



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN BOTÁNICA

EFFECTO DE DOS NIVELES DE HUMEDAD
APROVECHABLE EN LAS RELACIONES HÍDRICAS,
INTERCAMBIO DE GASES Y OSMOLITOS EN PLANTAS
Y FRUTOS DE *Solanum lycopersicum* L.

CARLOS ANTONIO GÓMEZ ZÚÑIGA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO.
2017

La presente tesis titulada: “EFECTO DE DOS NIVELES DE HUMEDAD APROVECHABLE EN LAS RELACIONES HÍDRICAS, INTERCAMBIO DE GASES Y OSMOLITOS EN PLANTAS Y FRUTOS DE *Solanum lycopersicum* L.”, realizada por el alumno: Carlos Antonio Gómez Zúñiga bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
EN BOTÁNICA

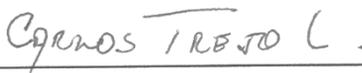
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. F. Victor Conde Martínez

ASESOR



Dr. Carlos Trejo López

ASESORA



Dra. Sabiná Velázquez Márquez

ASESOR



Dr. Daniel Padilla Chacón

Montecillo, Texcoco, Estado de México, marzo de 2017.

EFFECTO DE DOS NIVELES DE HUMEDAD APROVECHABLE EN LAS RELACIONES HÍDRICAS, INTERCAMBIO DE GASES Y OSMOLITOS EN PLANTAS Y FRUTOS DE *Solanum lycopersicum* L.

Carlos Antonio Gómez Zúñiga, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

El objetivo de la investigación fue analizar el efecto de dos niveles de humedad aprovechable en las respuestas fisiológicas y bioquímicas de plantas y frutos en dos genotipos de *Solanum lycopersicum* L., con características genéticas contrastantes. Los tratamientos de humedad fueron: 100 y 50% de humedad aprovechable para cada genotipo. Los resultados indicaron la disminución del potencial de agua en las plantas en los dos genotipos estudiados con el tratamiento del 50% de humedad. A pesar de esto, la tasa de asimilación de CO₂ en la plantas no se afectó con la reducción de agua en el tratamiento Mali-50 y Cid-50, así como tampoco la conductancia estomática. Aunque la reducción del recurso hídrico impactó negativamente en el potencial hídrico de las plantas de ambos genotipos con los tratamientos de 50% de humedad, este no alteró la fotosíntesis ni la apertura estomática en los nomófilos de las plantas, se detectó incremento en la concentración de osmolitos tales como prolina en hoja con el tratamiento Cid-50, así como incremento en glucosa y fructosa en el pericarpio, y otros osmolitos inherentes a la calidad del fruto como el licopeno con interés nutracéutico, éste mostró un incremento en pericarpio de los tratamientos Mali-50 y Cid-50 con 69.54% y 45.78%, respectivamente, y se observó diferencia estadística con respecto a sus testigos.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum* L., humedad aprovechable, potencial hídrico, licopeno.

**EFFECT OF TWO LEVELS OF USABLE HUMIDITY IN WATER RELATIONS,
EXCHANGE OF GASES AND OSMOLITES IN PLANTS AND FRUITS OF *Solanum
lycopersicum* L.**

Carlos Antonio Gómez Zúñiga, M. Sc.
Colegio de Postgraduados, 2017.

ABSTRACT

The objective of this research was to analyze the effect of two levels of usable humidity on the physiological and biochemical responses of plants and fruits in two genotypes of *Solanum lycopersicum* L., with contrasting genetic characteristics. For each genotype, the treatments of humidity were 100 and 50% of usable humidity for each genotype. The results indicated a decrease of water potential in the two genotypes evaluated with 50% humidity treatment. In spite of this, the rate of assimilation of CO₂ in the plants was not affected by the reduction of water in the treatment Mali-50 and Cid-50, nor the stomatal conductance. It was observed that although the reduction of the water resource had a negative impact on the water potential of the plants of both genotypes with 50% moisture treatments, this did not alter the photosynthesis or the stomatal opening of the plants, an increase in concentration of osmolytes such as leaf proline was observed in the Cid-50 treatment, as well as glucose and fructose in the pericarp and some osmolytes inherent to fruit quality, such as lycopene of nutraceutical interest. The latter showed an increase in pericarp of Mali- 50 and Cid-50 statistically different in 69.54% and 45.78% respectively, A Statistical difference was observed compared with the control plants.

Keywords: *Solanum lycopersicum* L., usable humidity, water potential, lycopene.

DESEO EXPRESAR AGRADECIMIENTO

A los millones de mexicanos y mexicanas que pagaron impuestos y que a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, han financiado parte de mi formación académica.

Al Dr. Víctor Conde Martínez por su tiempo y esfuerzo que involucró en mi formación. Muchas veces no entendemos la realidad de las cosas, sin embargo, cuando las entendemos es ahí cuando realmente aprendemos. Le agradezco doc.

A la Dra. Sabina Velázquez Márquez por su compromiso profesional en el buen manejo de las prácticas de laboratorio. Le agradezco de manera especial por su amistad y consejos.

Al Dr. Carlos Trejo López por su profesionalismo y compromiso con mi trabajo, jamás olvidaré la gran herencia bibliográfica que recibí de usted. Le estaré eternamente agradecido.

Al Dr. Daniel Padilla Chacón que con su lógica inductiva en pocas reuniones me hizo comprender la importancia de la ciencia, le agradezco la paciencia y dedicación a mi trabajo.

A mis valiosos amigos del Colegio: Azu, Emir y Alex quienes jugaron un papel muy importante en mi desarrollo como estudiante al brindarme su confianza y amistad. Es muy probable que nunca nos volvamos a ver pero sepan que siempre ocuparán un lugar especial en mi corazón. Gracias Chavos.

A don Severo Ayala quien me brindó su apoyo en el laboratorio y en el invernadero pero sobre todo, me brindó su amistad. Y a don Alejandro Nequix quien me enseñó y apoyó en el manejo del cultivo en el invernadero.

A la familia Bata Islas quien me adoptó, procuró y cuidó durante mi estancia en la maestría. Los quiero y los guardo en mi corazón.

DESEO DEDICAR ESTA TESIS

A Dios que en su infinita misericordia me ha regalado en forma de una familia el apoyo, atención y amor que me han motivaron a bien terminar este proyecto académico.

Mónica, Miguel y Angelita.

Y a ti, Alejandro Águeda que fuiste un pilar de infinito apoyo incondicional.

Los amo.

GRACIAS

Si mis logros son mis sueños realizados,
lucharé por alcanzarlos todos.

CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS.....	ix
LISTA DE CUADROS.....	xi
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1 Importancia del cultivo de jitomate en México y el mundo.	3
2.2 Cultivo de jitomate en condiciones de invernadero.....	4
2.3 Descripción botánica y anatómica del jitomate.....	5
2.4 Temperatura óptima y humedad relativa (HR) para la producción de jitomate	6
2.5 Estrés abiótico	7
2.5.1 Estrés hídrico.....	8
2.6 Relaciones hídricas.....	9
2.6.1 Potencial hídrico, osmótico y de presión.	12
2.7 Osmoregulación.....	13
2.8 Parámetros Fotosintéticos.....	14
2.8.1 Fotosíntesis en <i>Solanum lycopersicum</i> L.....	14
2.8.2 Transpiración y cierre estomático en plantas de <i>Solanum lycopersicum</i> L.	17
2.9 Estrés Oxidativo en plantas.....	18
2.10 Compuestos antioxidantes	19
2.10.1 Flavonoides.....	21
2.10.2 Fenoles	23
2.10.3 Carotenoides.....	24
2.10.4 Actividad antioxidante	24
2.10.5 Carbohidratos (glucosa, fructosa y sacarosa)	25
III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	26
3.1 Hipótesis	26
3.2 Objetivos	26
3.2.1 Objetivo general	26
3.2.2 Objetivos específicos.....	27
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
4.1 Localización	27
4.2 Material Vegetal	27

4.2.1 Descripción del material vegetal	28
4.3 Germinación de semillas.....	28
4.4 Trasplante de plántulas y tutorio de plantas.	29
4.5 Características del sustrato utilizado para el experimento	29
4.6 Tratamientos	30
4.7 Solución nutritiva para riego.....	30
4.8 Determinación de variables fisiológicas en hoja	31
4.8.1 Relaciones hídricas (potencial hídrico, potencial osmótico y potencial de presión)	31
4.8.2 Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática.	33
4.9 Determinación de variables bioquímicas en pericarpio del fruto de jitomate.....	33
4.9.1 Extracción y cuantificación de azúcares totales en fruto	33
4.9.2 Determinación de prolina en hoja	34
4.9.3 Extracción y cuantificación de licopeno en fruto	35
4.9.4 Cuantificación de glucosa, fructosa y sacarosa en fruto.....	36
4.9.5 Determinación de la actividad antioxidante en fruto	37
4.10 Rendimiento del cultivo.	38
4.11 Diseño experimental	38
4.11.1 Establecimiento del cultivo.	39
4.11.2 Análisis estadístico	39
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	40
5.2 Variables fisiológicas en hoja	40
5.2.1 Relaciones hídricas (potencial hídrico, potencial osmótico y potencial de presión).	40
5.2.2 Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática.	43
5.3 Variables bioquímicas en pericarpio del fruto de jitomate	46
5.3.1 Determinación de prolina en hoja.....	46
5.3.2 Extracción y cuantificación de licopeno en fruto	47
5.3.3 Extracción y cuantificación de azúcares totales en fruto	50
5.3.4 Cuantificación de glucosa, fructosa y sacarosa en fruto	51
5.3.5 Determinación de la actividad antioxidante en fruto.....	54
5.3.6 Análisis del rendimiento del cultivo	56
5.4 Discusión general.....	58

VI. CONCLUSIONES	59
VII. BIBLIOGRAFÍA	61
VIII. APÉNDICE	77

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Esquema de los diferentes tipos de estrés abiótico que pueden alterar el metabolismo celular impactando en los eventos fisiológicos y en el desarrollo en plantas y frutos. Imagen modificada de (Pereyra, 2015).....7
- Figura 2. Esquema de dos escenarios frente a un ambiente de estrés hídrico, A) plantas con ajuste osmótico y B) plantas sin ajuste osmótico. Imagen modificada de (Pereyra, 2015)..... 11
- Figura 3. Esquema de la fotosíntesis llevada a cabo en un cloroplasto. Imagen modificada de (Sánchez, 2010)..... 15
- Figura 4. Estructuras químicas de flavonoides (Tenorio López et al., 2006)22
- Figura 5. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en tres etapas fisiológicas del cultivo de jitomate. a) Potencial hídrico (MPa), b) Potencial osmótico (MPa) y c) Potencial de presión (MPa). Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes dentro de la misma etapa indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 42
- Figura 6. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en tres etapas fisiológicas del cultivo de jitomate. a) Tasa de asimilación de CO_2 , b) Transpiración y c) Conductancia estomática. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA).). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes dentro de la misma etapa indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$45
- Figura 7. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la concentración de prolina de hojas de jitomate en tres etapas fisiológicas a los 23, 52 y 84 días después del inicio de los tratamientos. Etapa 1) Primera floración, Etapa 2) Formación del fruto, Etapa 3) Cosecha. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100 % de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50 % de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA).). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes dentro de la misma etapa indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 47
- Figura 8. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el contenido de licopeno en fruto de jitomate en el sexto grado de madurez, a los 74 días después del inicio de los tratamientos. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA)). Las barras verticales representan el error

estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 50

Figura 9. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el contenido de azúcares totales en fruto de jitomate en el sexto grado de madurez, a los 74 días después del inicio de los tratamientos. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 51

Figura 10. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el contenido de glucosa, fructosa y sacarosa, en frutos de jitomate en el sexto grado de madurez a los 74 días después del inicio de los tratamientos. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100 % de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50 % de HA), Cid-100 (100 % de HA) y Cid-50 (50 % HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 54

Figura 11. Distribución porcentual de la capacidad antioxidante en frutos de jitomate maduro con dos tratamientos de humedad. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100 % de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 56

Figura 12. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el rendimiento del cultivo de jitomate expresado en kg/planta. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=10). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$ 58

LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1. Tratamientos evaluados en dos genotipos de plantas de jitomate y con dos niveles de humedad aprovechable.....30
- Cuadro 2. Solución nutritiva en dónde la etapa 1 presenta un P.O. (-0.046 MPa) y en la segunda etapa un P.O. (-0.087 MPa) para el cultivo de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), dosis para 5 m³ de agua.....31
- Cuadro 3. Preparación de mezcla de reacción y enzimas para la determinación de azúcares específicos.....37

I. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, el agua ocupa tres cuartas partes, siendo el 97% de característica salada conformando a los mares y océanos y solo el 3% es agua dulce, del cual únicamente el 0.3% se localiza en lagos y ríos. En México, el 77% del agua se utiliza para la agricultura (Comisión Nacional del Agua, 2017, 2011).

El agua es un componente primordial en la planta, constituye aproximadamente del 80 al 90% del peso fresco en herbáceas y más del 50% en plantas leñosas (Audesirk y Audesirk, 1998). Por lo tanto, el déficit hídrico afecta directa o indirectamente a los procesos fisiológicos (Reynaldo et al., 2002). Los principales cambios en la morfología de las plantas de jitomate con éste tipo de afectación es el cambio en la turgencia celular, las hojas cambian de ángulo de inclinación disminuyendo la expansión foliar, así como el cierre estomático y una disminución en la transpiración (Velázquez-Márquez et al., 2015). A través de la evolución, las plantas han desarrollado procesos complejos para sobrevivir y recuperarse de condiciones desfavorables en su desarrollo. Para tolerar las condiciones de estrés, las plantas desarrollan múltiples mecanismos, incluyendo la acumulación de moléculas protectoras y proteínas (Artus et al., 1996; Maruyama et al., 2009), alteraciones en la composición lipídica de la membrana, y composición de metabolitos primarios y secundarios (Miura et al., 2012), así como los cambios en la expresión global de genes y proteínas (Lissarre et al., 2010). En respuesta al estrés abiótico, la células pueden sintetizar osmolitos especializados tales como la prolina, glicina betaína y trehalosa para reajustar el potencial osmótico celular (Langridge, 2006; Velázquez-Márquez et al., 2015) así como también los fructanos vacuolares se degradan para generar azúcares solubles como la glucosa, fructosa y sacarosa (Livingston et al., 2006).

Otras señales son la síntesis de ácido abscísico (ABA) y la modificación de la expresión genética, relacionada con la actividad enzimática (Lissarre et al., 2010), como es el caso de la Ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCo) que responde al balance entre CO₂ ganado versus el agua perdida, y aquellas condiciones que lleven a un balance desfavorable como lo es el aporte limitado del agua por el suelo, teniendo una restricción difusiva del agua y CO₂ con el cierre estomático parcial o total (Ziska y Bunce, 1997). También se manifiesta la prolina oxidasa (PROX), pirrolina-5-carboxilato sintetasa (P5CS) y pirrolina-5-carboxilato reductasa (P5CR), que participan en los procesos metabólicos de la síntesis de prolina (Ashraf y Foolad, 2007), proteínas LEA (proteínas de la embriogénesis tardía) con función protectora, y enzimas antioxidantes (Moreno, 2009).

Las enzimas con características antioxidantes como el superóxido dismutasa, glutatión peroxidasa, glutatión reductasa y la ascorbato peroxidasa, así como la presencia de antioxidantes no enzimáticos, como ácido ascórbico, Glutatión, carotenoides y α -tocoferol aumentan en condiciones de estrés abiótico (Chen et al., 2009).

S. lycopersicum contienen una gran variedad de antioxidantes como los carotenoides, vitamina E, ácido ascórbico, flavonoides y compuestos fenólicos (Borguini y Torres, 2009). Siendo el licopeno el carotenoide responsable del color rojo en los frutos maduros, el cual ha despertado gran interés por su importancia nutracéutica (Omoni y Aluko, 2005).

