variation of the sink strength affects the growth rate of fruits, fruiting dynamics and abortion; and relate the sink strength at different heights with A and the photochemical activity.

MATERIALS AND METHODS

This research was conducted in greenhouses at the Santa Rosa experimental station of the Instituto de Investigaciones Agropecuarias of the University of Los Andes in Merida, Venezuela (8° 37' 38.7" N, and 71° 9' 23.6" W) at 1936 masl. The greenhouses characteristics were those reported by Jaimez *et*

la demanda a varias alturas de la planta con la A y actividad fotoquímica.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en invernaderos de la estación experimental Santa Rosa del Instituto de Investigaciones Agropecuarias de la Universidad de Los Andes en Mérida, Venezuela (8° 37' 38.7" N y 71° 9' 23.6" O) a 1936 msnm. Las características de los invernaderos son las reportadas por Jaimez *et al.* (2013). La temperatura media máxima y mínima durante el estudio fue 26.5 °C y 13.2 °C.

Las plántulas se obtuvieron de semillas del híbrido P1216 (Syngenta®), sembradas en bandejas con sustrato comercial. A los 45 d se trasplantaron a bolsas de polietileno (12 kg) con sustrato preparado con arena cernida mezclada con cáscaras de arroz-estiércol de caballo (1:1). Cada planta recibió 450 mL de agua diarios, a las 09:00, 12:00 y 15:00 h. La fertilización diaria fue 1 g L⁻¹, con fertilizantes comerciales completos NPK en relación 18-18-18 y al iniciar la floración 15-05-30. Calcio (1 g L⁻¹) se agregó a los 150 d después del trasplante (ddt). Todas las plantas se tutoraron a dos tallos.

Experimento 1: Efecto de la intensidad de la eliminación de flores sobre la tasa de crecimiento, tasa de aborto, tamaño y número de frutos

Las plantas se establecieron a una densidad de seis plantas por m², el diseño experimental fue completamente aleatorizado, con tres repeticiones y unidades experimentales de 16 plantas. Los tratamientos fueron: 1) eliminación de la flor del primer nudo u horqueta central de la planta (27 ddt), 2) eliminación de las flores de los dos primeros nudos (46 ddt) y, 3) eliminación de las flores de los tres primeros nudos (53 ddt).

En las tres plantas centrales de cada parcela se midió cada semana la longitud y diámetro de los frutos, iniciando una vez alcanzados 15 mm. En los frutos cosechados se midió el diámetro y la longitud y se pesaron. Cosechas semanales se realizaron desde 119 ddt y terminaron a los 319 ddt.

Plantas adicionales se usaron para retirar frutos durante el crecimiento, en todos los estadios hasta la madurez. Se midió (diámetro y longitud), pesó, secó en estufa y pesaron de nuevo. Dos curvas de regresión se elaboraron para el peso fresco y para la biomasa, en función del producto de las dimensiones de los frutos (diámetro×longitud).

Con las medidas de los frutos muestreados y las ecuaciones de regresión se estimaron el peso fresco y la biomasa acumulada semanalmente durante el crecimiento. Los datos de diámetro,

al. (2013). The maximum and minimum average temperatures during the study were of 26.5 °C and 13.2 °C.

Seedlings were obtained from seeds of the P1216 hybrid (Syngenta®). These were sown in trays with a commercial substrate. Then, at 45 d they were transplanted to polyethylene bags (12 kg) containing substrate prepared with sifted sand mixed with rice husks-horse manure (1:1). Each plant received 450 mL of water daily. Plants were watered at 09:00, 12:00 and 15:00 h. The daily fertilization was of 1 g L⁻¹, with commercial full fertilizers with a NPK 18-18-18 ratio, and then changed to 5-30-15 during the flowering onset. Calcium was added (1 g L⁻¹) 150 d after transplanting (ddt). All plants were two stems tutored.

Experiment 1: Effect of the flower eliminating intensity upon the growth rate, abortion rate, and size and fruits number

Plants were established at a density of six plants per m², the experimental design was completely randomized design with three replications and experimental units of 16 plants. The treatments were: 1) flowers removal at first node or central fork of the plant (27 ddt), 2) flowers removal at the first two nodes (46 ddt) and, 3) flower removal of from the first three nodes (53 ddt).

In the three central plants of each plot the length and diameter of the fruits were measured weekly, starting once 15 mm were reached. Harvested fruits were weighed and length and diameter were measured. Weekly harvests started at 119 ddt and ended at 319 ddt.

Additional plants were used to remove fruit during the growth, covering all stages up to maturity. They were measured (diameter and length), weighed, oven dried and weighed again. Two regression curves were developed for fresh weight and biomass, according to the product of the fruits dimensions (diameter×length).

Using the measures of the sampled fruits, regression equations of fresh weight and weekly accumulated biomass during growth were estimated. Data in diameter, length, fresh weight and biomass were treated in the same manner and separately, setting the next (logistics) nonlinear model:

$$Y = \varphi_1 / \{1 + \exp[-(D - \varphi_2) / \varphi_3]\}$$

where Y : response variable; D : days of observation; φ_1 : asymptotic value or maximum value of Y ; φ_2 : time in which half the value of the asymptote is reached; φ_3 : elapsed time between the time half was reached and $\frac{3}{4}$ of the asymptote.

As a result of this model, the instantaneous growth rates were estimated using the first derivative based on the daily

longitud, peso fresco y biomasa se trataron de la misma manera y por separado, ajustando un modelo no lineal (logístico):

$$Y = \varphi_1 / \{1 + \exp[-(D - \varphi_2) / \varphi_3]\}$$

donde Y : variable respuesta; D : días de observación; φ_1 : valor de la asíntota o valor máximo de Y alcanzado; φ_2 : tiempo en el cual se alcanza la mitad del valor de la asíntota; φ_3 : tiempo transcurrido entre el momento de haber alcanzado la mitad y $\frac{3}{4}$ de la asíntota

Como resultado de este modelo, se estimaron las tasas instantáneas de crecimiento, aplicando la primera derivada en función del día de observación. También, se contabilizaron las estructuras reproductivas abortadas y desarrolladas hasta el 15º nudo.

Experimento 2: Influencia de la fuerza de la demanda sobre la tasa de asimilación de CO₂ en diferentes nudos de la planta

Las plantas fueron instaladas dentro del invernadero en nueve hileras. Cinco plantas distribuidas al azar en la hilera central se usaron cada semana para medir el diámetro de los primeros cinco frutos: uno del primer nudo (central), dos del segundo nudo y dos del tercer nudo (sin poda floral).

En las mismas plantas, los parámetros del intercambio de gases (asimilación de CO₂ (A), conductancia estomática (gs), transpiración (E), radiación (PAR), concentración de CO₂ ambiental (Ca) y concentración intercelular de CO₂ (Ci), se midieron con un analizador de gases tipo IRGA abierto (Infra-Red Gas Analyser) ADC, modelo LCA4. Las hojas que acompañaban a los cinco primeros frutos y una hoja apical extendida se tomaron en cuenta. Las mediciones de intercambio de gases se hicieron a los 109, 126 y 150 ddt.

Con un fluorómetro modelo PAM-2100 se midió la fluorescencia de la clorofila *a* en las mismas hojas empleadas para medir el intercambio de gases. Las variables de fluorescencia fueron: rendimiento cuántico del fotosistema II ($\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s) / F'_m$), coeficiente de extinción fotoquímica (q_P) y no fotoquímica (q_N) calculados: $q_P = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_o)$, $q_N = F_v - (F'_v / F_v)$ y tasa de transporte electrónico ($J = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0.84 \times 0.5$) (Genty *et al.*, 1989).

La fluorescencia de la clorofila *a* se midió en tres épocas del cultivo (119, 167 y 185 ddt), esto es plena producción de frutos, poscosecha y fase final de las hojas; a 28 °C de temperatura y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}$ de densidad de flujo de fotones (DFFF).