Diversos estudios han demostrado que el déficit de riego controlado (DRC) es ventajoso cuando se aplica adecuadamente, la aplicación de un déficit de agua en la planta puede disminuir el vigor vegetativo y posiblemente mejorar la distribución de carbohidratos a estructuras reproductivas (Tahi et al., 2007).

En la presente investigación se probó un esquema de diferentes niveles de humedad aprovechable en el sustrato y se analizaron algunas respuestas fisiológicas en plantas de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) y su relación con el metabolismo de osmolitos en los frutos.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Importancia del cultivo de jitomate en México y el mundo.

El tomate o jitomate es la hortaliza más cultivada en todo el mundo y una de las de mayor valor económico. Su demanda aumenta continuamente y con ella su cultivo, producción y comercio. Es cultivado en muchas zonas con amplia variabilidad de condiciones de clima y suelo, aunque se cultiva principalmente en climas secos, tanto para producción en estado fresco como para uso agroindustrial (Monardes, 2009).

Con base en cifras preliminares del SIAP (2015), la superficie sembrada en México ascendió a 101,328 ha, superficie superior a las extensiones territoriales de países completos, como Andorra (46,800 ha), Malta (31,600 ha), Mónaco (195 ha), Vaticano (44 ha) o San Marino (6,100 ha).

La producción en México para abastecer el consumo se ubicó en 2, 727,691 t, suficiente para repartir 25 kg a cada habitante del país. En los últimos años, por ventas al extranjero ingresaron al país más de mil millones de dólares en promedio anual (SIAP, 2013).

El cultivo del jitomate en México tiene una trascendencia social muy importante, puesto que una parte considerable de la población económicamente activa se encuentra relacionada directa o indirectamente con el cultivo. El cultivo del jitomate es una importante fuente de empleo para un considerable número de familias en México. Se

estima que para la producción de 75,000 ha de jitomate se emplean a 172 mil trabajadores de campo. El cultivo trae aparejado consigo mismo una fuerte fluctuación migratoria de personas originarias de estados como Oaxaca, Zacatecas, Guanajuato, Guerrero y Veracruz, principalmente; por ser éstos estados que aportan una proporción considerable de trabajadores agrícolas a las principales regiones de cultivo del jitomate (ASERCA, 1998).

En los últimos años, por ventas al extranjero ingresaron al país más de mil millones de dólares en promedio anual. Uno de cada tres tomates rojos se produce en Sinaloa, esta entidad en conjunto con otras cinco (Baja California, Michoacán, Jalisco, San Luis Potosí y Baja California Sur) aportan 65.7% del volumen de dicha variedad. En cuanto al rendimiento, destacan Querétaro, Jalisco, Estado de México y Baja California, todos por encima del promedio nacional (SIAP, 2015).

2.2 Cultivo de jitomate en condiciones de invernadero

La producción de *Solanum lycopersicum* L., en condiciones protegidas incrementa el rendimiento y calidad del fruto, así como en conjunto de un sistema hidropónico permite mantener un control sobre la iluminación, temperatura, requerimientos de nutrientes y la demanda hídrica, permite mantener un control sobre plagas, enfermedades y malezas. La superficie empleada para cultivos en invernadero en México asciende a 4, 900 ha y presenta una tasa de crecimiento anual de 25%; de esta superficie, 3, 450 ha se destinan a la producción de jitomate (Fonseca, 2006).

Van de Vooren et al. (1986) menciona que con el sistema de invernadero, se alcanzan rendimientos de hasta 400 t/ha por año. Sin embargo, se tiene el inconveniente de que el índice de área foliar (IAF) óptimo, entendido éste como la relación de área superficial

foliar con respecto al área superficial de suelo (Salisbury y Ross, 2000), se establece muy lentamente, por lo que en las primeras semanas después del trasplante, la energía luminosa incidente es subutilizada. Lo anterior repercute en una baja acumulación de materia seca, que sería mayor si toda la radiación fuera mejor interceptada por las hojas desde que se inicia el ciclo del cultivo (Charles-Edwards et al., 1986).

2.3 Descripción botánica y anatómica del jitomate.

El jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) es un esporofito de tipo herbáceo del reino Plantae, pertenece a la familia Solanaceae al igual que el chile, tabaco y la papa. Esta familia comprende 96 géneros en los que se distribuyen aproximadamente 2300 especies (Nuez et al., 1995).

El sistema radical por su origen es primario con raíces secundarias y por su forma es pivotante alcanzando una profundidad de hasta 2 m. Sin embargo, bajo ciertas condiciones de cultivo, se daña la raíz pivotante y la planta desarrolla un sistema radical fasciculado, en que dominan raíces adventicias concentrándose en los primeros 30 cm del perfil (Esquinas-Alcázar y Nuez, 1995).

Los tallos son ligeramente angulosos, semi-leñosos y con tricomas en las etapas reproductivas. El grosor oscila de 2 a 4 cm en su base, sobre el que se van desarrollando las hojas, tallos secundarios e inflorescencias. En la parte distal se encuentra el meristemo apical, donde se inician los nuevos primordios foliares y florales (Esquinas-Alcázar y Nuez, 1995).

Las hojas son compuestas, con folíolos peciolados, lobulados y con borde dentado, recubiertas de pelos glandulares. Las hojas se disponen de forma alternada sobre el tallo

y en condiciones desfavorables pueden presentar movimientos a estímulos no direccionales pero si de crecimiento como epinastia (Nuez et al., 1995).

La flor consta de 5 o más sépalos, de igual número de pétalos de color amarillo dispuestos de forma helicoidal y de igual número de estambres que se alternan con los pétalos. Los estambres están soldados por las anteras y forman un cono estaminal que envuelve al gineceo y evitan la polinización cruzada. El ovario es bi o plurilocular. Las flores se agrupan en inflorescencias denominadas comúnmente como “racimos”, La primera flor se forma en la yema apical y las demás se disponen lateralmente por debajo de la primera, alrededor del eje principal. Las inflorescencias se desarrollan cada 2-3 hojas en las axilas. Los frutos pueden alcanzar un peso que oscila entre unos pocos miligramos y 600 g y están constituidos por el pericarpio, placenta y semillas. La semilla tiene forma lenticular, con unas dimensiones de aproximadamente 5x4x2 mm, es de tipo albuminosa es decir, constituida por el embrión, endospermo y cubierta seminal (Nuez et al., 1995).

2.4 Temperatura óptima y humedad relativa (HR) para la producción de jitomate

Se recomienda mantener temperaturas menores a 30 °C durante el día y mayores que 15 °C durante la noche. Si la temperatura es mayor que 30 °C, las plantas gradualmente disminuyen la producción por problemas en la polinización. Si la temperatura durante la noche disminuye por debajo de 15 °C, el rendimiento disminuye gradualmente en función del descenso y horas de baja temperatura. Las plantas presentan daños irreversibles con temperaturas que oscilen alrededor de los 5 °C por más de dos horas (Bautista et al., 2008).

La humedad relativa oscila entre un 60 y 80%. La luminosidad y sus niveles de radiación diaria son de alrededor de 0.85 MJ m^{-2} , son los requerimientos mínimos necesarios para desarrollar las fenofases reproductivas (Bautista et al., 2008).

2.5 Estrés abiótico

Las plantas están sometidas frecuentemente a situaciones ambientales desfavorables para su desarrollo y funcionamiento óptimo (Fig. 1). Este conjunto de situaciones desfavorables se conoce con el nombre de estrés ambiental. Hay diferentes tipos de estrés abiótico: estrés hídrico, estrés salino, estrés por temperatura, estrés por inundación o encharcamiento, estrés por exceso de luz, estrés por metales pesados, estrés por contaminantes gaseosos, estrés por herbicidas y estrés biológico (Tadeo y Tudela, 1993).

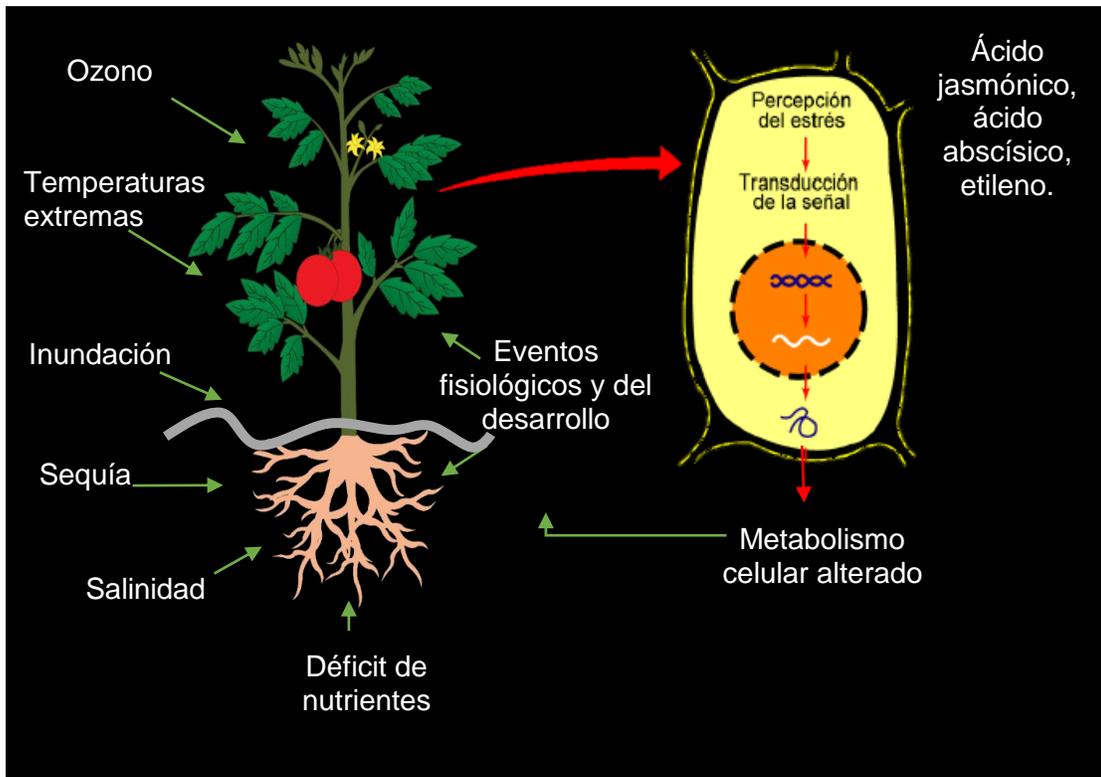


Figura 1. Esquema de los diferentes tipos de estrés abiótico que pueden alterar el metabolismo celular impactando en los eventos fisiológicos y en el desarrollo en plantas y frutos. Imagen modificada de (Pereyra, 2015).

El estrés salino afecta negativamente la germinación de las semillas de *S. lycopersicum* de plantas cultivadas. Estos efectos inciden en el porcentaje de germinación y el tiempo en que este proceso se lleva a cabo (Goykovic y Saavedra, 2007). De acuerdo con la investigación de Cuartero et al. (2006) En la evaluación de la heredabilidad de diferentes caracteres en plantas de *Solanum lycopersicum* × *S. pimpinellifolium* expuestas a condiciones salinas, encontraron que el género *Solanum*, hay especies con un grado de tolerancia a salinidad mayor que en otras, incluyendo a *S. lycopersicum*, hecho que demuestra que no sólo al interior de las especies silvestres es posible detectar germoplasma con mayor tolerancia a salinidad.

2.5.1 Estrés hídrico

Con respecto al material vegetal afectado, el estrés hídrico es el factor abiótico más importante que pueden presentar las plantas, especialmente en los cultivos de interés agrícola, como el cultivo de jitomate (Hsiao y Xu, 2000).

En este cultivo, el déficit hídrico provoca una disminución en los niveles de nitrato foliar consecuente a la disminución en la absorción, ya que los nutrientes se mueven a la superficie por difusión o flujo de masas (Reynaldo et al., 2002). La cantidad de nutrientes que llega a la raíz por difusión, está relacionada por la velocidad del flujo de agua a través del suelo hacia la planta, el cual depende a su vez de la velocidad de transpiración y de los niveles de nutrientes en la solución del suelo, y en consecuencia cuando un suelo se seca, la resistencia del agua incrementa (Reynaldo et al., 2002).

El estrés hídrico ejerce una gran presión selectiva desde la aparición de las primeras plantas terrestres, por lo que el número de adaptaciones es muy elevado. Estas adaptaciones pueden agruparse en: mecanismos que evitan el estrés hídrico; son

adaptaciones en las plantas que permiten completar su ciclo vital o, al menos, su ciclo reproductivo antes del comienzo de la estación seca. Estas adaptaciones son características de ciertas plantas del desierto o de zonas con una estación seca y otra húmeda muy bien definidas (Kramer, 1980). Dentro de este grupo de adaptaciones se pueden distinguir las siguientes adecuaciones:

Adecuaciones que retardan la deshidratación (El efecto del estrés hídrico): son aquellas modificaciones morfológicas, fisiológicas o bioquímicas (especialmente en la fotosíntesis) que reducen la transpiración o favorecen la captación de agua. Ciertos autores la definen como la capacidad de mantener alto el potencial hídrico de los tejidos durante períodos de sequía (Skriver y Mundy, 1990).

Estas adecuaciones pueden permitir tolerar la deshidratación, adecuaciones que se producen a nivel celular y molecular, y pueden definirse como modificaciones que permiten resistir el estrés hídrico cuando el potencial hídrico de los tejidos es bajo (Tadeo y Tudela, 1993).

2.6 Relaciones hídricas

Todos los seres vivos, incluyendo las plantas, requieren continuamente energía libre para mantener y reparar sus estructuras celulares, así como para reproducirse y crecer (Taiz y Zeiger, 2010), esta energía es generalmente adquirida de la fotólisis del agua.

En los cultivos de interés agrícola en días calurosos y con alta irradiación, las plantas presentan momentáneamente déficit hídrico sobre el medio día (Fig. 2), debido a que temporalmente la pérdida de agua sobrepasa a la absorción (Díaz et al., 1999). A medida que el suelo se seca su potencial hídrico (ψ_a) disminuye. De esta forma, para que pueda

mantener el gradiente suficiente que permita la absorción de agua es necesario que reduzca su potencial osmótico (Ψ_o), la disminución del potencial osmótico mediante acumulación de solutos puede conducir a un ajuste osmótico, o por reducción del potencial de presión, consecuencia de la deshidratación. De estos dos procesos el más importante es la disminución del potencial osmótico por estimulación de iones inorgánicos y de solutos orgánicos (Morgan, 1984).

Ingram y Bartels, (1996) mencionan que en semillas de *Arabidopsis thaliana*, algodón, cebada, maíz y arroz se han identificado proteínas designadas LEA (Late Embryogenesis Abundant) estas proteínas podrían proteger a macromoléculas de la desnaturalización (Baker et al., 1988; Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014) o evitarían la cristalización de componentes celulares cuando la célula se deshidrata (Ingram y Bartels, 1996).

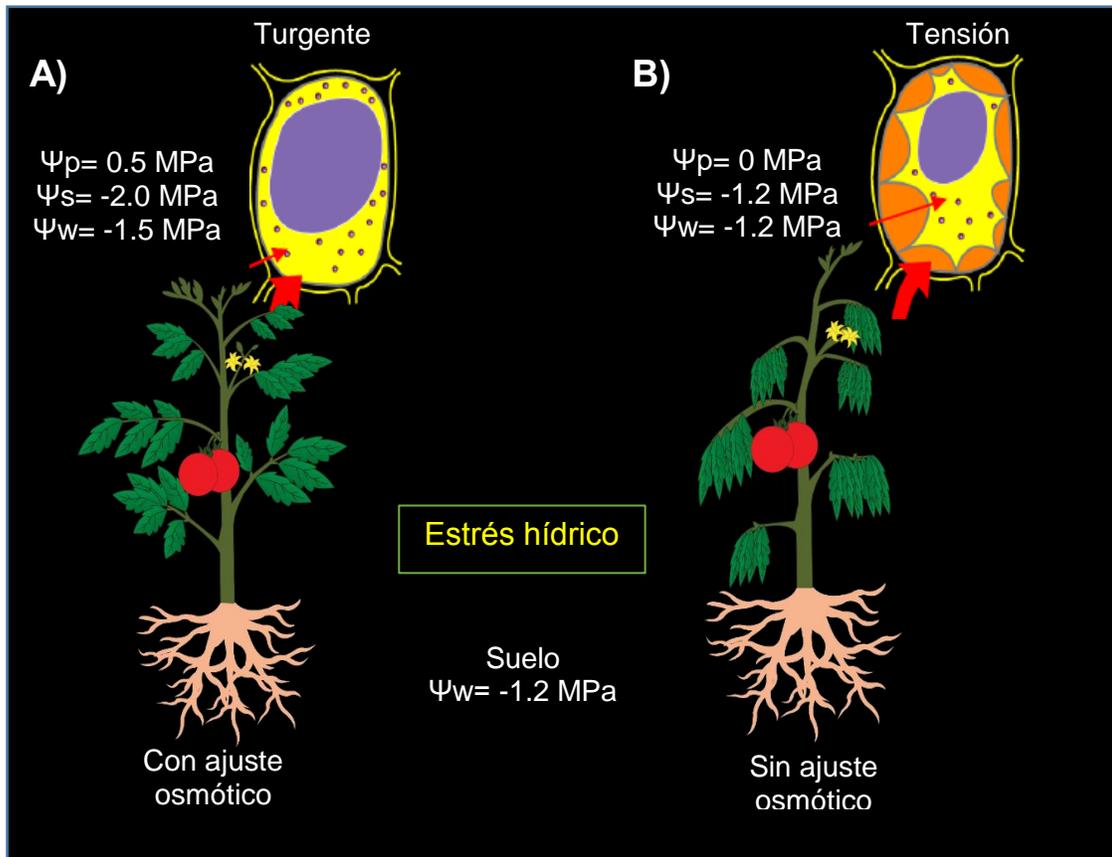


Figura 2. Esquema de dos escenarios frente a un ambiente de estrés hídrico, A) plantas con ajuste osmótico y B) plantas sin ajuste osmótico. Imagen modificada de (Pereyra, 2015).

En el caso de las plantas de *S. lycopersicum* el crecimiento de las raíces es afectado en forma adversa por la presencia de sales en el medio de cultivo, las que reducen el potencial hídrico del agua del suelo y también generan un desequilibrio iónico que produce toxicidades y desbalances nutricionales (Goykovic y Saavedra, 2007). La intensidad de la respuesta de las plantas depende de la concentración de sales a que se exponen, de la especie o cultivar que se trate, de la etapa fenológica y del tiempo de exposición al estrés. Este menor crecimiento se traduce en una disminución del crecimiento longitudinal de las raíces y, por tanto, también de una reducción del volumen de suelo que las raíces pueden explorar para absorber agua y nutrientes. Para la absorción de agua las plantas de tomates acumulan solutos compatibles, los cuales no

serían iguales para todos los cultivares como el caso del cv. Radja, en el cual la sacarosa disminuyó su concentración al exponerse las plantas a 140 mM NaCl (Goykovic y Saavedra, 2007).

2.6.1 Potencial hídrico, osmótico y de presión.

El concepto de potencial hídrico (Ψ_a) tiene dos usos principales, el primero: el potencial de agua determina la dirección o flujo del transporte a través de las membranas celulares. Segundo: el potencial de agua se utiliza como medida del estado energético que tiene el agua en la planta (Taiz y Zeiger, 2010).

Asimismo, los componentes principales del potencial hídrico, el osmótico y de presión, se ven afectados en condiciones de sequía, salinidad, inundación, entre otros tipos de estrés abióticos (Lamz-Piedra y González-Cepero, 2013). Por lo tanto, conocer la dinámica del potencial hídrico es una variable clave en ambientes con estrés abióticos, ya que determina el movimiento del agua y la disponibilidad en el sistema suelo-planta (Kirkham, 2004).

La presencia en exceso de solutos en la solución del suelo puede producir una disminución del potencial osmótico y, consecuentemente, el potencial de presión se ve modificado. Por tanto, el balance hídrico de la planta en general se encuentra afectado, ya que para mantener un gradiente entre el suelo y las hojas, que permita continuar con la absorción de agua, se debe generar un potencial hídrico mucho menor que el de la solución del suelo. Este efecto que generan los solutos disueltos en agua es similar a una falta de agua en el suelo (Cristo et al., 2001).

Los procesos metabólicos que se ven afectados por estrés hídrico incluyen una disminución de la fotosíntesis, la producción de especies reactivas de oxígeno y la producción de inhibidores como el ácido abscísico (Bartels y Sunkar, 2005). En consecuencia, el estrés osmótico provocado por el bajo potencial hídrico del suelo, reduce los rendimientos de una amplia variedad de cultivos en el mundo, como es el caso del jitomate (Zhu, 2003).

Unos de los principales problemas relacionados con los aspectos de producción y prácticas agronómicas que enfrentan los productores en las principales regiones productoras, es la escasa o casi nula información sobre los cultivares, híbridos o variedades que deben sembrarse para obtener rendimientos altos y de calidad de esta especie, incluyendo al mismo tiempo la interacción de los factores bióticos y abióticos (Espinoza et al., 2014).

2.7 Osmoregulación

La osmoregulación o ajuste osmótico, que llevan a cabo las plantas al crecer, en condiciones de salinidad, confiere a estas la capacidad de tolerar condiciones de escasez de agua y salinidad elevada, con la expresión de mecanismos adaptativos, que consisten en disminuir su potencial osmótico interno para compensar el potencial osmótico externo y, de esta manera, mantienen la actividad enzimática, evitan la disminución de la fotosíntesis, la distribución de los fotoasimilados y las consecuentes pérdidas en el rendimiento (Lamz-Piedra and González-Cepero, 2013).

Las plantas han desarrollado este mecanismo de ajuste osmótico que les permite mantener la absorción de agua y la presión de turgencia bajo condiciones de estrés. El ajuste osmótico está basado en la acumulación activa de solutos, utilizando iones como

Na⁺ y K⁺ y sintetizando solutos orgánicos compatibles, como por ejemplo: prolina, glicina-betaína, betaína, polioles y azúcares solubles (Zhu, 2002). Sin embargo, la acumulación de iones no tiene gran importancia en la tolerancia por ajuste osmótico en algunos cultivos como es el caso del arroz, debido a que la tolerancia se asocia con la exclusión de Na⁺ y a una mayor capacidad de absorción de K⁺ (Kumar et al., 2009).

2.8 Parámetros Fotosintéticos

El agua mantiene la turgencia celular, la cual permite el crecimiento expansivo de la célula (Acevedo et al., 1976); además, actúa como sistema transportador y solvente, favoreciendo los procesos fisiológicos. Por lo tanto, la ausencia parcial o total de esta puede afectar mecanismos como la fotosíntesis, conductancia estomática y la transpiración (López-Ordaz et al., 2008; Tahi et al., 2007).

La disminución de la humedad en el aire y del suelo, pueden afectar a la hoja al producir un cambio estomático y de transpiración, un efecto en la conductancia estomática y un efecto en el aparato fotosintético (Schultze, 1986).

2.8.1 Fotosíntesis en *Solanum lycopersicum* L.

La fotosíntesis es el único proceso de la naturaleza capaz de captar la energía de la luz solar (Fig. 3), para transformarla y almacenarla como energía química dentro de las moléculas sintetizadas. Es un proceso de óxido-reducción que consiste esencialmente en la producción de glucosa a partir del dióxido de carbono y agua con desprendimiento de oxígeno y se lleva a cabo en los cloroplastos (Fuentes-Yangué, 2001).

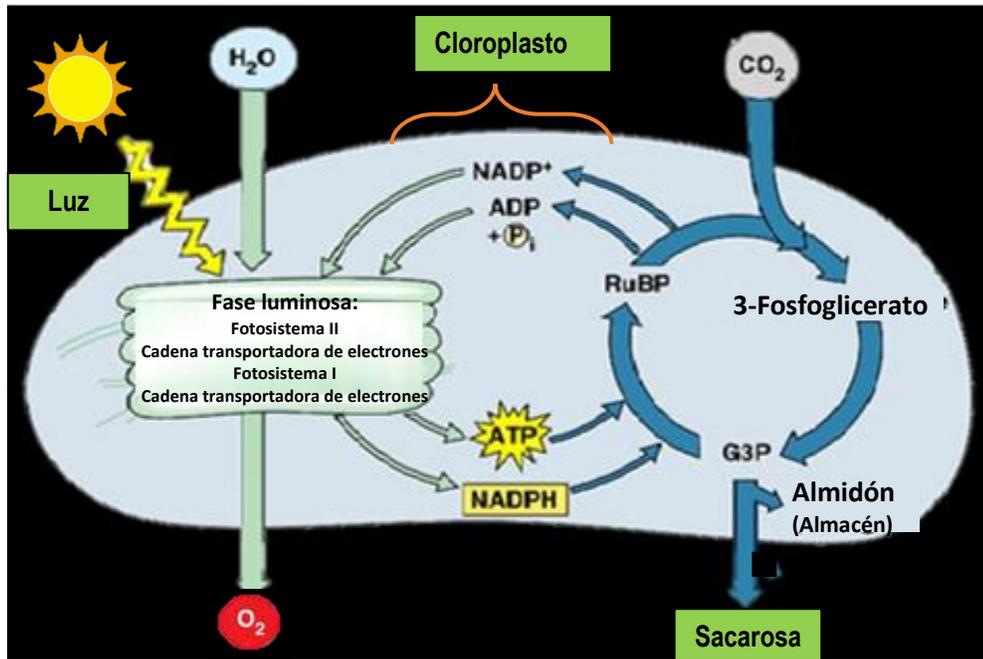


Figura 3. Esquema de la fotosíntesis llevada a cabo en un cloroplasto. Imagen modificada de (Sánchez, 2010).

Estos se encuentran presentes principalmente en las células del mesófilo de las hojas y en tejidos verdes de tallos herbáceos como en el caso del tallo de la planta de jitomate y de otras hortalizas, está delimitado por dos membranas, cada una constituida por una doble capa de lípidos (Salisbury y Ross, 2000). Todos los pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides) están contenidos en los tilacoides, sitio para las reacciones lumínicas de la fotosíntesis. Las reacciones del carbono ocurren en el estroma del cloroplasto. Las clorofilas realizan la parte medular de los eventos principales de la fotosíntesis (Nobel, 1991) y los carotenoides o pigmentos accesorios comprenden al grupo de los carotenos y las xantofilas, son polímeros del isopreno, los carotenoides más abundantes en las plantas superiores son el β -caroteno y el licopeno encontrado en pericarpio del fruto de *Solanum lycopersicum*, *Daucus carota*, *Citrullus lanatus*, *Capsicum annuum*, *Carica papaya* y en alimentos que no son de color rojo-naranja como *Vicia faba* y *Petroselinum crispum* (Conde, 2014).

Asimismo, uno de los factores que regulan la fotosíntesis es la disponibilidad de agua, solamente una pequeña cantidad del agua absorbida se incorpora a los tejidos de la planta, mientras que el resto se pierde en forma de vapor a través de los estomas mediante un proceso llamado transpiración. Cuando la disponibilidad de agua es escasa disminuye la apertura de los estomas y, por lo tanto, se hace más difícil la entrada en la planta del dióxido de carbono (Fuentes-Yangué, 2001).

En condiciones normales las hojas son los principales órganos en los que se desarrolla la fotosíntesis en presencia de la clorofila, en el ambiente hay una concentración de CO₂ de aproximadamente 380 ppm (Camilloni, 2008) pero esta concentración dentro de un invernadero disminuye debido al consumo y limitaciones en la ventilación en un cultivo de jitomate, la tasa de asimilación de CO₂ pudiera ser afectada bajo un estrés hídrico por lo que se reflejaría en la eficiencia en las plantas de jitomate en su producción de materia seca (Bautista et al., 2008).

Asimismo, se menciona que el trabajo realizado por Moghaieb et al. (2001) en el que evaluaron tres cultivares comerciales de *S. lycopersicum* (UC-97, Momotaro y Edkawi), sometidas a un aumento gradual en la concentración de NaCl, encontraron que con respecto a la tasa de fotosíntesis aparente (Po) había una disminución por el estrés salino aplicado y esta disminución fue más notable en UC-97 y menos en Edkawi. El cultivar Edkawi mostró una concentración mucho más alta de iones sodio y prolina en comparación con los otros cultivares, lo que puede resultar en el mantenimiento de un potencial de presión (Ψ_p) superior.

2.8.2 Transpiración y cierre estomático en plantas de *Solanum lycopersicum* L.

Aunque en principio podría pensarse que el cierre estomático es una adaptación de las plantas al déficit hídrico, en realidad se trata de una respuesta general causado por el estrés ambiental. El cierre estomático a bajos potenciales de agua, se atribuye a la pérdida de turgencia de las células oclusivas, a los cambios en la actividad del cloroplasto y a la acumulación de ácido abscísico en las hojas, el cual a su vez disminuye la acumulación de K^+ en las células oclusivas (Boyer y Bowen, 1970). En las plantas superiores como el jitomate, el cierre estomático reduce la transpiración y, por lo tanto, la pérdida de agua, aunque también puede tener efectos negativos sobre la fotosíntesis. En general el estrés provoca un descenso en la tasa fotosintética, lo que en principio se atribuyó al cierre estomático inducido por el ABA (Tadeo y Tudela, 1993). Se resalta que durante situaciones de estrés, se producen alteraciones en los niveles hormonales, principalmente aumentos en el contenido en ácido abscísico (ABA) y etileno aunado a un descenso en el contenido en citoquininas (Chapin, 1991).

Cuando se aplican tratamientos como secado parcial de la raíz (SPR), se puede observar un comportamiento interesante en variables fisiológicas, ya que se podría estar activando el sistema de señales químicas en la raíz y como consecuencia mantener el estado hídrico de la planta, con ello mantener el buen funcionamiento celular (Tahi et al., 2007). Se ha observado que con este tipo de tratamientos la conductancia estomática no se ve afectada y que el cierre parcial de los estomas puede considerarse como el responsable de mantener el balance hídrico similar al de los tratamientos con humedad óptima y beneficiar las relaciones hídricas de las plantas, además de incrementar la tasa de fijación de bióxido de carbono en un 13% (López-Ordaz et al., 2008).

2.9 Estrés Oxidativo en plantas.

Cada año el estrés ambiental causa considerables pérdidas en la calidad y productividad de los cultivos. Se ha demostrado que el estrés oxidativo en plantas se puede presentar por ser expuestas a altas y bajas temperaturas, particularmente en combinación con altas intensidades de luz, sequía, exposición a contaminantes atmosféricos como ozono o dióxido de azufre (Mock et al., 1998).

Una respuesta molecular de las plantas al estrés, y quizá una de las más importantes, es la modificación de la expresión de genes como los OsAGO7 en *Oryza sativa* y ACL1 en *Zea mays* que son los responsables del enrollamiento foliar bajo condiciones de estrés hídrico (Li et al., 2010; Liu et al., 2016). Durante el déficit hídrico, diferentes tipos celulares responden incrementando o disminuyendo la expresión de algunos genes como lo mencionados previamente. Igualmente, se ha visto que muchos genes que no se expresan en condiciones de irrigación óptima pueden empezar a hacerlo bajo déficit hídrico (Dure et al., 1989).