En todos los casos, se aplicó la prueba de clasificación por rangos de Kruskal Wallis con $p \leq 0.05$.

observation. The aborted and developed reproductive structures up to 15th node were also counted.

Experiment 2: Influence of the sink strength on the CO₂ assimilation rate at different plant nodes

The plants were distributed in nine rows inside a greenhouse. Five plants randomly distributed in the central row were weekly used to measure the diameter of the first five fruits: one from the first node (central), two from the second and two from the third node (without floral pruning).

In the same plants gas exchange parameters (CO₂ assimilation (A), stomatal conductance (gs), transpiration (E), radiation (PAR), ambient CO₂ concentration (Ca) and intercellular CO₂ concentration (Ci) were measured with an open type IRGA gas analyzer (Infra-Red gas Analyser ADC, model LCA4). Those leaves that accompanied the first five fruits and an extended apical leaf were taken into account. The gas exchange measurements were performed at 109, 126 and 150 ddt.

Chlorophyll *a* fluorescence was measured with a portable fluorimeter (Model PAM-2100, Heinz Walz GmbH, Germany) in the same leaves used to measure gas exchange. The fluorescence variable evaluated were: quantum yield of photosystem II ($\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s) / F'_m$), photochemical extinction coefficient (q_P) and non-photochemical (q_N) calculated: $q_P = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_o)$, $q_N = F_v - (F'_v / F_v)$, and the electron transport rate ($J = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0.84 \times 0.5$) (Genty *et al.*, 1989).

The chlorophyll *a* fluorescence was measured three times during the crop cycle (119, 167 and 185 ddt). That is to say, at full fruit production, post-harvest and the end phase of the leaves; these measurements were done at 28 °C temperature and 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}$ of photon flux density (DFFF).

In all cases, Kruskal Wallis ranking test method was applied with $p \leq 0.05$.

RESULTS AND DISCUSSION

Effect of the intensity of flowers removal on the growth rate, abortion rate, size and fruit number

The yield showed fluctuations in all three treatments. In all cases two periods of high yield ($p \leq 0.05$) were recorded. The first of these occurred between 119 and 167 ddt and the second between 230 and 245 ddt (Figure 2). The offset of the start of production between treatments is related to the flower removal intensity. This procedure delayed fruiting. The mismatch disappeared and all plants

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la intensidad de la eliminación de flores sobre la tasa de crecimiento, tasa de aborto, tamaño y número de frutos

La producción mostró fluctuaciones en los tres tratamientos y en todos se registraron dos periodos de producción alta ($p \leq 0.05$). El primero de estos ocurrió entre 119 y 167 ddt y el segundo entre 230 y 245 ddt (Figura 2). El desfase de inicio de la producción entre tratamientos se relaciona con la intensidad de la eliminación de las flores, procedimiento que causó retraso en la fructificación. El desfase desapareció y todas las plantas coincidieron en el siguiente máximo de cosecha (217 ddt). Durante los periodos de producción alta el rendimiento fue similar para los tres tratamientos ($p > 0.05$).

Este comportamiento cíclico parece característico del género *Capsicum*, en vista de lo reportado para cultivares de *C. annuum* con diferentes tamaños de frutos (Wubs *et al.*, 2009a) y para *Capsicum chinense* (Jaimez *et al.*, 2000; Jaimez y Rada, 2006).

En el cultivo de *C. annuum* la tasa de florecimiento disminuye durante el desarrollo de frutos y el crecimiento vegetativo se alterna con el reproductivo (Fontes *et al.*, 2005). Cuando la tasa de fructificación se acerca a cero, aumenta rápidamente la tasa de crecimiento de vástago, raíz y botones florales (Clapham

coincided the following harvest maximum (217 ddt). During periods of high harvest, yield was similar for all treatments ($p > 0.05$).

This cyclic behavior seems characteristic of the *Capsicum* genus, given what is reported for *C. annuum* cultivars with different fruits sizes (Wubs *et al.*, 2009a.) and *C. chinense* (Jaimez *et al.*, 2000; Jaimez and Rada, 2006).

In *C. annuum* cultivation the flowering rate decreases during the fruit development and vegetative growth alternates with the reproductive growth (Fontes *et al.*, 2005). When fruiting rate approaches zero, the growth rate of stem, root and flower buds rapidly increases (Clapham and Marsh, 1987), resulting in different fruiting intensities during the crop cycle. The time between the harvesting maximum varies among cultivars (Wubs *et al.*, 2009a).

In all treatments flowers of the first node remained on the plant and developed mature fruits. In the second node reached 100 % of harvest with the lower flower removal and 99 % was reached in the other two treatments. No other node reached this percentage of high fruiting, regardless of how much the initial sink strength was reduced. Except for the first two nodes, the abortion of reproductive structures was always greater than 40 % in the plants of the two treatments with the lowest flower removal, and greater than 60 % in those with the

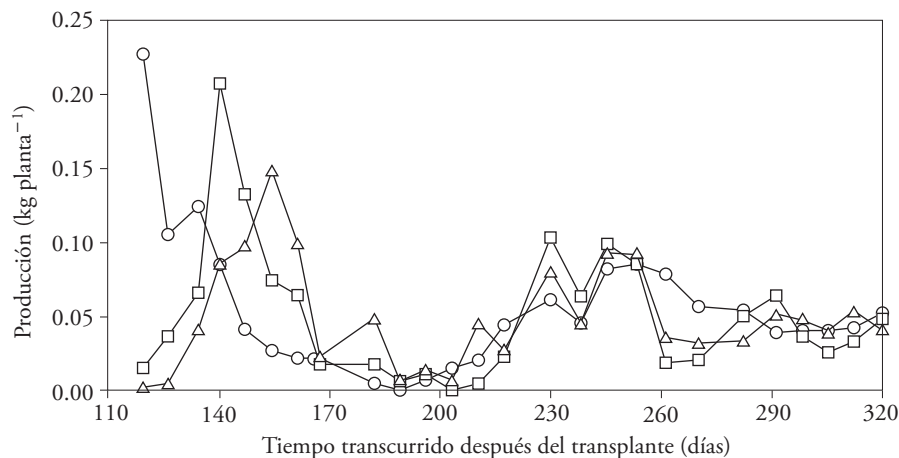


Figura 2. Dinámica de producción (kg por planta) de *Capsicum annuum* (cv. P1216) cultivado en tres condiciones de eliminación de flores: en el primer nudo (○), hasta el segundo nudo (□), hasta el tercer nudo (△).

Figure 2. Dynamics of production (kg per plant) of *Capsicum annuum* (cv. P1216) cultivated in three conditions of flowers elimination: first node (○), up to second node (□), up to the third node (△).

y Marsh, 1987), lo que resulta en diferentes intensidades de fructificación durante el ciclo. El tiempo que transcurre entre los máximos de cosechas varía entre cultivares (Wubs *et al.*, 2009a).

En todos los tratamientos las flores del primer nudo permanecieron en la planta y desarrollaron frutos maduros. En el segundo nudo se alcanzó 100 % de cosechas con la eliminación menor de flores y 99 % bajo los otros dos tratamientos. En ningún otro nudo se alcanzó este porcentaje alto de fructificación, sin importar cuánto se redujera inicialmente la fuerza de la demanda. Excepto los dos primeros nudos, el aborto de estructuras reproductivas siempre fue mayor a 40 % en las plantas de los dos tratamientos con remoción menor de flores, y a 60 % en las de mayor intensidad de remoción de flores (Figura 3). Con los tratamientos de eliminación de flores hasta el primer y segundo nudo se obtuvieron patrones similares de aborto-fructificación. Posterior a la producción máxima en los dos primeros nudos, hubo disminución total de fructificación. Esto ocurrió en el quinto y sexto nudo de las plantas del primer tratamiento (sin flores en el

most intense flower removal (Figure 3). Similar abortion-fruitletting patterns were observed in the treatments with flower removal up to the first and second node. After the maximum fruit production in the first two nodes, a total fruitletting decrease was observed. This happened in the fifth and sixth node on plants of the first treatment (without flowers on the first node) and the seventh node in the plants of the second treatment (without flowers to the second node). Fruitletting percentage increased up to 60 % from the seventh and eighth nodes in the first and second treatment. The highest fruit development was at the 12° and 13° nodes with the removal of flowers on the first node and in the 9° and 10° nodes with the removal of flowers up to the 2nd node.