Un grupo grande de genes que se inducen por estrés hídrico corresponde a los genes que codifican para las proteínas con característica protectora como las hidrofilinas, LEA (Late Embryogenesis Abundant), Dehidrinas, HSPs (Heat-Shock Proteins) y acuaporinas (Baker et al., 1988; Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014). La expresión de estos genes en condiciones de estrés ha sido asociada a la protección de la integridad celular y al mantenimiento de la homeostasis iónica. Las LEA pertenecen a un grupo de proteínas que se acumulan en altos niveles durante la etapa madura de la embriogénesis, justo antes del inicio de la desecación de la semilla (Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014). Algunas de ellas también se acumulan en tejidos vegetativos en respuesta al estrés

osmótico generado por diversos agentes ambientales como la deshidratación, salinidad, frío y congelamiento (Galau et al., 1986).

Del mismo modo, las plantas han desarrollado una protección antioxidante no enzimática como: ácido ascórbico (AA) A-tocoferol y pigmentos flavonoides, antocianinas y carotenoides en el que se encuentra el licopeno en el caso de jitomate, se producen en altas concentraciones en las plantas (Inzé y Van-Montagu, 1995; Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014). Y enzimática como: superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), peroxidasa (POD), glutatión reductasa (GR) y monodehidroascorbato reductasa (MDAR) (Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014), mecanismos que eficientemente contrarrestan a las especies reactivas de oxígeno. (Miura et al., 2012; Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014; Velioglu et al., 1998).

2.10 Compuestos antioxidantes

Los antioxidantes son compuestos que pueden inhibir o retardar la oxidación de otras moléculas inhibiendo la iniciación y propagación de las reacciones en cadena de los radicales libres como el oxígeno singlete el hidroxilo (Bors et al., 1990; Velioglu et al., 1998). Los antioxidantes naturales pueden ser: compuestos fenólicos (tocoferoles, flavonoides y ácidos fenólicos), compuestos nitrogenados (alcaloides, derivados de la clorofila, aminoácidos y aminas) o carotenoides, entre estos se encuentran el ácido ascórbico y el licopeno (Velioglu et al., 1998).

Los datos epidemiológicos indican un beneficio al elegir una dieta rica en antioxidantes, éstos pueden desempeñar un papel importante en la prevención de las enfermedades como son las cardiovasculares, cáncer, diabetes, Alzheimer y algunos trastornos

inmunitarios y el envejecimiento, todas estas enfermedades asociadas al estrés oxidativo (Willcox et al., 2004).

Los estudios celulares y moleculares han demostrado que el licopeno es uno de los más potentes antioxidantes y se ha propuesto para prevenir la aterogénesis mediante la protección de biomoléculas como el ADN, proteínas, lípidos y lipoproteínas de baja densidad (Pool-Zobel et al., 1997). El licopeno, debido a su alto número de dobles enlaces conjugados, exhibe mayor capacidad de bloqueo del oxígeno singlete de β -caroteno o α -tocoferol (Di Mascio et al., 1989).

Los seres humanos no sintetizan carotenoides, por lo tanto dependen de alimentos que los contienen. Los frutos de *Solanum lycopersicum* son la principal fuente de licopeno. Otra fuente es la sandía, pomelo rosa, albaricoques, guayaba rosa y papaya (Willis y Wians, 2003). El licopeno es el carotenoide más abundante en tomates maduros, aproximadamente en un 80-90% de los pigmentos que presenta. La cantidad de licopeno en tomates frescos depende de la variedad, madurez y condiciones ambientales en las que madura el fruto (Shi y Maguer, 2000).

Los carotenoides, β -caroteno, licopeno, zeaxantina, luteína y cantaxantina, pueden extinguir oxígenos en estado singlete, que son producidos principalmente por los estreses a los que las plantas están expuestas. Los pigmentos carotenoides podrían prevenir la alteración de sistemas fotobiológicos (Yanishlieva-Maslarova, 2001). La desactivación del oxígeno en estado singlete por los carotenoides supone la transferencia de energía desde el oxígeno a los carotenoides, que resulta en la formación de un oxígeno en estado fundamental y un carotenoide triplete excitado (Yanishlieva-Maslarova, 2001). Además, se ha postulado que los carotenos son capaces de captar radicales peroxilo a través de

la adición de este radical a sistemas conjugados, de tal manera que el radical se estabiliza por resonancia. Cuando la concentración de oxígeno es baja se adiciona un segundo radical peroxilo para producir un producto final no radical (Yanishlieva-Maslarova, 2001).

2.10.1 Flavonoides

Son compuestos de bajo peso molecular que comparten un esqueleto común de difenilpiranos (C6-C3-C6) (Kühnau, 1976).

La actividad de los flavonoides como antioxidantes depende de las propiedades redox de sus grupos hidroxifenólicos y de la relación estructural entre las diferentes partes de la estructura química (Bors et al., 1990).

Esta estructura básica permite una multitud de patrones de sustitución y variaciones en el anillo C. En función de sus características estructurales se pueden clasificar en: 1. Flavanos, como la catequina, con un grupo -OH en posición 3 del anillo C. 2. Flavonoles, representados por la quercitina, que posee un grupo carbonilo en posición 4 y un grupo -OH en posición 3 del anillo C. 3. Flavonas, como la diosmetina, que poseen un grupo carbonilo en posición 4 del anillo C y carecen del grupo hidroxilo en posición C3. 4. Antocianidinas, que tienen unido el grupo -OH en posición 3 pero además poseen un doble enlace entre los carbonos 3 y 4 del anillo C (Fig. 4).

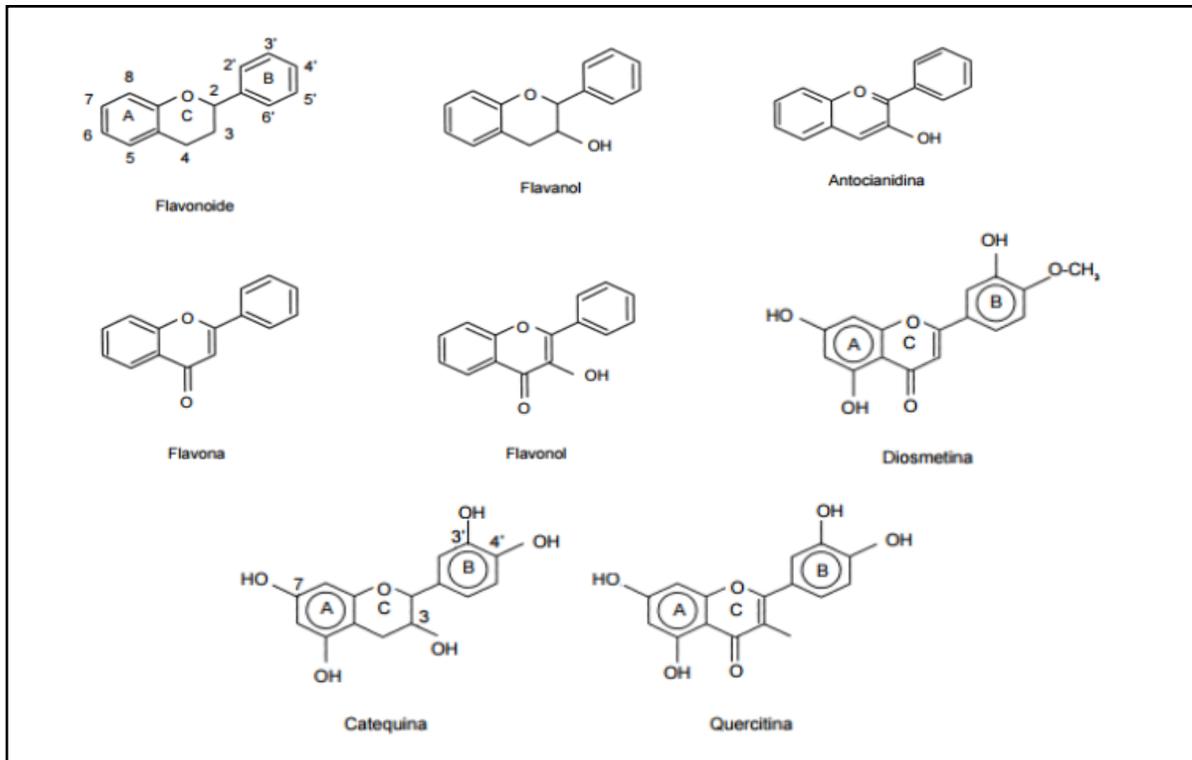


Figura 4. Estructuras químicas de flavonoides (Tenorio López et al., 2006).

Los flavonoides se encuentran en frutas, verduras, semillas y flores, así como en cerveza, vino, té verde, té negro y soja. Los flavonoides se encuentran también en extractos de plantas como arándano, ginkgo biloba, cardo, mariano o crataegus. Y en el género *Solanum* se han reportado concentraciones de flavonoides en la especie *betaceum* (tomate de árbol) (Jáuregui et al., 2009). Asimismo, estos compuestos desempeñan un papel importante en la biología vegetal; así, responden a la luz y controlan los niveles de las auxinas reguladoras del crecimiento y diferenciación de las plantas (Formica y Regelson, 1995).

A nivel nutracéutico, el flavedo seco de *Citrus reticulata*, tiene uso tradicional para tratar y aliviar los síntomas de trastornos digestivos asociados con inflamación aguda o crónica. El flavedo de naranja contiene numerosos flavonoides, incluyendo flavonas polimetoxilatados, flavonas C-glicosiladas, flavanonas O-glicosiladas, flavonoles y

muchos otros ácidos fenólicos diferentes, junto con otros derivados relacionados (Anagnostopoulou et al., 2005). Los flavonoides de los cítricos tienen diversas propiedades nutraceuticas, en los que se incluyen los antioxidantes, anti-inflamatorios, anti-cancerígenas, y actividades contra la aterosclerosis (Chen et al., 2017; Hu et al., 2003).

2.10.2 Fenoles

Los flavonoides, junto con los ácidos fenólicos y sus ésteres, genéricamente denominados “compuestos fenólicos”, son actualmente considerados los principales componentes bioactivos del propóleo. Estos absorben radiación en la región UV del espectro electromagnético protegiendo de la radiación solar a los tejidos vegetales más sensibles (Bedascarrasbure et al., 2004).

Se compone por un anillo aromático unido por lo menos a un grupo oxhidrilo. La estructura más sencilla es la del ácido benzoico, pero con otros sustituyentes en el anillo se forman ácidos fenólicos como el cafeico, ferúlico, cumárico y cinámico, comunes en los vegetales y en el propóleo. Dicha composición les proporciona propiedades bactericidas, fungicidas y antivirales. Además, en algunos ésteres de ácidos fenólicos se les atribuye propiedades antitumorales. Otras fuentes naturales de estos compuestos son el té, ciertas verduras: cebolla, brócoli, apio, repollo, zanahoria, y frutas como: manzana, naranjas e higos (Bedascarrasbure et al., 2004).

En *Solanum betaceum* (tomate de árbol) se encuentra en concentraciones de aproximadamente 130 ± 0.8 mg de equivalente ácido gálico/100 g, sin embargo uno de los frutos que mayor contenido de compuestos fenólicos presenta es la papaya de monte con más de 167 mg (Repo de Carrasco y Encina Zelada, 2008).

2.10.3 Carotenoides

Este grupo de compuestos comprende a los carotenos y las xantofilas, son polímeros del isopreno. Los carotenos más abundantes en las plantas superiores son el β -caroteno y el licopeno. Su función es la de absorber la energía de la luz y transmitirlas a las clorofilas y tienen además una función accesoria (protectora) ya que absorben excesos de energía que podrían dar lugar a la formación de compuestos nocivos (Salisbury y Ross, 2000).

Los estudios epidemiológicos sugieren que el consumo de jitomate y productos a base de tomate, reduce el riesgo de enfermedades crónicas como la enfermedad cardiovascular y el cáncer (Giovannucci, 1999). Esta acción de protección se atribuye a los componentes antioxidantes como los carotenoides, ejemplos el licopeno y β -caroteno, ácido ascórbico, flavonoides y tocoferoles, y las interacciones sinérgicas entre ellos (Martínez-Valverde et al., 2003).

El licopeno es un carotenoide presente en los tomates completamente rojos, representando un 80% de los carotenoides totales en tomate y es responsable de su color característico (Martínez-Valverde et al., 2003; Ramírez et al., 2010). Los tomates rojos también contienen cantidades moderadas de α - y β -caroteno y luteína. La actividad antioxidante de licopeno y otros carotenoides están relacionadas con su capacidad para saturar el estado excitado del oxígeno (Stajčić et al., 2015).

2.10.4 Actividad antioxidante

La actividad antioxidante y su relación con la propiedad curativa de una gran cantidad de plantas medicinales han sido reportadas en diversas investigaciones (Ilahy et al., 2011; Repo de Carrasco y Encina Zelada, 2008). Existen muchos métodos para medir la

capacidad antioxidante de una especie o sustancia, un método muy usado se basa en la estabilidad del radical 1,1-difenil-2-picrilhidrazil (DPPH) la cual se atribuye a la deslocalización del electrón desapareado, esta deslocalización también le otorga una coloración violeta caracterizada por una banda de absorción, en solución etanólica, centrada alrededor de 520 nm. Cuando una disolución de DPPH entra en contacto con una sustancia que puede donar un átomo de hidrógeno o con otra especie radical se produce la forma reducida DPPH-H ó DPPH-R con la consecuente pérdida del color y por lo tanto la pérdida de la absorbancia (Molyneux, 2004).

Los flavonoides, fenoles y carotenoides presentan actividad antioxidante ya que son excelentes donadores de electrones o hidrógenos con una formación de radicales intermedios relativamente estables (Agostini et al., 2004).

2.10.5 Carbohidratos (glucosa, fructosa y sacarosa)

Los carbohidratos constituyen más del 90% de la materia seca de los vegetales, siendo por ello los nutrientes más abundantes sobre la superficie terrestre aproximadamente el 75% de la materia orgánica total (Belitz y Grosch, 1997).

Los carbohidratos desempeñan una amplia variedad de funciones en los organismos vivos: 1) aporte energético 2) ahorro de proteínas debido a que si la ingesta de carbohidratos es insuficiente, nuestro organismo utiliza las proteínas para obtener energía, relegando así su función plástica; 3) regulación del metabolismo de las grasas y 4) estructural (Belitz y Grosch, 1997).

La concentración de azúcares presentes en frutos de jitomate van del 25% de fructosa y 22% de glucosa, estos dos monosacáridos son los más abundantes en el fruto (Davis y

Hobson, 1981). Muchos genotipos silvestres de jitomate producen frutos con un contenido de azúcares superiores al de las variedades cultivadas (Martínez-Barajas, 2003; Young et al., 1993).

Estudios sobre los cambios que ocurren en el contenido de azúcar durante el desarrollo del fruto del jitomate han demostrado que el contenido de azúcar aumenta progresivamente a lo largo de la maduración, con acumulación acelerada asociada a la primera aparición de los carotenoides en el exocarpio del fruto (Winsor et al., 1962).

III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1 Hipótesis

La disminución controlada del agua de riego en el cultivo de jitomate, provoca alteraciones diferenciales en las respuestas fisiológicas de las plantas, así como en la concentración de antioxidantes y solutos en frutos maduros, impactando positivamente en la calidad del fruto y en el rendimiento.

3.2 Objetivos

3.2.1 Objetivo general

Analizar el efecto de dos niveles de humedad aprovechable en las respuestas fisiológicas y bioquímicas de plantas y frutos de jitomate en un sistema de cultivo hidropónico.

3.2.2 Objetivos específicos

1. Analizar las relaciones hídricas (potencial hídrico, osmótico y de presión) en tres etapas fenológicas (primera floración, formación del fruto y cosecha) de plantas de jitomate como respuesta a dos niveles de humedad aprovechable.
2. Evaluar los efectos de dos niveles de humedad aprovechable en la tasa de asimilación de CO₂, transpiración y conductancia estomática.
3. Evaluar los cambios provocados por dos niveles de humedad aprovechable en la acumulación de prolina en hojas y azúcares entre otros osmolitos en pericarpio de frutos de jitomate maduro.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Localización

El experimento se realizó en dos etapas, 1) *Etapa de invernadero*: se llevó a cabo en un invernadero de triple túnel, con estructuras de metal cubiertas de plástico de polietileno de alta densidad con malla anti-insectos en las paredes laterales. 2) *Etapa de laboratorio*: se llevó a cabo en el laboratorio de Bioquímica del Postgrado en Botánica. Ambos sitios están ubicadas dentro de las instalaciones del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, Estado de México. A 2220 msnm, entre las coordenadas 19.30° N, 98.53° O.

4.2 Material Vegetal

Se utilizaron semillas de jitomate tipo “saladette” del híbrido comercial El Cid F1 (USA) y semillas de una colecta de Malinalco, Estado de México. Identificada como: CP-430.

En el presente estudio estos materiales se identificaron como Mali-100 y Mali-50 para el material CP-430, Cid-100 y Cid-50 para el híbrido cv. El Cid F1, cuyas características se describen en el apartado 4.6.

4.2.1 Descripción del material vegetal

- A) El Cid F1 es un híbrido que se distingue por su amplia adecuación biológica, planta de extraordinario vigor y de crecimiento indeterminado, con frutos tipo “saladette”, de epicarpio grueso y muy firmes, de prolongada vida de anaquel. Esta semilla se obtuvo de la empresa Harris Moran Seed Company, USA.

- B) CP-430 se colectó en la localidad San Martín, Malinalco. Edo. De México el 17 de noviembre de 2010, presenta un crecimiento indeterminado y generalmente se cultiva bajo invernadero, los frutos son de tipo pera, calabaza, bola y arriñonado. Estas semillas pertenecen a la colección del Dr. Porfirio Ramírez Vallejo† del Posgrado en Recursos Genéticos y Productividad - Fisiología Vegetal del Colegio de Posgraduados.

4.3 Germinación de semillas

Se utilizó una charola de poliestireno expandido con capacidad de 200 pozos, estas cavidades se llenaron con turba, humedeciendo con agua hasta homogenizar el sustrato a capacidad de campo, se procedió a la colocación de una semilla por cavidad de Cid F1 y CP-430. Después de 43 días se obtuvieron las plántulas.

4.4 Trasplante de plántulas y tutoreo de plantas.

El trasplante se realizó a los 43 días después de la imbibición de la semilla. Se trasplantaron en bolsas de plástico con una dimensión de 40X40 cm con tezontle rojo (roca volcánica d 2 a 11.5 mm), en la parte inferior de la bolsa se realizaron 2 perforaciones de aproximadamente 0.5 cm para el drenaje excesivo de solución nutritiva.

A los 20 días después del trasplante se colocaron los tutores para mantener a la planta de manera vertical en un solo tallo, este tutoreo consistió en colocar desde la parte superior del invernadero soportado de la estructura metálica y alambre recubierto de PVC una rafia de color negro, anclada a un anillo de plástico unido al tallo de la planta, asimismo se realizaron prácticas manuales para la poda de nuevos brotes en las zonas axilares de las hojas.

4.5 Características del sustrato utilizado para el experimento

Se utilizó tezontle (roca volcánica roja) como sustrato para el cultivo de jitomate en hidroponía, para determinar el porcentaje de retención de humedad se utilizó la fórmula descrita, este dato fue útil para la estimación de los tratamientos de humedad aprovechable.

$$\theta \% = \frac{Psh - Pss}{Pss} (100)$$

Donde:

Psh: es el peso del suelo húmedo

Pss: es el peso del suelo seco

4.6 Tratamientos

Se diseñaron dos tratamientos de humedad aprovechable (THA) para los dos materiales utilizados (Cuadro 1) los cuales consistieron en lo siguiente:

THA 1: el sustrato mostró una capacidad de retención de humedad de 1.97 L (21.88%) se mantuvo a 100% de humedad (capacidad de campo) y por efecto de evapotranspiración se permitió la pérdida de agua del 20%. THA 2: el sustrato se mantuvo a 50% de humedad (déficit hídrico) y por efecto de evapotranspiración se permitió la pérdida de agua del 10%.

Cuadro 1. Tratamientos evaluados en dos genotipos de plantas de jitomate y con dos niveles de humedad aprovechable.

Trat.	DESCRIPCIÓN
Mali-100	CP-430 (Col. Malinalco) , 100% de Humedad aprovechable
Mali-50	CP-430 (Col. Malinalco), 50% de Humedad aprovechable
Cid-100	Cid F1, 100% de Humedad aprovechable
Cid-50	Cid F1, 50% de Humedad aprovechable

Para llevar el control de la evapotranspiración, se utilizaron básculas que fungieron como indicadores de la pérdida de agua del 20% y 10%.

4.7 Solución nutritiva para riego

La solución nutritiva utilizada en esta investigación fue la descrita por Steiner (1984), consiste en que con base a un análisis previo de agua, se resten los aniones y cationes disueltos en el agua (Cuadro 2).

Para evitar precipitados de los fertilizantes usados, el pH del agua se ajustó a 5.5 con la adición de ácido sulfúrico (H₂SO₄) con una pureza del 98%.

Cuadro 2. Solución nutritiva en donde la etapa 1 presenta un P.O. (-0.046 MPa) y en la segunda etapa un P.O. (-0.087 MPa) para el cultivo de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), dosis para 5 m³ de agua.

Fertilizantes	Fórmulas químicas	Etapa 1	Etapa 2
Ácidos			
Ácido sulfúrico	H ₂ SO ₄ (98%)	258.15 mL	258.15 mL
Ácido fosfórico	H ₃ PO ₄ (85%)	168.55 mL	337.11 mL
Sulfatos			
Sulfato de magnesio	MgSO ₄ · 7H ₂ O	443.44 g	1675.24 g
Sulfato de potasio	K ₂ SO ₄	-	1231.05 g
Nitratos			
Nitrato de potasio	KNO ₃	1681.65 g	2020 g
Nitrato de calcio	Ca(NO ₃) ₂ · 4H ₂ O	2065 g	4720 g
Micronutrientes			
Sulfato de cobre	CuSO ₄ · 5H ₂ O	6 g	6 g
Ácido bórico	H ₃ BO ₃	11.37 g	11.37 g
Quelato de hierro	Sagaquel	30 mL	30 mL

4.8 Determinación de variables fisiológicas en hoja

4.8.1 Relaciones hídricas (potencial hídrico, potencial osmótico y potencial de presión)

4.8.1.1 Potencial hídrico.

El potencial hídrico (Ψ_a) se determinó en tres etapas fenológicas de los folíolos medios y en una hoja completamente expandida, y se utilizó una bomba de presión tipo de Scholander (Soil Moisture, Santa Bárbara, California, USA). Los folíolos medios identificados previamente se desprendieron del tallo con una navaja afilada e inmediatamente uno de ellos se montó en la cámara de presión siguiendo las indicaciones

de manejo de la cámara, se administró presión neumática generada con gas nitrógeno hasta que se pudo observar en el corte del peciolo una gota de savia proveniente del sistema vascular, lo que indica el balance de presión. Se tomó la lectura del manómetro en una libreta de campo y los resultados se expresaron en MPa.

4.8.1.2 Potencial osmótico

Para la determinación de esta variable se usaron folíolos medios de una hoja completamente expandida. El procedimiento fue el siguiente: se cortaron folíolos y se envolvieron en papel aluminio depositándose en nitrógeno líquido. Esta condición se mantuvo hasta el final del muestreo. Terminada la actividad, todas las muestras se almacenaron a -40 °C y se mantuvieron en esta condición hasta su utilización en laboratorio. El Potencial Osmótico (Ψ_o) se determinó con un osmómetro de presión de vapor de la marca VAPOR/WESCOR 5520 para lo cual se utilizaron los folíolos previamente almacenados, estos se colocaron dentro de una jeringa hipodérmica, y se le aplicó presión manual al émbolo con la finalidad de extraer el contenido celular de los folíolos, se utilizaron aproximadamente 10 μ L del contenido celular para embeber un disco de papel filtro. Se utilizó al mismo tiempo un termómetro para que registrara la temperatura al momento de la lectura, dato que fue indispensable para los cálculos de esta variable y que se estimó con la fórmula siguiente:

$$\Psi_s = - RTC_s$$

Donde:

R = es la constante de los gases (8.32 J mol⁻¹ k⁻¹)

T = es la temperatura absoluta expresada en grados Kelvin

C_s = es la molalidad de la solución (mol kg⁻¹)

4.8.1.3 Potencial de presión

El potencial de presión (Ψ_p) se obtuvo por diferencia de los valores obtenidos del potencial de agua y potencial osmótico, de acuerdo a la ecuación siguiente:

$$\Psi_P = \Psi_A - \Psi_S.$$

4.8.2 Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática.

Para la determinación de estas tres variables se utilizó un sistema portátil y abierto de análisis de gases en el espectro infrarrojo Ciras-2, PP Systems, el procedimiento consistió en tomar las lecturas de los folíolos medios de los nomófilos centrales de la planta, se realizaron dos lecturas por nomófilos centrales. Se resalta que estas lecturas se realizaron entre las 11:30 y 13:30 horas del día, cabe mencionar que en una sola determinación, se obtienen estas tres variables fisiológicas.

4.9 Determinación de variables bioquímicas en pericarpio del fruto de jitomate

4.9.1 Extracción y cuantificación de azúcares totales en fruto

Se utilizó el método de Whitman et al. (1971) con algunas modificaciones, éste método utiliza el reactivo Antrona en un medio ácido. El reactivo Antrona forma un compuesto verde en medio ácido fuerte (ácido sulfúrico) en presencia de carbohidratos, esta reacción produce un derivado del furano que tienen un máximo de absorción de 620 nm.

El método de extracción de azúcares de las muestras evaluadas fue en solución etanólica al 80% y se utilizó el equipo Soxhlet, estos extractos se concentraron por evaporación hasta un volumen de 10 mL. Después, las muestras previamente diluidas 1:200 se colocaron en tubos de ensayo (300 μ L), los tubos con las muestras problema y el reactivo

Antrona (100 mg de Antrona en 2.5 mL de etanol absoluto y aforado a un volumen final de 50 mL con la solución de H₂SO₄ al 75%), se mantuvieron en un baño con hielos por 10 min, en seguida, se adicionó 3 mL de solución Antrona a cada tubo con muestra problema y se agitó en vórtex ligeramente hasta lograr la homogenización de la solución y después durante 5 minutos se mantuvieron en hielo con agitación constante, se procedió a colocar las muestras en un baño María para activar la reacción durante 10 minutos a 100 °C, terminado este lapso, se retiran los tubos y nuevamente se colocaron en hielo por 5 minutos para detener la reacción. Las muestras se leyeron en un lector de placas MULTISKAN-GO a 625 nm. Al mismo tiempo, para conocer la concentración total de azúcares totales, se realizó una curva de calibración para obtener una ecuación de regresión lineal con glucosa como estándar con una concentración de 2.5 mg mL⁻¹.

4.9.2 Determinación de prolina en hoja

Esta variable se determinó por la técnica descrita por Bates et al. (1973) Se utilizaron muestras de tejido foliar de tres etapas fenológicas del cultivo, los tejidos se congelaron en nitrógeno líquido y permanecieron en refrigeración a -40 °C hasta su análisis.

El proceso de extracción consistió en pesar 50 mg de tejido foliar, se maceró con 2.5 mL de ácido sulfosalicílico al 3%, y con otros 2.5 mL se decantó sobre el embudo, utilizando papel filtro Whatman® No. 1. Se tomaron 2 mL de muestra filtrada y se colocaron en tubos de ensayo, se agregaron 2 mL de solución de ninhidrina ácida (1.25 g de Ninhidrina y se adiciona a 30 mL de ácido acético glacial más 20 mL de ácido fosfórico 6 M) y 2 mL de ácido acético glacial en condiciones de campana de extracción. Se agitó vigorosamente hasta obtener una emulsión. Los tubos se cubrieron con canicas y se sometieron a baño maría a ebullición durante 60 minutos.

Terminado el lapso, los tubos se colocaron en agua fría con hielo durante 10 minutos, posteriormente se agregaron 4 mL de tolueno. La fase superior se leyó a 520 nm en un espectro de UV/Visible.

4.9.3 Extracción y cuantificación de licopeno en fruto

Para la cuantificación de licopeno en peso seco de fruto de jitomate se determinó por el método de Nagata y Yamashita (1992), esta técnica utiliza como solvente acetona y hexano en una proporción 4:6. Se colocó 1 g de tejido seco en un tubo de ensayo y se agregaron 20 mL de mezcla de reacción, posteriormente se homogenizó la mezcla con una varilla de vidrio por 5 minutos. El sobrenadante de color rosa-naranja se utilizó para determinar su lectura a diferentes longitudes de onda (663, 645, 505 y 453 nm) y el cálculo se realizó con la fórmula siguiente:

$$\text{Licopeno (mg/100 mL)} = (-0.0458 A_{663} + 0.204 A_{645} + 0.372 A_{505} - 0.0806 A_{453})$$

Para la extracción y cuantificación de licopeno en peso fresco, se usó el método descrito por Sadler et al. (1990) con algunas modificaciones. Se tomó una fracción de tejido congelado y se trituró con nitrógeno líquido en un mortero hasta que se formó un puré, de ese puré se usó de 400 a 500 mg y se depositó en un tubo de ensayo cubierto con papel aluminio, se le adicionó 5 mL de butilhidroxitolueno (BHT) al 0.05% más 3 mL de etanol absoluto al 95% y 10 mL de hexano, se colocó en hielo y se puso en agitación constante a 180 rpm durante 15 minutos, terminada esta condición se procedió a la adición de 3 mL de agua desionizada y nuevamente se colocó en hielo y se sometió a agitación por 15 minutos a 180 rpm. Las muestras se colocaron a temperatura ambiente, la parte superior de color naranja se leyó a 503 nm utilizando cubetas de vidrio, el

espectrofotómetro se calibró a cero con hexano puro y para determinar la concentración se usó la fórmula siguiente:

$$Lycopeno = \frac{Abs(503) \times 31.2}{g \text{ (tejido)}} = mg/kg$$

4.9.4 Cuantificación de glucosa, fructosa y sacarosa en fruto

El método de extracción de azúcares de las muestras evaluadas fue en solución etanólica al 80% y se utilizó el equipo Soxhlet, estos extractos se concentraron por evaporación hasta un volumen de 10 mL. Para la cuantificación de estos compuestos orgánicos (glucosa, fructosa y sacarosa) se llevó a cabo mediante la técnica descrita por Viola y Davies (1992). Se realizó una mezcla de reacción (Cuadro 3) y en una microplaca de 96 pozos se dosificaron de manera individual 200 µL de mezcla de reacción más 10 µL de muestra problema y 10 µL de hexokinasa. Una vez preparada esta mezcla se leyó la absorbancia a una longitud de onda de 340 nm, y se registró la primer lectura, inmediatamente se agregaron 10 µL de G6PD (Glucosa 6-fosfato deshidrogenasa) a las muestras problema, a partir de este paso, se mantuvo en agitación lenta y en incubación por 30 minutos a 37 °C, terminado este lapso, se realizó la segunda lectura a una longitud de onda de 340 nm, transcurrido este tiempo se procedió a la adición de 10 µL de PGI, una vez más se mantuvo en agitación por 30 minutos a 37 °C, se leyó nuevamente a una longitud de onda de 340 nm y se registró la tercera lectura. Por último, se adicionaron 10 µL de invertasa y bajo las mismas condiciones anteriores se leyó a una longitud de onda de 340 nm obteniéndose una cuarta lectura. La determinación de las absorbancias reales de los azúcares de interés se llevaron a cabo mediante las sustracciones de las lecturas, es decir; la $Abs_4 - Abs_3 =$ Absorbancia de Sacarosa; la $Abs_3 - Abs_2 =$ Absorbancia de

fructosa y la $Abs_2 - Abs_1 =$ Absorbancia de glucosa. Los resultados se obtuvieron mediante el despeje de una ecuación de regresión lineal utilizando glucosa (10 mM) como estándar con una concentración máxima de 5.5 μ moles/mL, finalmente los valores fueron expresados en μ moles g^{-1} de peso fresco y seco.