The most important difference in the behavior of plants with the highest flower removal was the absence of nodes with a 100 % aborted flowers; although a similar pattern was observed in treatments one and two. An area with preponderant flower loss was clearly delimited between the fourth and sixth node along with increased fruit production between

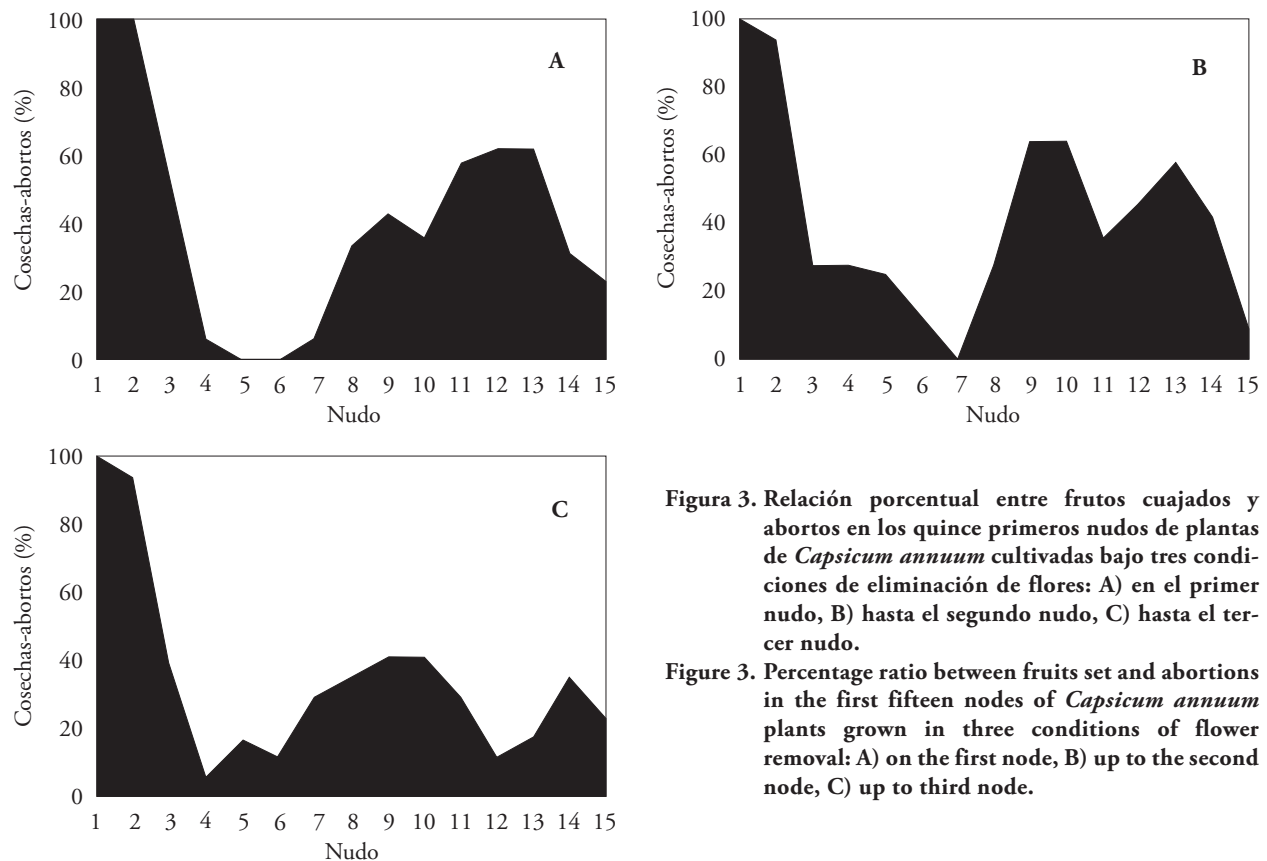


Figura 3. Relación porcentual entre frutos cuajados y abortos en los quince primeros nudos de plantas de *Capsicum annuum* cultivadas bajo tres condiciones de eliminación de flores: A) en el primer nudo, B) hasta el segundo nudo, C) hasta el tercer nudo.

Figure 3. Percentage ratio between fruits set and abortions in the first fifteen nodes of *Capsicum annuum* plants grown in three conditions of flower removal: A) on the first node, B) up to the second node, C) up to third node.

primer nudo) y en el séptimo nudo de las plantas del segundo tratamiento (sin flores hasta el segundo nudo). El porcentaje de fructificación aumentó hasta 60 % desde el séptimo y octavo nudo en las plantas del primer y segundo tratamiento, respectivamente. El desarrollo de frutos fue máximo en los nudos 12° y 13° con la eliminación de flores en el primer nudo y en los nudos 9° y 10° con la eliminación de flores hasta el 2° nudo.

La diferencia más importante en el comportamiento de las plantas con eliminación mayor de flores fue la ausencia de nudos con 100 % de flores abortadas; aunque se observó el mismo patrón que en los tratamientos uno y dos. Una zona con preponderancia de pérdida floral pudo delimitarse entre el cuarto y sexto nudo y un aumento en fructificación de los frutos entre el 7° y 11° nudo; la fructificación máxima (40 %) ocurrió en los nudos 9° y 10°.

El desarrollo de frutos en nudos inferiores se relaciona con la competencia entre estructuras reproductivas de los nudos superiores y con el aumento del aborto floral. En otro estudio se mostró que con el aumento de la fuerza de la demanda disminuye la relación fuente/demanda y aumenta linealmente la tasa de aborto total (Hall, 1977; Clapham y Marsh, 1987). En conjunto se relaciona el aumento en la tasa de aborto total de la planta las tasas elevadas de crecimiento de los frutos (Marcelis *et al.*, 2004).

Los tres tratamientos de eliminación de flores no causaron un efecto significativo sobre la producción ($p > 0.05$) (Cuadro 1). Este resultado no coincide con el paradigma establecido desde los estudios iniciales de este fenómeno, de que la acumulación de materia seca en la raíz y la eficiencia de la fructificación aumentan al eliminar las flores (Hall, 1977; Clapham y Marsh, 1987). En otros estudios (Jaimez *et al.*, 2005) el rendimiento fue mayor (kg por planta y kg por m²) al eliminar flores en el segundo nudo.

Los frutos del tratamiento con eliminación de flores máxima alcanzaron el peso promedio mayor (158 g ± 53); en los tratamientos uno y dos el peso promedio de los frutos fue menor (140 g ± 67 y 136 ± 62), respectivamente ($p \leq 0.05$). No hubo diferencia significativa en la productividad de las plantas con diferente eliminación de flores ($p > 0.05$).

La calidad de los frutos varió en relación con la eliminación de flores ($p \leq 0.05$) (Cuadro 2). Con menor eliminación de flores la distribución de los frutos entre las clases de peso fue más homogénea.

the seventh and 11° node; maximum fruiting (40 %) occurred at the 9° and 10° nodes.

Fruit development in lower nodes is related to competition between reproductive structures of the upper nodes and with increased flower abortion. Other studies have shown that with increasing sink strength the source/sink relationship decreases and the overall rate of abortion linearly increases (Hall, 1977; Clapham and Marsh, 1987). All together, the increase in the overall abortion rate of the plant is related to the high growth rates of the fruits (Marcelis *et al.*, 2004).

The three flower removal treatments did not cause a significantly different effect on yield ($p > 0.05$) (Table 1). This result does not match with the paradigm established the beginning of the studies about since this phenomenon, which states that dry matter accumulation in the root and fruiting efficiency increase with the removal of flowers (Hall, 1977; Clapham and Marsh, 1987). In other study higher yield was obtained by removing the flowers on the second node (Jaimez *et al.*, 2005).