Cuadro 3. Preparación de mezcla de reacción y enzimas para la determinación de azúcares específicos.

Mezcla de reacción		
Hepes pH 8	10 mL	500 mM
KCl	12.5 mL	200 mM
MgCl ₂	750 μ L	200 mM
ATP	42.5 mg	SIGMA Life Science. A2383-1G Lot #: 060M7021V
NAD ⁺	14.15 mg	SIGMA-ALDRICH, N7004-1G Lot#: SLBM5642V P.M.: 663.43
H ₂ O	27 mL	Destilada
Enzimas	Marca e indicaciones	Modo de preparación
Hexokinasa	ROCHE REF: 11426362001 1500 U (1 MI) LOT: 11353822.	10 U (Proporción a 10 unidades)
G6P-DH	SIGMA G84C4-10KU (747 units/mg) 118k8605.	45 μ L en 1.5 mL
PGI (Phosphoglucose Isomerase)	SIGMA Lot #: SLBN3972V 562 units/mg de proteína.	4.5 μ L en 1.5 mL
Invertasa	SIGMA Lot #: SLBG7298V Grado VII, 300 units/mg.	12.5 mg en 1 mL

La mezcla de reacción está calculada para un volumen final de 50 mL.

4.9.5 Determinación de la actividad antioxidante en fruto

Para la determinación de esta variable, se realizó con base a la extracción y concentración de licopeno presente en las muestras estudiadas y se determinó según el método 2,2 difenil-1-picril-hidrazil (DPPH) propuesto por Brand et al. (1995) con algunas modificaciones. Este método se basó en la reducción del radical DPPH por la presencia de antioxidantes (licopeno) en la muestra estudiada. La reacción se lleva a cabo con la

adición de 300 µL de la muestra problema y 2700 µL de solución de DPPH 60 µM (Sigma-Aldrich®) en metanol. Para efectos de la reacción, se dejó en agitación y oscuridad por 30 minutos, después se midió la absorbancia de la solución DPPH (blanco) y de las muestras a 517 nm en un espectrofotómetro.

El blanco se preparó sustituyendo los 300 µL de muestra por 300 µL de mezcla de reacción para extracción de licopeno.

La capacidad antioxidante se reportó en porcentaje (%) de DPPH inhibido por gramo de peso fresco mediante la fórmula siguiente:

$$\% = \frac{Abs (blanco) - Abs (muestra)}{Abs (blanco)} \times 100$$

4.10 Rendimiento del cultivo.

Este análisis se calculó con base al número de frutos cosechados por planta, se llevó un control del peso fresco de los frutos durante la fase de producción del cultivo hasta el racimo 8. Se utilizó una balanza (ACCULAB Sartorius Group) y los resultados obtenidos fueron capturados en una hoja de cálculo y se expresaron en kg ha⁻¹.

4.11 Diseño experimental

Se realizó un diseño experimental completamente al azar con arreglo factorial 2² con cinco repeticiones por tratamiento, obteniendo un muestreo total de 20 unidades experimentales para las variables fisiológicas y bioquímicas, para estimación del rendimiento se utilizaron 12 plantas por tratamiento ocupándose 48 unidades experimentales.

Este diseño experimental se rigió por el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + B_j + AB_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

i = número de niveles del factor A

j = número de niveles del factor B

k = número de repeticiones de cada combinación A*B

Y_{ijk} = valor de la variable respuesta

μ = media general

A_i = efecto del nivel i del factor a

B_j = efecto del nivel j del factor b

AB_{ij} = interacción a*b

ε_{ijk} = es el error experimental

4.11.1 Establecimiento del cultivo.

Se usaron bolsas negras de 40 X 40 cm en un marco de plantación a tresbolillo con una separación de 40 cm entre macetas y de 45 cm entre hileras, obteniéndose una densidad de población de 45 plantas por hilera. Por material vegetal se utilizaron 90 plantas teniendo un total de 180 plantas en experimentación. La densidad de plantación fue de 3 plts m⁻². Con un sistema de riego por goteo, cada cinta de riego se perforó a cada 100 cm para la instalación de goteros con estacas y microtubín para riego localizado-spider. El suelo fue recubierto con "Ground Cover" para evitar la aparición de malezas.

4.11.2 Análisis estadístico

Para la interpretación de las variables en estudio, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) cuando esta presentó diferencias estadísticas significativas, se realizaron

análisis de comparaciones de medias con la prueba de Tukey, todos estos análisis sustentados en el programa SAS (2002) versión 9.0 para Windows.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.2 Variables fisiológicas en hoja

5.2.1 Relaciones hídricas (potencial hídrico, potencial osmótico y potencial de presión).

En condiciones de déficit de agua los resultados indicaron que el potencial hídrico (Ψ_a) foliar disminuyó en mayor grado en el tratamiento Mali-50 (Fig. 13a), indicando diferencia estadística con respecto a los tratamientos Mali-100 y Cid-100, este mismo comportamiento se presentó para las tres etapas fenológicas evaluadas con déficit hídrico; primera floración (-0.372 MPa), formación del fruto (-0.376 MPa) y cosecha (-0.392 MPa) con respecto a los tratamientos comparados. Estos resultados pueden ser comparados con los obtenidos por Tahí et al. (2007), donde en su investigación con *Solanum lycopersicum* L. sometido a déficit de agua observó que a partir del día 9 hubo una disminución considerable del Ψ_a (-0.4 MPa) foliar usando un tratamiento de 50% de déficit de riego controlado y se estabilizó a partir del día 20, cuando el potencial de agua fue de -0.9 MPa en contraste con los resultados encontrados en esta investigación (Fig. 5a), se observó que una humedad aprovechable intermedia del 50 % mantiene constante al potencial de agua (Ψ_a -0.376 MPa) en el tratamiento Mali-50 y este valor se mantuvo durante las tres etapas fenológicas estudiadas, siendo estadísticamente diferente ($p \leq 0.05$) con respecto a los tratamientos Mali-100 y Cid-100. Los valores encontrados de esta variable también pueden ser comparados con los reportados por García López et al.

(2010) en la medición del potencial hídrico foliar en sorgo y su relación con la humedad del suelo, aunque en este último caso los resultados encontrados fueron menores (-1.0 MPa y -1.5 MPa) en tratamientos de riego y secano, respectivamente.

Los resultados de potencial osmótico (Ψ_o) determinado en folíolos (Fig. 5b), mostró diferencias significativas en el tratamiento Cid-50 en la etapa 1 (-0.790 MPa) y etapa 3 (-0.730 MPa) con respecto a los tratamientos de 100% de humedad (Mali-100 y Cid-100). Con respecto a la etapa 2 (Formación del fruto) no se observaron diferencias en ninguno de los cuatro tratamientos comparados. La reducción en este potencial puede explicarse en el hecho de que para compensar la falta de agua (estrés hídrico), la planta requiere sintetizar y acumular solutos compatibles como glucosa, fructosa y prolina, esto puede ser a nivel del citosol y organelos, sin afectar la actividad de las enzimas, evitando la disminución de la fotosíntesis, las alteraciones en la translocación, la distribución de los fotoasimilados y las consecuentes pérdidas de rendimiento (Foolad, 2007; Goykovic y Saavedra, 2007; Lamz-Piedra y González-Cepero, 2013).

Los resultados con respecto al potencial de presión (Ψ_p) indicaron que estadísticamente no hubo diferencias entre los cuatro tratamientos evaluados para la etapa 3. En los tratamientos de 50% de humedad aprovechable los resultados indicaron mantenimiento en el potencial de presión en las células del tejido foliar, posiblemente debido a un ajuste osmótico. Al existir un ajuste osmótico, la acumulación de sólidos solubles dentro de las células vegetales aumenta, como fue el caso de la acumulación de algunos sólidos solubles que se describen más adelante.

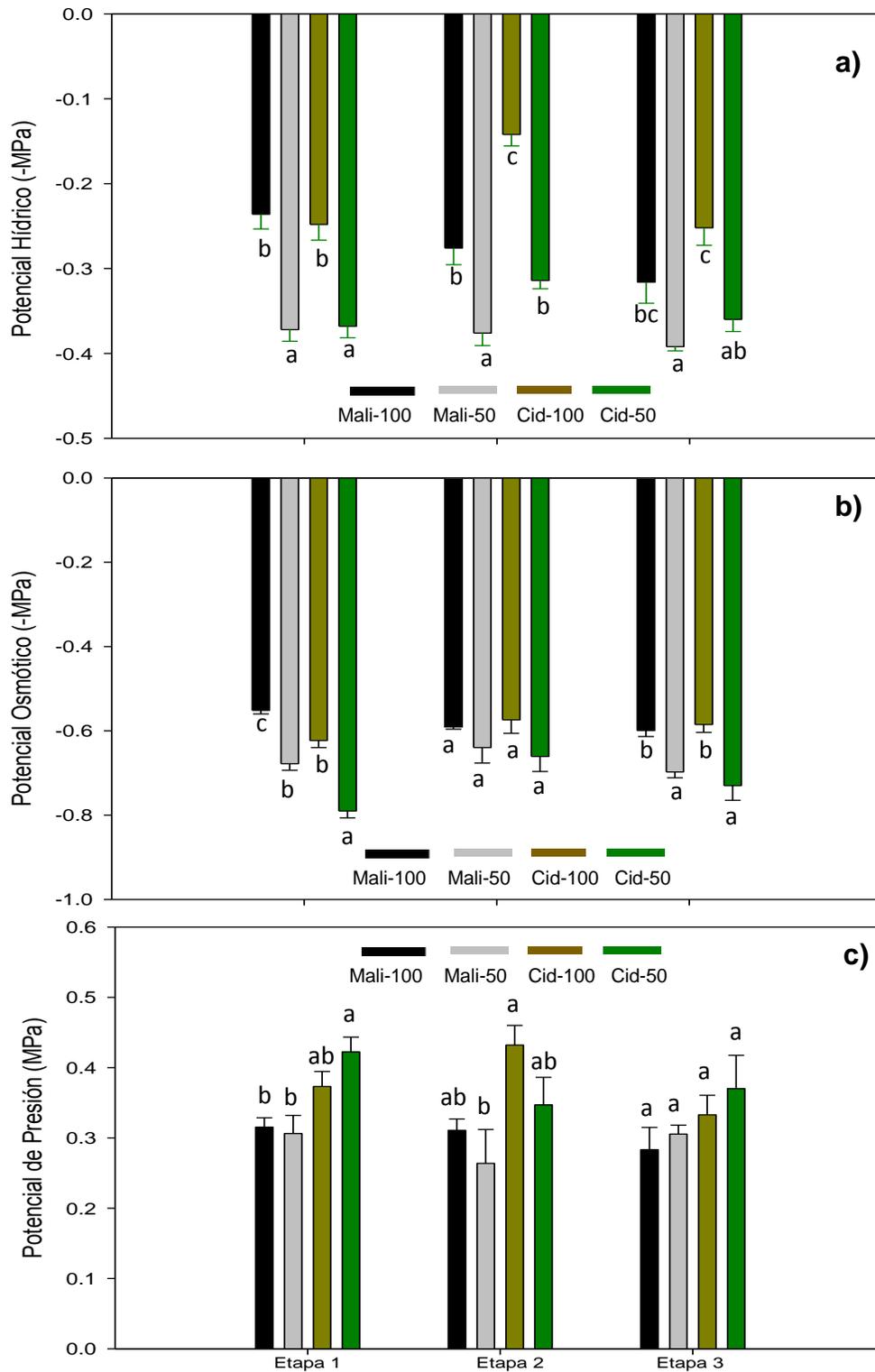


Figura 5. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en tres etapas fisiológicas del cultivo de jitomate. a) Potencial hídrico (MPa), b) Potencial osmótico (MPa) y c) Potencial de presión (MPa). Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes dentro de la misma etapa indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.2.2 Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática.

Los resultados encontrados en este trabajo, indicaron que en la etapa 1 (Primera floración) el material Cid-F1 en sus dos tratamientos de humedad aprovechable (Cid-100 y Cid-50) tuvo un efecto superior (Fig. 6a) en la tasa de asimilación de CO₂ con respecto a los tratamientos Mali-100 y Mali-50. López-Ordaz et al. (2008) en su trabajo con tratamientos de raíz dividida en *S. lycopersicum* reportó valores del 11.28% y 48.79% menos con respecto a los encontrados en esta investigación en los tratamientos del 50% de humedad aprovechable en la etapa de floración y cosecha respectivamente. Asimismo, los resultados reportados en este trabajo indican similitud con los encontrados en *Prosopis glandulosa* (Mezquite) por Hernández et al. (2007). Una de las razones que puede explicar el comportamiento en la fotosíntesis entre los tratamientos del 50% de humedad versus 100% de humedad aprovechable, es que debido a la disminución del Ψ_o foliar en los tratamientos Mali-50 y Cid-50 (Fig. 14b) permitió un buen funcionamiento enzimático, debido a la síntesis de compuestos osmoprotectores y de esta manera se mantuvo un potencial de presión óptimo que evitó la disminución de la fotosíntesis entre los tratamientos de mayor restricción hídrica (Foolad, 2007; Goykovic y Saavedra, 2007).

El potencial hídrico de las plantas está altamente relacionado con el proceso de la transpiración, proceso mediante el cual las plantas pierden agua en forma de vapor a través de los estomas, así pues; los resultados obtenidos en la transpiración con respecto a los tratamientos Mali-50 y Cid-50 mostraron disminución en esta variable a partir de la etapa 2 (Fig. 6b) manteniendo esta disminución hasta la etapa 3. Tahí et al. (2007) indicaron en su trabajo con *S. lycopersicum* que la transpiración disminuye en un 50% con respecto a su testigo, y cuando se restringe el 50% de humedad aprovechable, este comportamiento también se observa en tratamientos de raíz dividida. Sin embargo,

aunque la conductividad estomática no se afectó durante la etapa 1 y 2 en los cuatro tratamientos evaluados, en la etapa 3 (cosecha) se observó disminución en esta variable para los tratamientos Mali-50 ($440 \text{ mmoles m}^{-2} \text{ s}^{-2}$) y Cid-50 ($486 \text{ mmoles m}^{-2} \text{ s}^{-2}$), debido a la disminución del recurso hídrico, cabe mencionar que esta señalización de cierre parcial estomático puede estar relacionado entre la interacción de la raíz y el contenido de agua del sustrato (Christmann et al. 2007). Con estos resultados se trata de definir si bajo estas condiciones *S. lycopersicum* mantiene los estomas parcialmente cerrados para evitar una excesiva pérdida de agua por transpiración y hacer más eficiente la fijación de CO_2 o prefiere tolerar la pérdida de agua por transpiración. Los resultados indican que el comportamiento va a depender de la etapa en que se encuentre *S. lycopersicum*, es decir; en la etapa 1 y 2 corresponden a la floración y formación del fruto y *S. lycopersicum* requiere toda la energía necesaria para producir biomasa a través de la fotosíntesis, esto se ve reflejado en la disminución del potencial osmótico (Fig. 6b) que indirectamente indicó un aumento en el contenido de osmoprotectores sin afectar la actividad enzimática, y entonces la planta pudo mantener su turgencia (Goykovic y Saavedra, 2007; Lamz-Piedra y González-Cepero, 2013). Asimismo, en el caso de la etapa 3 (cosecha) la tasa de transpiración (Fig. 6b) y conductancia estomática (Fig. 6c) se vio disminuida en los tratamientos Mali-50 y Cid-50 posiblemente ante la necesidad de ahorrar energía para reservarla en la formación de nuevas estructuras anatómicas.