The fruits of treatments with maximum flower removal reached the highest average weight (158 g ± 53); in treatments one and two, average fruit weight was lower (140 g ± 67 and 136 g ± 62), respectively ($p \leq 0.05$). There was no significant difference in the yield of plants with different flower removal treatments ($p > 0.05$).

The quality of the fruits varies in relation to the removal of flowers ($p \leq 0.05$) (Table 2). With less flower removal, the fruits distribution between weight classes was more homogeneous. In all treatments fruit production with weights greater than 300 g was low. The difference in the amount of harvested fruits with less than 100 g weight was evident among treatments, and they were the lowest quality. The plants of both treatments with less flower removal had a higher percentage of fruit with these characteristics (30 % and 28 %). In plants with higher flower elimination, fruits of that class accounted for only 11 % of total production.

The fruits of all treatments showed the same growth rate in the previous lapse to the maximum instantaneous fresh weight accumulation rate period. Afterwards, (about 20 d), the growth rate was higher, whereas flower removal increased (Figure 4).

The maximum growth rate of the fruit plants with larger flowers removal took place one or two

Cuadro 1. Producción promedio de frutos (kg por planta, kg m⁻² y frutos por planta) de *Capsicum annuum* en tres tratamientos de intensidad de eliminación de flores, cultivadas durante 320 d en invernadero.**Table 1. Average production (kg per plant, kg m⁻² and fruits per plant) of fruits of *Capsicum annuum* in three treatments of flower removal intensity, cultivated for 320 d in greenhouse.**

Intensidad de eliminación de flores	Flores en el 1° nudo	Flores hasta el 2° nudo	Flores hasta el 3° nudo
Frutos por planta (kg)	1.45 (0.14)	1.32 (0.05)	1.30 (0.09)
Frutos por m ² (kg)	10.11 (0.95)	9.24 (0.33)	9.05 (0.61)
Número de frutos/planta	10.67 (0.88)	9.28 (1.93)	8.28 (2.13)

Entre paréntesis, el error estándar. No hubo diferencias estadísticas entre tratamientos (Kruskal-Wallis; $p > 0.05$) ❖ Between parenthesis, the standard error. There were no statistical differences between treatments (Kruskal-Wallis; $p > 0.05$).

En todos los tratamientos la producción de frutos con peso mayor a 300 g fue baja. La diferencia en la cantidad de frutos cosechados con peso menor a 100 g fue evidente entre tratamientos, considerados como los de calidad menor. Las plantas de los dos tratamientos con eliminación menor de flores tuvieron porcentaje mayor de frutos con estas características (30 % y 28 %). En las plantas con eliminación mayor de flores, los frutos de esa clase sólo representaron 11 % de la producción total.

Los frutos de cualquiera de los tratamientos mostraron la misma velocidad de crecimiento en el lapso previo al alcance de la tasa instantánea máxima de acumulación de peso fresco. Luego de ese punto (unos 20 d), la velocidad de crecimiento fue mayor, pero aumentó la eliminación de flores (Figura 4).

La tasa de crecimiento máxima del fruto en plantas con eliminación de flores mayor ocurrió 1 o 2 d después de los frutos de los otros dos tratamientos

days after the fruits of the other two treatments (Table 3). This behavior disappears after day 60, when the fruit growth rate is minimal and unchanged in all treatments. This allows linking the fruit high growth rate from the highest flower removal treatments with the overall floral abortion rate in those plants. Wubs *et al.* (2009b) reported that cultivars with fruit average greater than 140 g reach the highest growth rates by the twentieth day. However, in the literature reviewed there were no researches linking flowers elimination intensity with fruits classification by weight or with the instantaneous growth rate.

We showed that by using the fruits classification according to its fresh weight, after 260 d of cultivation, the fruits quality significantly decreased, regardless of the flower removal treatment applied. This decrease in fruits quality is consistent with results reported by Khah and Passam (1992), who found that during the cultivation of *C. annuum* in

Cuadro 2. Distribución porcentual por clases según el peso fresco (g) de frutos de *Capsicum annuum*. Plantas sometidas a tres intensidades de eliminación de flores y cultivadas durante 320 días en invernadero.**Table 2. Percentage distribution by classes regards fresh weight (g) of *Capsicum annuum* fruits. Plants subjected to three flower removal intensities and cultured for 320 days in a greenhouse.**

Intensidad de eliminación de flores	Clases de fruto			
	<100 g	100-200 g	201-300 g	> 300 g
Flores en el 1° nudo	30.14	46.58	23.29	0.00
Flores hasta el 2° nudo	28.13	56.25	14.06	1.56
Flores hasta el 3° nudo	11.29	70.97	16.13	1.61

Prueba ji-cuadrado: $p(\chi^2_4 < 11.143) = 0.975$ ❖ Chi-square test: $p(\chi^2_4 < 11.143) = 0.975$.

(Cuadro 3). Este comportamiento desaparece luego del día 60, cuando la velocidad de crecimiento del fruto se hace mínima e invariable en todos los tratamientos. Esto permite vincular la alta tasa de crecimiento de los frutos del tratamiento de mayor eliminación de flores con la tasa total de aborto floral en esas mismas plantas. Wubs *et al.* (2009b) reportaron que cultivares con promedio de frutos superior a 140 g alcanzan las mayores tasas de crecimiento relativo en el día 20. Sin embargo, en la literatura revisada no había investigaciones que relacionen la intensidad de eliminación de flores con clasificación de los frutos por peso, ni con la tasa instantánea de crecimiento.

A través de la clasificación de los frutos según el peso fresco se demostró que luego de los 260 d de cultivo la calidad de los frutos disminuyó mucho, sin importar el tratamiento de eliminación de flores aplicado. Esta disminución en la calidad de los frutos coincide con resultados de Khah y Passam (1992), quienes afirman que en el transcurso del cultivo de *C. annuum* en condiciones de invernadero se reduce el tamaño del fruto y el número de semillas progresivamente. Así, nosotros proponemos que en condiciones tropicales de montaña se establezca un periodo de cultivo de 260 d para optimizar la calidad de las cosechas y aprovechar el tiempo restante para realizar una nueva siembra. Entonces, durante un año se podría aprovechar la estructura del invernadero para desarrollar un cultivo completo y un tercio de otro.

Los frutos crecieron rápidamente en diámetro y longitud durante la primera fase del desarrollo. Después de que los frutos alcanzaron 15 mm de diámetro, transcurrieron entre 7 a 9 d para el incremento mayor del diámetro y entre 5 a 6 d para

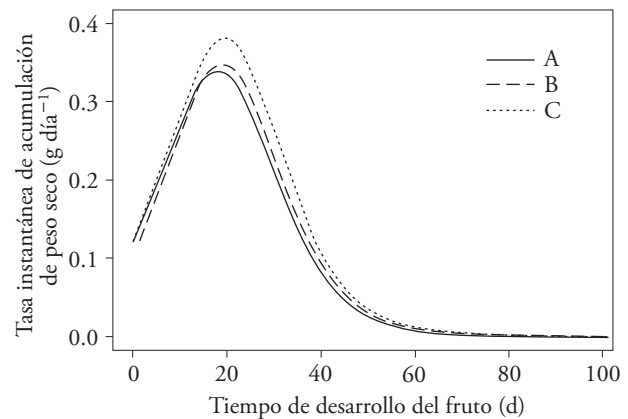


Figura 4. Velocidad instantánea de crecimiento (g d^{-1}) en peso seco de los frutos de *Capsicum annuum* hasta la cosecha. Plantas sometidas a tres intensidades de eliminación de flores (A) en el primer nudo, (B) hasta el segundo nudo, (C) hasta el tercer nudo.

Figure 4. Instantaneous growth rate (g d^{-1}) in dry weight of *Capsicum annuum* fruits until harvest. Plants subjected to three flowers removal intensities (A) on the first node, (B) up to the second node, (C) up to the third node.

greenhouse conditions, the fruit size and number of seeds are gradually reduced. Thus, we propose that in tropical mountain conditions a cultivation period of 260 d in order to optimize the harvests quality and take advantage of the remaining time for new planting. Then, within a year the advantage of a greenhouse structure could be used to develop a full crop and a third from another.

Fruits rapidly increased their diameter and longitude during the first developmental phase. After fruits reached 15 mm in diameter, it took 7 to 9 d to increasing greater diameter and 5 to 6 d for the length; whereas the maximum gain in

Cuadro 3. Máximas tasas instantáneas de crecimiento (mm d^{-1} o g d^{-1}) y tiempo en el cual se alcanzan (d) el desarrollo de frutos de plantas de *Capsicum annuum* sometidas a tres intensidades de eliminación de flores.

Table 3. Maximum instantaneous growth rates (mm d^{-1} or g d^{-1}) and time to reach (d) developing fruits of *Capsicum annuum* plants submitted to three flower removal intensities.

Intensidad de eliminación de flores	Diámetro		Longitud		Peso fresco		Peso seco	
	Tasa de crecimiento (mm d^{-1})	Día	Tasa de crecimiento (mm d^{-1})	Día	Tasa de crecimiento (g d^{-1})	Día	Tasa de crecimiento (g d^{-1})	Día
Flores en el 1° nudo	1.71	7	2.29	5	3.77	18	0.34	18
Flores hasta el 2° nudo	1.70	7	2.38	5	3.84	18	0.35	18
Flores hasta el 3° nudo	1.73	9	2.56	6	4.24	19	0.38	19

el de la longitud; mientras que la ganancia máxima en peso ocurrió entre los días 18 y 19 (Cuadro 3). El atraso de la ganancia de masa con respecto al crecimiento dimensional no se relacionó con los tratamientos de eliminación de flores.

La reducción inicial de la fuerza de la demanda (por la eliminación de flores) y el concomitante aumento del crecimiento vegetativo previo a la fructificación podrían aumentar la tasa de acumulación de biomasa durante el desarrollo de los frutos. Sin embargo, no hay evidencias de que este efecto en la planta se mantenga por tiempo indefinido, porque las observaciones se realizaron hasta el 15° nudo.

Relación entre las dimensiones y el peso de los frutos durante su desarrollo

La relación entre el peso fresco de los frutos y el producto del diámetro \times la longitud se describe con la ecuación: $Y=6.473e^{-7}X^2+0.016X-4.426$ ($R^2=0.95$). La relación entre el peso seco de los frutos (biomasa) y el producto del diámetro \times longitud se describe con la ecuación: $Y=2.112e^{-8}X^2+1.673e^{-3}X-1.140$ ($R^2=0.91$). Con estas ecuaciones se pudo estimar el peso fresco y seco de los frutos aún unidos a las plantas. Este resultado concordó con los de Bozokalfa y Kilic (2010), quienes mostraron que el volumen del fruto de *C. annuum* depende, en 95 %, de la relación entre el diámetro, longitud y peso fresco. La diferencia principal entre sus resultados y los nuestros es que ellos consiguieron la estimación volumétrica del fruto, que se usa en el cálculo de rendimiento productivo (fines comerciales); y en este estudio se usó la estimación del peso fresco y seco de los frutos, para aplicar un modelo de crecimiento y calcular la tasa diaria de ganancia en peso.

Influencia de la fuerza de la demanda sobre la tasa de asimilación de CO₂ de los órganos foliares a diferentes alturas de la planta

El diámetro de los frutos al momento de la cosecha fue un carácter prácticamente invariable en cualquier fruto, sin importar el nudo donde se formó (Figura 5); pero, el peso fresco promedio al momento de la cosecha sí presentó variaciones amplias. Existió la tendencia a la disminución del peso del fruto con el ascenso de su posición dentro de la planta. Los frutos

weight occurred between days 18 and 19 (Table 3). The backwardness of the mass gain with respect to the dimensional growth was not associated with treatments of removal flowers.

The initial reduction of the sink strength (by removing flowers) and the concomitant increase in vegetative growth prior to fruiting seems to increase the rate of biomass accumulation during fruit development. However, there is no evidence that this effect is maintained in the plant for indefinite time, because the observations were made up to the 15° node.

Relationship between dimensions and weight of the fruit during its development

The relationship between the fresh fruit weight and the product of the diameter \times length is described by the equation: $Y=6.473e^{-7}X^2+0.016X-4.426$ ($R^2=0.95$). The relationship between the dry weight of the fruit (biomass) and the product of the diameter \times the length is described by the equation: $Y=2.112e^{-8}X^2+1.673e^{-3}X-1.140$ ($R^2=0.91$). Through these equations it was possible to estimate the fresh and dry weight of the fruits still attached to plants. This result concur with those of Bozokalfa and Kilic (2010), who showed that the volume of the fruits of *C. annuum* depends on 95 % in the relationship between diameter, length and fresh weight. The main difference between their results and the ones here presented is that they used the volumetric estimation of the fruit, which is used in the calculation of yield (commercial); and in the present research we used the fresh and dry weight estimation in order to apply a growth model and calculate the daily rate of weight gain.

Influence of the sink strength on photosynthetic traits of leaf at different heights of the plant

The fruit diameter when harvested was almost invariable in all fruit, regardless of the node where it was formed (Figure 5); but the average fresh weight at harvest did present wide variations. There was a tendency to decrease the weight of the fruit with rise of its position along the plant. The fruits developed on the first node were significantly heavier than those from the second and third ($p\leq 0.05$).

formados en el primer nudo fueron significativamente más pesados que los provenientes del segundo y tercero ($p \leq 0.05$).

Con el aumento del diámetro del fruto la g_s de la hoja acompañante disminuyó y A mostró un comportamiento similar (Figura 6) y tres grupos de hojas, con diferencias significativas se definieron. Las hojas apicales, con las A mayores ($14.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); las hojas de los nudos dos y tres, con tasas intermedias ($9.81-10.82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y las hojas del primer nudo con A de $5.93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Las hojas de nudos con frutos maduros o donde ya hubo cosecha poseen A menor, debido a la disminución del N orgánico foliar y a la demanda baja del fruto; las hojas próximas a frutos en desarrollo poseen la A mayor (González-Real *et al.*, 2009). Nuestros resultados coincidieron con este planteamiento, pues A disminuyó con el aumento del diámetro del fruto aledaño, en la fase última del desarrollo de este. Sin embargo, la A en las hojas apicales fue superior que en las hojas que acompañaban a los frutos en desarrollo; lo cual contradice publicaciones previas (González-Real *et al.*, 2009). Esto último se atribuyó a discrepancia en las características de la hoja apical utilizada en ambas investigaciones.

La medición simultánea de A y del crecimiento del fruto mostró que la capacidad de asimilación de las hojas declinó al aumentar su diámetro (Figura 7). Esto muestra que ante la demanda de los frutos

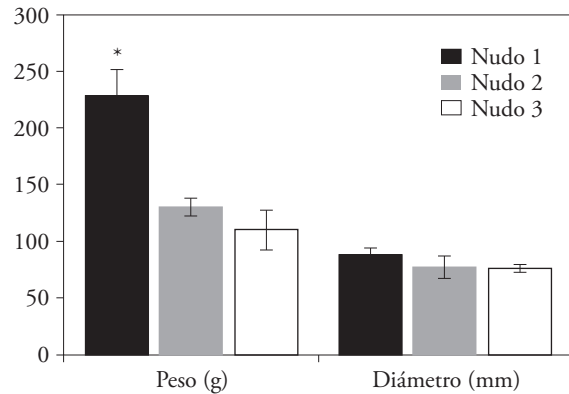


Figura 5. Peso final promedio (g) y diámetro final promedio (mm) de los frutos de *C. annuum* obtenidos en los tres primeros nudos. (*) Indica diferencia significativa entre nudos (Kruskal-Wallis; $p \leq 0.05$). Barras indican error estándar.