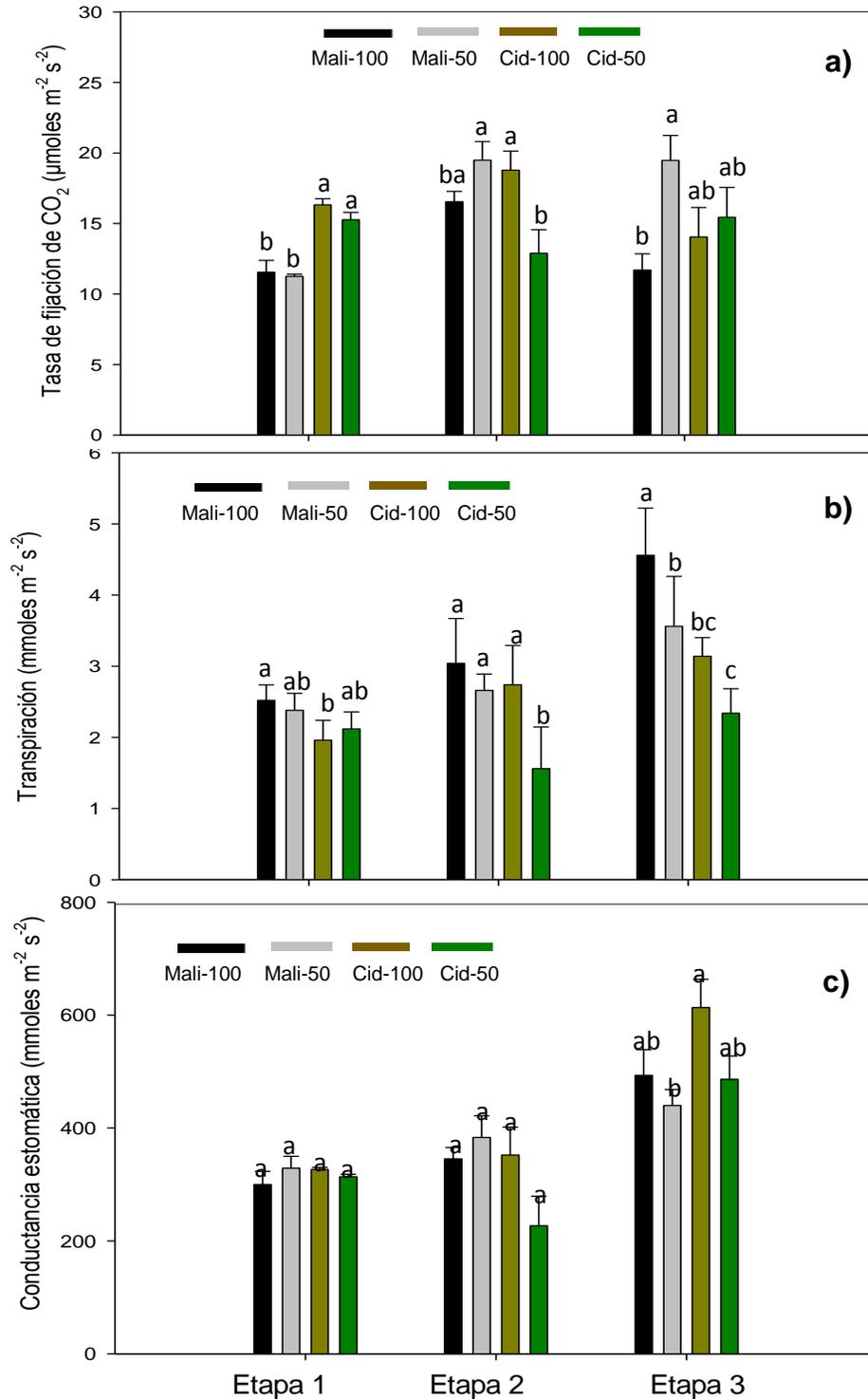


Figura 6. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en tres etapas fisiológicas del cultivo de jitomate. a) Tasa de asimilación de CO₂, b) Transpiración y c) Conductancia estomática. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes dentro de la misma etapa indican diferencia estadística con una p ≤ 0.05.

5.3 Variables bioquímicas en pericarpio del fruto de jitomate

5.3.1 Determinación de prolina en hoja

Como consecuencia del descenso del potencial hídrico celular en plantas de jitomate una respuesta es la acumulación de prolina (Díaz et al., 1999). Bajo las condiciones de estrés hídrico es relevante conocer el funcionamiento de las enzimas involucradas en la regulación de la síntesis y oxidación de la prolina (Pro), se ha comprobado que este aminoácido no esencial se acumula en los ápices de las raíces de maíz bajo condiciones de estrés hídrico (Velázquez-Márquez et al., 2015). Otros investigadores como Bertelli et al. (1995) encontraron que en hojas de jitomate sometidas a estrés salino el incremento de prolina va acompañada de un incremento de la actividad y cantidad de la proteína glutamato sintasa ferredoxina (Fd-GOGAT) que es la primer enzima encargada en la síntesis de este aminoácido. Los resultados encontrados en la concentración de este aminoácido en esta investigación, indicaron que en el tratamiento Cid-50 tuvo un incremento gradual a partir de la etapa 1 hasta la etapa 3 (Fig. 7), alcanzando una concentración de $6.21 \mu\text{moles g}^{-1}$ P.F., este valor representa un incremento del 29.62% más con respecto al testigo que se mantuvo con un valor de $1.84 \mu\text{moles g}^{-1}$ P.F. hasta la etapa 3. El tratamiento CID-50 mostro este aumento posiblemente como respuesta al nivel de estrés hídrico al que se sometieron las plantas, y también se observaron diferencias estadísticas significativas con respecto a Mali-100, Cid-100 e incluso Mali-50. La misma tendencia de incremento en la concentración de prolina fue observada para Mali-50, con respecto a su tratamiento de riego (Mali-100), es notable observar que la concentración de este osmolito en Mali-50 fue menor comparado con CID-50, hasta la etapa 3. Ésta acumulación nos podría dar varias respuestas, es decir; que la acumulación

de prolina sea para fungir como osmolito compatible celular, como fuente de carbono y nitrógeno (Samaras et al., 1995), para el mantenimiento del potencial ReDox celular (Hare et al., 1998) y/o como capturador de especies reactivas del oxígeno ERO (Smirnov y Cumbes, 1989) en otras palabras, que funcione como antioxidante (Pereyra Cardozo y Quiriban, 2014; Smirnov y Cumbes, 1989).

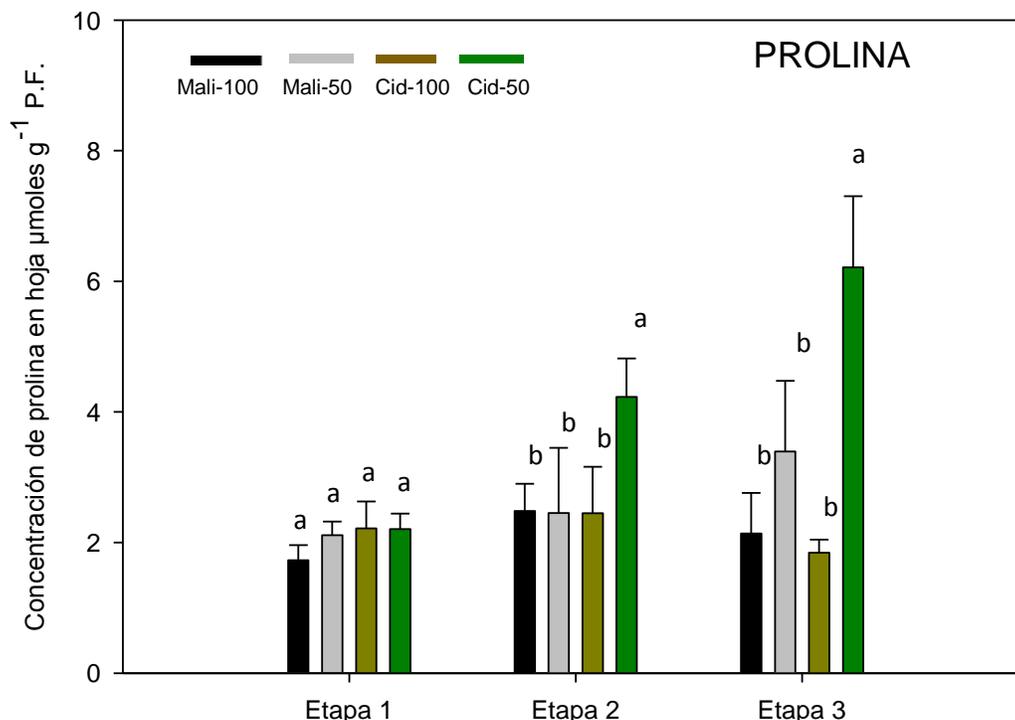


Fig. 7. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la concentración de prolina de hojas de jitomate en tres etapas fisiológicas a los 23, 52 y 84 días después del inicio de los tratamientos. Etapa 1) Primera floración, Etapa 2) Formación del fruto, Etapa 3) Cosecha. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100 % de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50 % de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes dentro de la misma etapa indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.3.2 Extracción y cuantificación de licopeno en fruto

El licopeno es el compuesto que le confiere el color característico a los frutos maduros en jitomate, además, el licopeno es un carotenoide con propiedades antioxidantes y beneficios potenciales para la salud (Davis et al., 2003; Ramírez et al., 2010). Se han

descrito trabajos en los que se reporta la cantidad de licopeno presente en el pericarpio del fruto de *S. lycopersicum*. Ramírez et al. (2010) encontró incrementos de licopeno en tratamientos con diferentes concentraciones de prohexadiona de calcio (P-Ca) en estadios diferentes de maduración, reportó un incremento de $18 \mu\text{g g}^{-1}$ con una dosis de 125 mg L^{-1} en la etapa fenológica reconocida como hombros verdes. Estos valores son inferiores a los encontrados en este trabajo (Fig. 8) en la que los tratamientos de humedad aprovechable del 50% arrojaron una concentración máxima de 41.01% en Mali-50 con respecto a Mali-100 y 31.40% en Cid-50 con respecto al tratamiento Cid-100. Así pues, el licopeno es un carotenoide que se puede obtener en alta concentración en el pericarpio de jitomates y que al mismo tiempo es un poderoso antioxidante, sin embargo no se puede sintetizar en el cuerpo humano, su presencia en éste depende de la dieta. En general, la ingesta de tomate y de productos derivados, proveen alrededor del 85% del licopeno. El 15% restante es aportado por frutas tales como sandía, papaya y uvas rosadas (Levy y Sharoni, 2004; Novelina et al., 2016). En los tratamientos evaluados en este trabajo se observó que las concentraciones de licopeno fueron diferentes estadísticamente significativas, los concentraciones fueron superiores en los tratamientos con 50% de humedad aprovechable (Mali-50 y Cid-50) comparados con los valores obtenidos con las plantas control (Mali-100 y Cid-100). Existen trabajos como los de Davis et al. (2003) y Vaughn-Katherine et al. (2008) en los que se destacan concentraciones de licopeno en sandía, y que están en un intervalo de 20 a 88 mg/g de peso fresco, valores muy superiores a los reportados en jitomate, pero las concentraciones de este compuesto reportado en papaya por Souza et al. (2008) van de 1.44 a 1.70 mg 100 g de pulpa fresca, estos valores son inferiores a los reportados en esta investigación (Fig. 8). El licopeno no presenta actividad de vitamina A, pero contribuye como fuente antioxidante por lo tanto

el consumo de alimentos con concentraciones de licopeno como el jitomate pueden reducir la posibilidad de desarrollar diferentes tipos de cáncer (Shi y Maguer, 2000). Con respecto a los resultados encontrados en los tratamientos Mali-100 y Cid-100 fueron inferiores con los encontrados por Novelina et al. (2016), mientras que los resultados de los tratamientos Mali-50 y Cid-100 mostraron cierta similitud con los reportados con estos últimos autores. Los tratamientos de humedad aprovechable probados aumentaron más de un 40% la concentración de licopeno a los 74 días después de haberse iniciado los tratamientos debido a la disminución del potencial hídrico y el potencial osmótico (Fig. 5 a y b). Las diferencias en las concentraciones entre los trabajos señalados en esta discusión pueden ser por diferentes factores, por ejemplo: el ciclo del cultivo, tratamientos de salinidad, el grado de madurez y/o la variedad son factores que causan una variación en la concentración de licopeno en *S. lycopersicum*. (Ciruelos et al., 2003; Jimenez et al., 2002). Del mismo modo, las modificaciones a los métodos en que se basan para la extracción y cuantificación de este compuesto bioactivo pueden no ser las más eficientes. Se resalta que en los primeros ensayos realizados para la cuantificación de licopeno en los tratamientos testigos se obtuvieron valores muy similares en con los reportados por Ramírez et al. (2010) de 0.2 a 0.4 mg 100g⁻¹ P.F. Sin embargo, con la utilización del nitrógeno líquido como unidad para homogenizar el peso requerido para la determinación en la concentración de licopeno fue determinante debido posiblemente a la cantidad de agua que pueden retener los tejidos congelados y que al momento de descongelarse este factor interfiera en el primer paso de los métodos propuestos.