Figure 5. Final average weight (g) and final average diameter (mm) of fruits of *C. annuum* in the first three nodes. (*) Indicates significant difference between nodes (Kruskal-Wallis; $p \leq 0.05$). Bars indicate standard error.

With the increase of the fruit diameter the g_s of the accompanying leaf decreased and A showed a similar behavior (Figure 6) and three sets of leaves, with significant differences defined. The apical leaves, with larger A ($14.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); leaves on two and three nodes, with intermediate rates ($9.81-10.82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and leaves the first node with A $5.93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

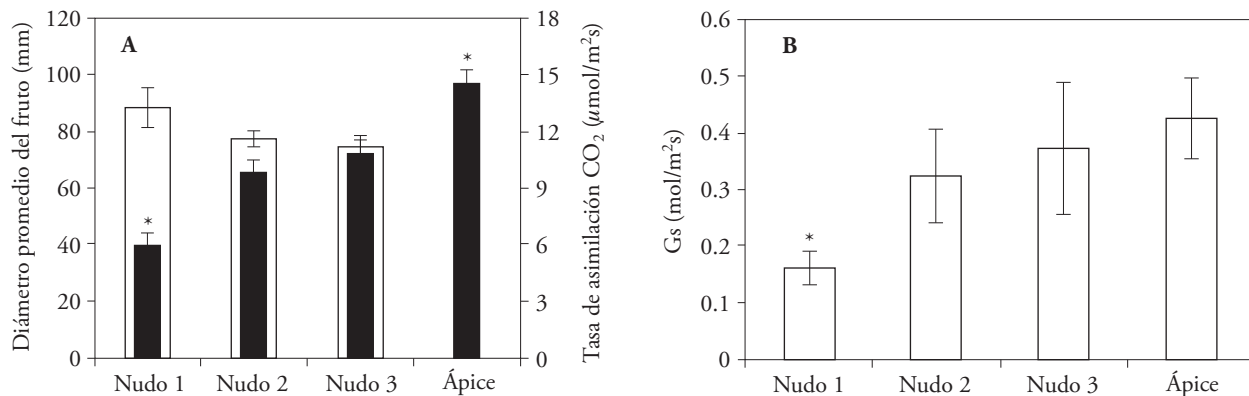


Figura 6. (A) Diámetro final promedio (mm) de los frutos de *C. annuum* en los tres primeros nudos (barras blancas) y tasas de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (barras negras) (\pm error estándar). (B) Conductancia estomatal promedio ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en las hojas acompañantes y apical (\pm error estándar). Radiación promedio $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y temperatura promedio $30 \text{ }^\circ\text{C}$. (*) Indica diferencias significativas entre nudos (Kruskal-Wallis; $p \leq 0.05$).

Figure 6. (A) Mean fruit diameter (mm) on *C. annuum* on the first three nodes (white columns) and rate of CO₂ assimilation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (\pm standard error). (B) Mean stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) on accompanying and apical leaves (\pm standard error). Mean irradiance $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and mean temperature $30 \text{ }^\circ\text{C}$. (*) Indicates significant differences among nodes (Kruskal-Wallis; $p \leq 0.05$).

en desarrollo se movilizan compuestos nitrogenados desde las hojas aledañas, lo cual reduce la fotosíntesis (González-Real *et al.*, 2009). En tal sentido, el manejo del recambio y del número de hojas por nudo puede impactar positivamente la relación fuente/demanda de carbohidratos, y con eso la productividad.

El aparato fotoquímico del fotosistema II disminuyó su eficiencia al envejecer la hoja. Es decir, cuando las hojas senescen, el rendimiento fotoquímico y el coeficiente de extinción fotoquímica (q_P) disminuyó y el coeficiente de extinción no-fotoquímica (q_N) aumentó (Figura 8). Esto significa que con el tiempo, los mecanismos de fotoprotección aumentan en la medida que se reduce la proporción de fotones destinados para la fijación de CO_2 . Esta tendencia hacia la disminución del rendimiento fotoquímico (Φ_{PSII}) de las plantas se evidenció de forma muy marcada en las hojas basales, que acompañaron a un fruto cosechado. Además, en el primer experimento no se encontró relación entre la disminución progresiva en el peso de los frutos y los tratamientos de eliminación de flores aplicados. Esto permite suponer que tal disminución se debe al envejecimiento de las plantas y a la concomitante reducción de la capacidad fotosintética.

Esta disminución en la capacidad fotosintética durante el envejecimiento se correlaciona con un decremento en el contenido de clorofila, de nitrógeno foliar, proteínas foliares y la actividad de la enzima Rubisco (Field, 1987). De acuerdo con esta propuesta, Imai *et al.* (2008) mostraron que la síntesis de Rubisco disminuye con la senescencia foliar. Olesinski *et al.* (1989) plantearon que la disminución en las tasas fotosintéticas, conforme envejecen las hojas, responde a la redistribución de los recursos durante la cual se favorece a las hojas más jóvenes. Esto convertiría a las hojas senescentes en fuente de recursos para las restantes que, eventualmente, acompañan frutos en desarrollo que demandan carbohidratos.

El recambio de hojas en el vástago depende de la disponibilidad de N en el suelo y en la planta y de la tasa de distribución-fijación de carbono en la planta. Este proceso de recambio foliar maximiza la eficiencia en el uso de los recursos y puede determinar el éxito en la competencia y dominancia entre órganos de demanda vecinos (Kouki, 2005). En nuestro estudio, el aporte de N fue continuo durante el ciclo del cultivo, por lo cual éste no sería un factor limitante; sin embargo, González-Real *et al.*

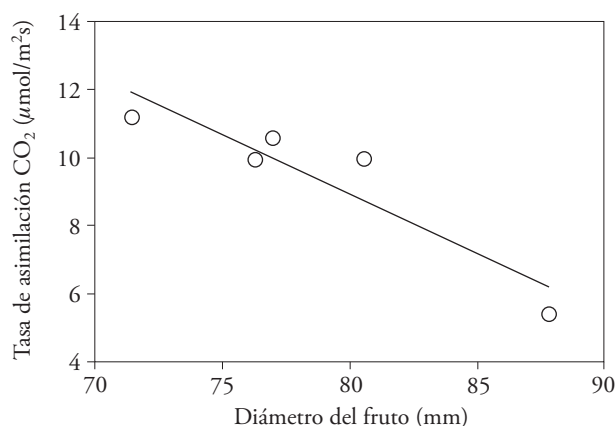


Figura 7. Tasa de asimilación de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en función del diámetro (mm) del fruto aledaño a la hoja para dos cultivares de la especie *Capsicum annuum*. $Y = -0.35X + 37.00$ ($R^2 = 0.86$).

Figure 7. Rate of CO_2 assimilation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) as a function of fruit diameter (mm) nearest to leave, for two cultivars of *Capsicum annuum*. $Y = -0.35X + 37.00$ ($R^2 = 0.86$).

Leaves on nodes with fruits which already was mature or harvest fruits have low A due to decreased organic foliar N and low demand of the fruit; whereas leaves that are near of developing fruits have the highest A (González-Real *et al.*, 2009). Our results agree with this approach, because A decreased with increasing fruit diameter adjacent, in their last phase of development. However, the A in the apical leaves was higher than in leaves that accompanied the developing fruits; which contradicts previous reports (González-Real *et al.*, 2009). The latter was attributed to discrepancies in the characteristics of the apical leaf used in both investigations.

The simultaneous A measurement and fruit growth showed that the assimilation capacity of the leaves declined as the diameter increased (Figure 7). This shows that due to the demand from developing fruits, mobilization of nitrogen compounds take place from the surrounding leaves, which reduces photosynthesis (González-Real *et al.*, 2009). In this regard, the management of turnover and the number of leaves per node can positively impact the sink/source ratio of carbohydrates, and thereby productivity.

The photochemical apparatus of photosystem II efficiency decreases with the aging of the leaf. That is, as leaves became senescent the photochemical yield and photochemical extinction coefficient (q_P) decreased and the no-photochemical extinction

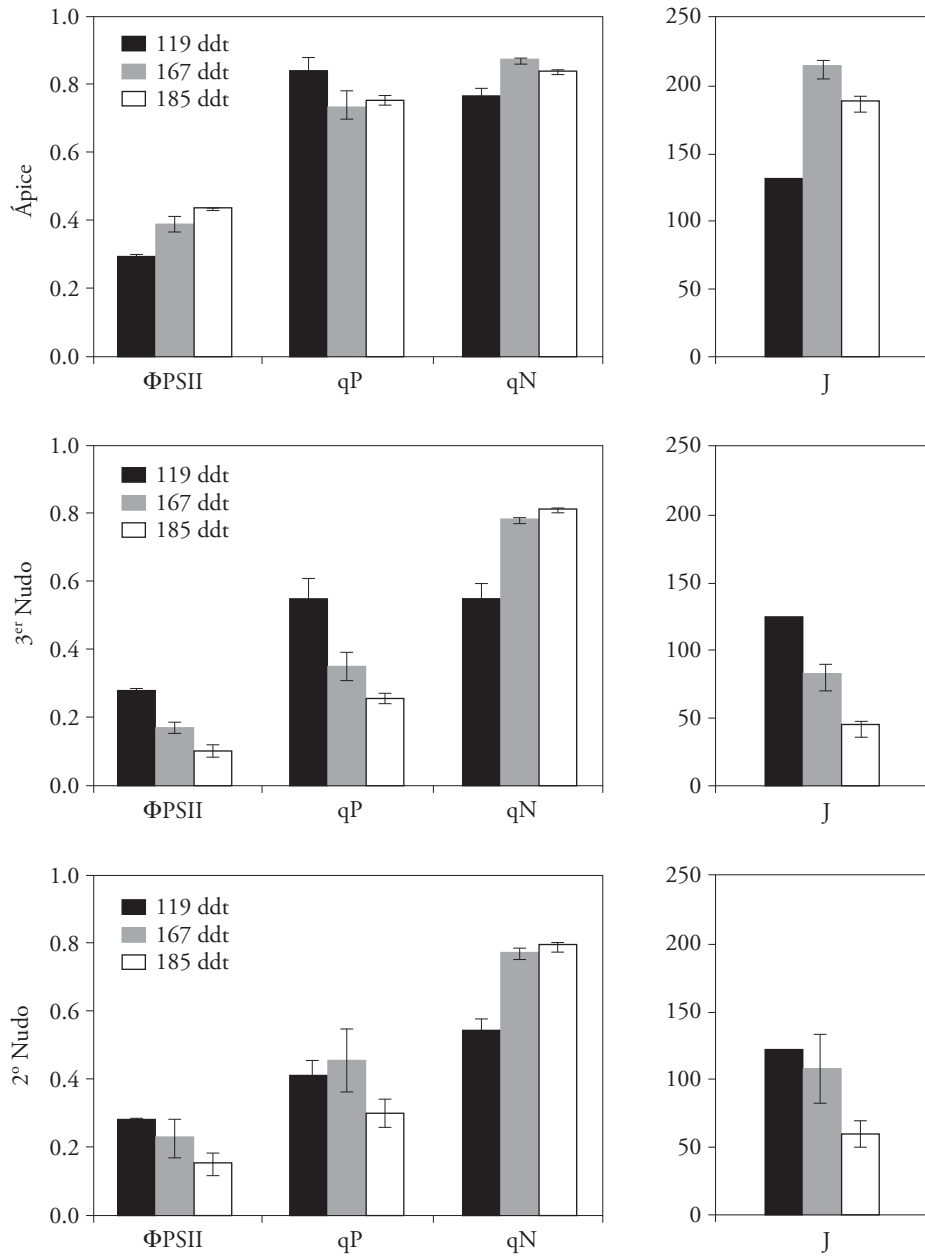


Figura 8. Parámetros de la fluorescencia de la clorofila a de *Capsicum annuum* en hojas apicales, del tercer y segundo nudo (\pm error estándar). Valores obtenidos en tres momentos del cultivo. Radiación promedio $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y temperatura constante (28°C).

Figura 8. Fluorescence parameters of chlorophylla in apical leaves of the third and second node of *Capsicum annuum*. Values obtained in three stages of cultivation (\pm standard error). Average radiation $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and constant temperature (28°C).

(2009) mostraron que aun con fertilización continua, el contenido de N orgánico foliar disminuye en función de la senescencia de la hoja.

En consecuencia, el reciclaje de recursos desde las hojas basales (senescentes), la distribución del N o el cambio en la tasa de síntesis de enzimas responsables

coefficient (q_N) increased (Figure 8). This means that with time, the photoprotection mechanisms increase as the proportion of photon directed to CO_2 fixation is reduced. This trend towards decreased photochemical yield (Φ_{PSII}) of the plants was very markedly shown on the lower leaves, which

de la fijación de CO₂ podrían ser algunos de los factores que determinaron la disminución en la capacidad fotosintética de las hojas en el tiempo.

CONCLUSIONES

El manejo del cultivo de *C. annuum* debe propiciar la renovación de las hojas para mantener la eficiencia fotosintética y la eliminación de flores hasta el tercer nudo, para que un número mayor de hojas trascienda de órgano de demanda a órgano fuente antes de la fructificación. Con esto aumenta la disponibilidad de fotoasimilados, disminuye la competencia entre órganos, se reduce el aborto floral y mejora la calidad de los frutos.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el CDCHTA de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela (Proyectos FO-685-08-01B y FO-721-13-01F). Agradecemos especialmente a la Ing. Osmary Araque e Ing. Carolina Valera por el apoyo brindado durante las mediciones de campo y en el transcurso de esta investigación.

LITERATURA CITADA

- Aloni, B., L. Karni, Z. Zaidman, Y. Riov, and A. Schaffer. 1996. Changes of carbohydrates in pepper (*Capsicum annuum* L.) flowers in relation to their abscission under different shading regimes. *Ann. Bot.* 78: 163-168.
- Aloni, B., T. Pashkar, and L. Karni. 1991. Partitioning of [14]-C sucrose and acid invertase activity in reproductive organs of pepper plants in relation to their abscission under heat stress. *Ann. Bot.* 67: 371-377.
- Bakker, J. 1989. The effects of temperature on flowering, fruit set and fruit development of glasshouse sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *J. Hort. Sci.* 64: 313-320.
- Bozokalfa, M., and M. Kilic. 2010. Mathematical modeling in the estimation of pepper (*Capsicum annuum* L.) fruit volume. *Chilean J. Agric. Res.* 70: 626-632.
- Buwalda, F., E. Henten, A. Gelder, J. Bontsema, and J. Hemming. 2006. Toward an optimal control strategy for sweet pepper cultivation: a dynamic crop model. *ActaHorticulturae* 718: 367-374.
- Clapham, W., and H. Marsh. 1987. Relationships of vegetative growth and pepper yield. *Can. J. Plant Sci.* 67: 521-530.
- Fernández, M., M. Gallardo, S. Bonachela, F. Orgaz, R. Thompson, and E. Fereres. 2005. Water use and production of a greenhouse pepper crop under optimum and limited water supply. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 80: 87-96.
- Field, C. B. 1987. Leaf-age effects on stomatal conductance. In: Zeiger E., G. Farquhar, and I. Cowan (eds). *Stomatal Function*. Stanford University Press. Stanford. pp: 367-384.
- Fontes, P. C. R., E. N. Dias, e D. J. Henriques. 2005. Dinâmica do crescimento, distribuição de matéria seca e produção de

accompanied the harvested fruit. Besides, in the first experiment no relationship was found between the progressive decrease in the weight of the fruit and the flowers removal treatments applied. This suggests that the decrease is due to the aging of the plants and the concomitant reduction in photosynthetic capacity.

This decrease in the photosynthetic capacity during aging is correlated with a decrease in chlorophyll content, leaf nitrogen, leaf proteins and Rubisco enzyme activity (Field, 1987). Under this proposal, Imai *et al.* (2008) showed that the Rubisco synthesis with leaf senescence. Olesinski *et al.* (1989) stated that the decrease in photosynthetic rates decrease, as leaves get older, responds to the redistribution of resources during which it favors the youngest leaves. This would make senescent leaves act as resources for the other that eventually accompany developing fruits demanding carbohydrates.

The turnover of the leaves on the stem depends on the availability of N in the soil and in the plant and the allocation-distribution carbon rate in the plant. This process of foliar turnover maximizes the efficient use of resources and can determine the success and dominance in the competition and demand between neighboring plant organs (Kouki, 2005). In our study, N supply was continuous during the growing season, so, this would not be a limiting factor; however, González-Real *et al.* (2009) showed that even with continuous fertilization, organic foliar N content decrease depending on the leaf senescence.

Consequently, recycling of resources from basal leaves (senescent), distribution of N or change in the rate of synthesis of enzymes responsible for CO₂ fixation might be some of the factors determining the decrease of the photosynthetic capacity of leaves over time.

CONCLUSIONS

Crop management of *C. annuum* should encourage leaves renewal in order to maintain the photosynthetic efficiency and flower removal up to the third node, so that a greater number of leaves transcends from sink organ to source organ before fruiting. With this, availability of photoassimilates increases, competition between organs decreases, floral abortion is reduced and fruit quality is improved.

- pimentão em ambiente protegido. *Horticultura Bras.* 23: 94-99.
- Genty, B., J. M. Briantais, and N. R. Baker. 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys Acta* 990: 87-90.
- González-Real, M. M., A. Baille, and H. Q. Liub. 2008. Influence of fruit load on dry matter and N-distribution in sweet pepper plants. *Scientia Horticulturae* 117: 307-315.
- González-Real, M. M., H. Q. Liub, and A. Baille. (2009). Influence of fruit sink strength on the distribution of leaf photosynthetic traits in fruit-bearing shoots of pepper plants (*Capsicum annuum* L.). *Environ. Experiment. Bot.* 66: 195-202.
- Greenleaf, W., M. Hollingsworth, J. Turner, and W. Hearin. 1978. Pimiento peppers-history, breeding and evaluation. *Proc. National Pepper Conference Pickle Packers International* 4: 13-16.
- Gucci, R., and J. Flore. 1989. The effects of fruiting or fruit removal on leaf photosynthesis and dry matter distribution of tomato. *Adv. Hortic. Sci.* 3: 120-125.
- Hall, A. 1977. Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annuum* L.: The dynamics of growth in fruiting and deflorated plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 4: 623-636.
- Heuvelink, E., L. Marcelis, and O. Körne. 2004. How to reduce yield fluctuations in sweet pepper? *Acta Horticulturae* 633: 349-355.
- Imai, K., Y. Suzuki, T. Mae, and A. Makino. 2008. Changes in the synthesis of Rubisco in Rice leaves in relation to senescence and N influx. *Ann. Botany* 101: 135-144.
- Jaimez A., R. E. B. Añez, y W. Espinoza. 2010. Desfloración: su efecto sobre el aborto de estructuras reproductivas y rendimiento en pimentón (*Capsicum annuum*). *Revista de la Facultad de Agronomía de La Universidad del Zulia* 27: 418-432.
- Jaimez A., R. E., O. Araque, W. Espinoza, y C. Azócar. 2013. Dinámica de producción de flores de cultivares de Gerbera (*Gerbera jamesonii* H. Bolus): relación con tasas de fotosíntesis. *Revista de Facultad de Agronomía. Universidad del Zulia* 29: 161-178.
- Jaimez A., R. E., R. Da Silva, A. D'Aubeterre, J. Allende, F. Rada, y R. Figueiral. 2005. Variaciones microclimáticas en invernadero: efecto sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases en pimentón (*Capsicum annuum*). *Agrociencia* 39: 41-50.
- Jaimez A., R. E., and F. Rada. 2006. Flowering and fruit production dynamics of sweet pepper (*Capsicum chinense* Jacq) under different shade conditions in humid tropical region. *J. Sustain. Agric.* 27:97-108.
- Jaimez A., R. E., O. Vielma, F. Rada, and C. García-Núñez. 2000. Effects of water deficit on the dynamics of flowering and fruit production in *Capsicum chinense* Jacq in a tropical semi-arid region in Venezuela. *J. Agron. Crop Sci.* 185: 113-119.
- Kato, T., and M. Tanaka. 1971. Studies on the fruit setting and development of sweet peppers. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 40: 359-366.
- Khah, E., and H. Passam. 1992. Flowering, fruit set and development of the fruit and seed of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivated under conditions of high ambient temperature. *J. Hort. Sci.* 67: 251-258.
- Kouki, H. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.* 95: 521-533.
- Marcelis, L. 1992. Non-destructive measurements and growth analysis of the cucumber fruit. *J. Hort. Sci.* 67: 457-464.
- Marcelis, L., and L. BaanHofman-Eijer. 1995. Growth analysis of pepper fruits (*Capsicum annuum* L.). *Acta Horticulturae* 412: 470-478.
- Marcelis, L., and L. BaanHofman-Eijer. 1997. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annuum* L. *Ann. Bot.* 79: 687-693.
- Marcelis, L., E. Heuvelink, L. Baan Hofman-Eijer, D. Baker, and L. Xue. 2004. Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *J. Exp. Bot.* 55: 2261-2268.
- McGraw, B., and J. Greig. 1986. Effect of transplant age and pruning procedure on yield and fruit-set of bell pepper. *Hort. Sci.* 21: 430-431.
- Minges, P., and D. Warholc. 1973. Pepper problems in New York. *Proc. National Pepper Conference Pickle Packers Int.* 1: 14.
- Olesinski, A., S. Wolf, J. Rudich, and A. Marani. 1989. Effect of leaf age and shading on photosynthesis in potatoes (*Solanum tuberosum*). *Ann. Bot.* 64: 643-650.
- Park, S., and H. Jeong. 1976. The effect of shading on blossom-dropping and fruit-dropping of the hot pepper plant (*Capsicum annuum* L.). *Res. Rep. Office Rural Dev.* 18: 1-8.
- Quagliotti, L., G. Lepori, and P. Bigotti. 1974. Responses to solar radiation by two varieties of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Korean J. Breed. Sci.* 6: 29-33.
- Sawahata, K., K. Onuma, and G. Saruta. 1980. Investigations on the formation of abnormally-shaped fruit and the early drop of fruit of sweet pepper, *Capsicum annuum* L. in semi-forcing culture. *Bulletin. Ibaraki-Ken Hort. Exp. Station* 8: 1-18.
- Wien, H. 1990. Screening pepper cultivars for resistance to flower abscission: a comparison of techniques. *Hort. Sci.* 25: 1634-1636.
- Wien, H., K. Tripp, R. Hernández, and A. Turner. 1989. Abscission of reproductive structures in pepper: causes, mechanisms and control. *In: Green, S. (ed). Tomato and Pepper Production in the Tropics. Asian Vegetable Research and Development Center. Shanhua, Taiwan.* 619 p.
- Wubs, A. M., Y. Ma, L. Hemerik, and E. Heuvelink. 2009a. Fruit set and yield patterns in six *Capsicum* cultivars. *Hort. Sci.* 44: 1296-1301.
- Wubs, A. M., Y. Ma, E. Heuvelink, and L. F. M. Marcelis. 2009b. Genetic differences in fruit-set patterns are determined by differences in fruit sink strength and source:sink threshold for fruit set. *Ann. Bot.* 104: 957-964.