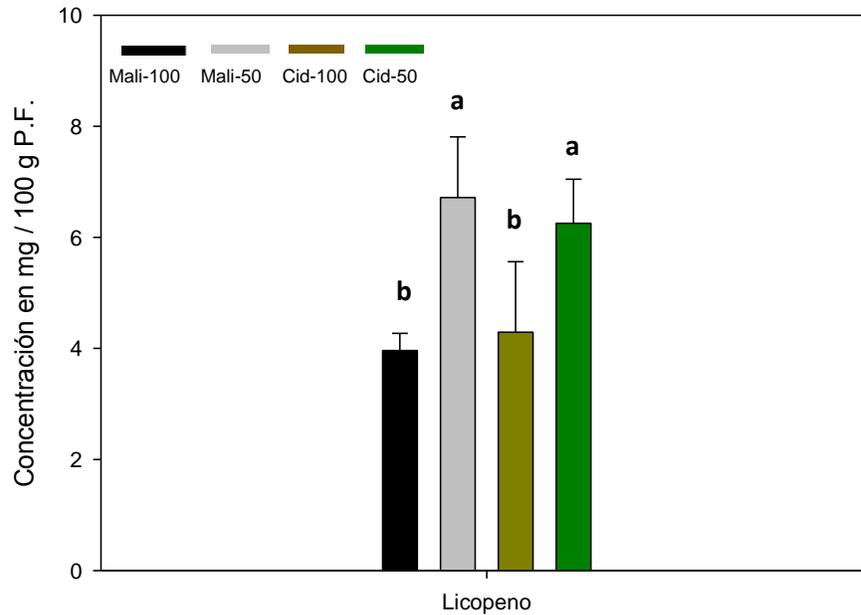
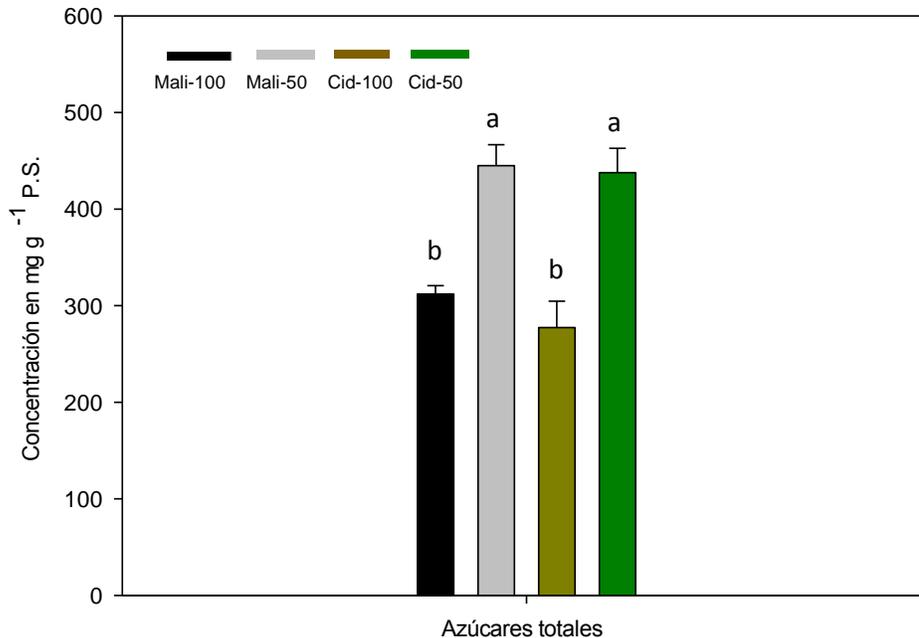


Figura 8. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el contenido de licopeno en fruto de jitomate en el sexto grado de madurez, a los 74 días después del inicio de los tratamientos. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA)). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.3.3 Extracción y cuantificación de azúcares totales en fruto

Como respuesta bioquímica a los tratamientos de humedad a los que se sometieron las plantas de jitomate, en el fruto maduro se observó que hubo un incremento diferencial del 69% en el contenido de azúcares totales con el tratamiento Cid-50, comparado con el tratamiento testigo Cid-100 a los 74 días después del inicio de los tratamientos, mientras que Mali-50 incrementó hasta un 51.9% con respecto a Mali-100 (Fig. 9). Estos aumentos y/o acumulaciones en los azúcares totales en los tratamientos de 50% de humedad está relacionado con la reducción del potencial osmótico de los tejidos (Fig. 5b). Estos azúcares pueden fungir como moléculas de protección para prevenir la plasmólisis, aparte de su función primaria como fuente de energía (Zhu, 2003). Además, Bartels y Ramanjulu, (2005) mencionan que los osmolitos compatibles no interfieren con el

metabolismo normal de las células, acumulándose en altas concentraciones en el citoplasma, y también en las vacuolas bajo condiciones de estrés osmótico.



Gráfica 9. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el contenido de azúcares totales en fruto de jitomate en el sexto grado de madurez, a los 74 días después del inicio de los tratamientos. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.3.4 Cuantificación de glucosa, fructosa y sacarosa en fruto

La vacuola, como uno de los organelos más importantes en la célula vegetal, cumple una función específica durante el llenado del fruto de jitomate, es en este organelo donde se almacenan metabolitos secundarios, ácidos orgánicos y azúcares como la glucosa, fructosa y sacarosa (Martinoia et al., 2006) y que en conjunto darán las características organolépticas al jitomate. En esta investigación, los resultados de los frutos de Cid-F1 con 50% de humedad aprovechable (Cid-50) indicaron que el carbohidrato con la concentración más alta fue la fructosa con un 52.66% seguido por glucosa con 46.12% y

con una incipiente concentración de sacarosa con el 1.22% la cual estuvo prácticamente ausente en los cuatro tratamientos evaluados. La concentración de sacarosa fue muy baja en fruto de los dos materiales de jitomate con sexto grado de madurez, esto fue independientemente del origen mejorado o de la colecta nativa. Los valores de glucosa y fructosa en Cid-50 fueron estadísticamente diferentes con respecto a los valores en el tratamiento de Cid-100, e incluso con respecto a Mali-100 y Mali-50 (Fig. 10). Asimismo, se puede inferir que esta acumulación de azúcares en pericarpio de jitomate representa la acumulación de osmoprotectores, como respuesta a un déficit del potencial hídrico en la etapa 3, respuesta que fue suficiente para promover esta acumulación y/o ajuste osmótico por azúcares solubles, esto sugiere que las plantas han desarrollado un mecanismo para el metabolismo de los azúcares y su acumulación en células receptoras que como se mencionó anteriormente estos azúcares (glucosa, fructosa y sacarosa) son uno de los componentes de las características organolépticas del fruto (Martinoia et al., 2006). Sin embargo, cuando la mayoría de las glucosas, fructosas y sacarosas no se han metabolizado estos se dirigen hacia la vacuola a través de proteínas transportadoras específicas localizadas en el tonoplasto (Li et al., 2010; Rolland et al., 2006), una vez que estos azúcares están dentro de la vacuola de los frutos de jitomate, la sacarosa presente se hidroliza en sus unidades estructurales (fructosa y glucosa) por acción de la invertasa vacuolar (Rolland et al., 2006; Yelle et al., 1988), de tal forma que este mecanismo no sólo permite reutilizar el carbono presente en los carbohidratos y redirigirlo a otra vías para ser usado para el desarrollo y crecimiento, sino que también puede coordinar el metabolismo y la acumulación de carbohidratos y a su vez cuando las plantas están en condiciones de estrés hídrico puede mantener el equilibrio del potencial osmótico y el potencial de presión entre el citosol y otros organelos comprobando con ello el ajuste

osmótico como se observó en los tratamientos del 50% de humedad. Así pues, se sabe que cuando los frutos de jitomate sobrepasan la etapa fisiológica de antesis, comienza el proceso de la expansión celular dando como resultado un fruto carnoso e indehisciente por el volumen que ocupa la vacuola central (Beauvoit et al., 2014). De tal modo que este crecimiento en los frutos depende principalmente de la ampliación de las vacuolas dando sus características fenotípicas (Beauvoit et al., 2014; Ho, 1996) y con ella esta acumulación en las condiciones de estrés hídrico. Además, cabe resaltar que la tasa de asimilación de CO₂ y la conductancia estomática no se vieron afectadas como consecuencia a la disminución del recurso hídrico (Fig. 5a). Se encontró que los niveles de glucosa y fructosa fueron altos y con concentraciones similares en el pericarpio de jitomate, y esto puede explicar la escasa presencia de sacarosa en la etapa de maduración del fruto. Angeles-Núñez et al. (2014) encontraron que la sacarosa sintasa (SUS) tiene una función preponderante para el metabolismo de la sacarosa en la etapas de desarrollo de la semilla en *Arabidopsis*, es decir que una mutación en esta enzima afecta principalmente el contenido de sacarosa, provocando la acumulación de ácidos grasos y almidón transitorio durante la formación de la semilla, estos datos pueden ser extrapolados en la formación de la semilla de jitomate. Sun et al. (2006) mencionaron que la sacarosa sintasa puede servir como indicador en los estadios de madurez de frutos de jitomates silvestres y cultivados al haber una relación entre el tamaño del fruto y su concentración de sacarosa.

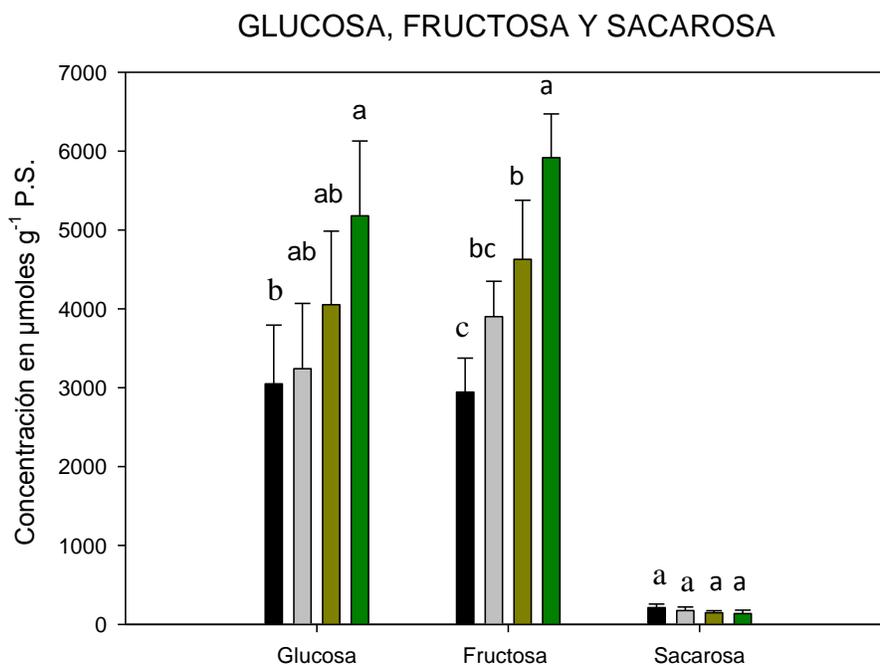


Figura 10. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el contenido de glucosa, fructosa y sacarosa, en frutos de jitomate en el sexto grado de madurez a los 74 días después del inicio de los tratamientos. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100 % de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50 % de HA), Cid-100 (100 % de HA) y Cid-50 (50 % HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.3.5 Determinación de la actividad antioxidante en fruto

El porcentaje encontrado con respecto a la actividad antioxidante en los tratamientos de humedad aprovechable evaluados fueron para el tratamiento Cid-50 del 83.35% y para Mali-50 de 56.8%, con un incremento en la inhibición de 68.5% y 31.75%, respectivamente, con respecto a los tratamientos Cid-100 y Mali-100 (capacidad de campo) (Fig. 11), estos resultados diferenciales son posiblemente por el déficit de agua en el fruto de jitomate de ambos genotipos evaluados, y este déficit promovió un incremento en la capacidad antioxidante de los mismos. Los resultados fueron semejantes a los reportados por Repo de Carrasco y Encina (2008), quienes evaluaron

la actividad antioxidante mediante la técnica del DPPH en frutas nativas del Perú, los valores encontrados para el tomate de árbol en su investigación fue de 80% de DPPH inhibido. Adicionalmente, los resultados que obtuvieron González-Sánchez et al. (2015) en la cuantificación de esta actividad en frutos de jitomate en tratamientos de deshidratación, arrojaron un promedio de 94.88%, valores comparables a los encontrados en esta investigación.

Los resultados reportados por Cortes-Penagos et al. (2016) en frutos de guayaba en comparación con los de jitomate indicaron un promedio de 48% de inhibición del radical DPPH, estos valores son muy similares a los encontrados en el tratamiento de la colecta de Mali-50 sometido a déficit de agua en un 50%. Así pues, los datos encontrados sugieren que a medida que la planta se somete a un estrés hasta del 50%, pero en condiciones controladas en plantas de jitomate, la capacidad antioxidante aumenta, posiblemente como una medida de protección que experimenta el fruto en la etapa de cosecha y postcosecha.

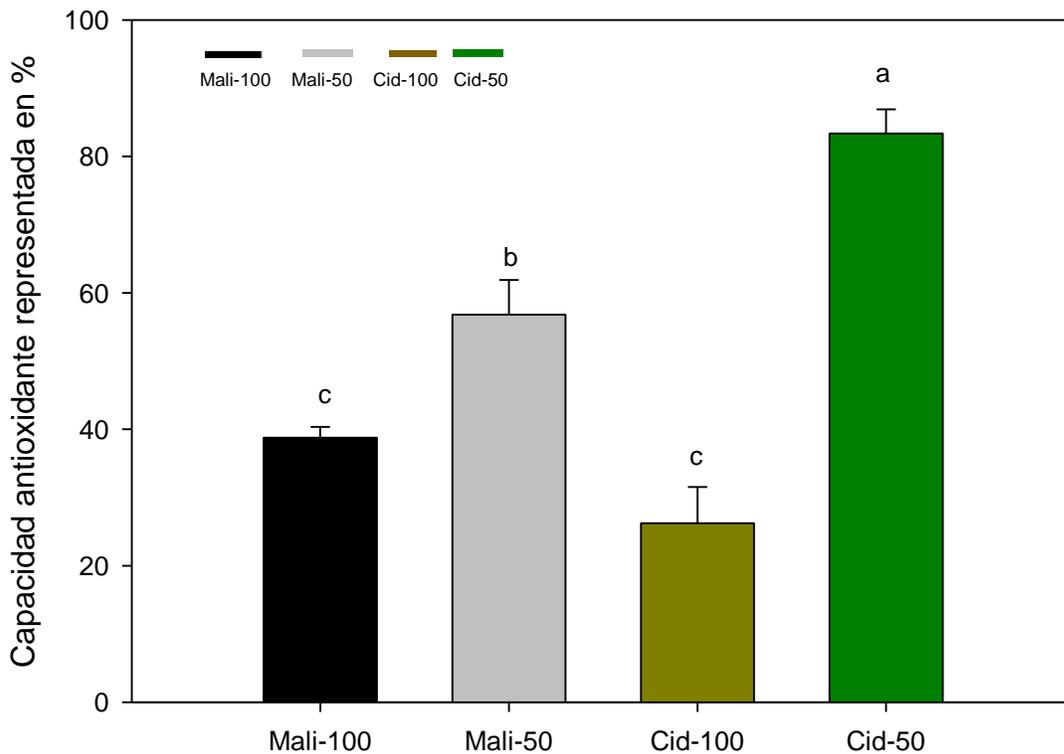


Figura 11. Distribución porcentual de la capacidad antioxidante en frutos de jitomate maduro con dos tratamientos de humedad. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100 % de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=5). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.3.6 Análisis del rendimiento del cultivo

En cuanto al rendimiento de frutos de jitomate en Cid y Mali, se obtuvieron diferencias estadísticas significativas en los tratamientos evaluados, el tratamiento Cid-100 mostró el máximo rendimiento en términos de kilogramos por planta, comparado con Mali-100. Esta diferencia es la esperada si se analiza entre materiales genéticamente contrastantes, se resalta que el material de la colecta CP-430 (Mali-100 y Mali-50)

mantiene sin ningún cambio sus características fenotípicas del fruto original o nativa, ya que esta colecta posiblemente no ha sido manipulada de manera agronómica ni genética. Mientras que el cultivar Cid F1 ha sido mejorado genéticamente para diversas características, como son el rendimiento y resistencia a diferentes enfermedades.

Sin embargo, el rendimiento del material cultivado Cid-F1 mostró diferencias estadísticas significativas entre tratamientos de humedad aprovechable al 100% y 50%, éste fue de 5.15 ± 0.25 kg/planta y de 3.97 ± 0.12 kg/planta, respectivamente. Los resultados de la colecta CP-430 con sus tratamientos de humedad (100 y 50%) indicaron que no existe diferencia significativa entre estos dos tratamientos (Fig. 12), y se puede concluir que pese a que se redujo la humedad aprovechable del sustrato, este no fue suficiente para afectar estadísticamente el rendimiento del cultivo entre los tratamientos Mali-100 y Mali-50. Aunque se encontró diferencia estadística entre el material cultivado Cid-F1 en algunos atributos inherentes a la calidad del fruto que se acumularon en mayor cantidad (e.g. azúcares y licopeno), esto fue similar a lo encontrado por Del Amor et al. (2001) en tratamientos de salinidad de plantas de jitomate, en el tratamiento se observó una disminución significativa en el tamaño y número de frutos, así como aumento en la calidad del fruto evidenciado por el incremento de los sólidos solubles totales.

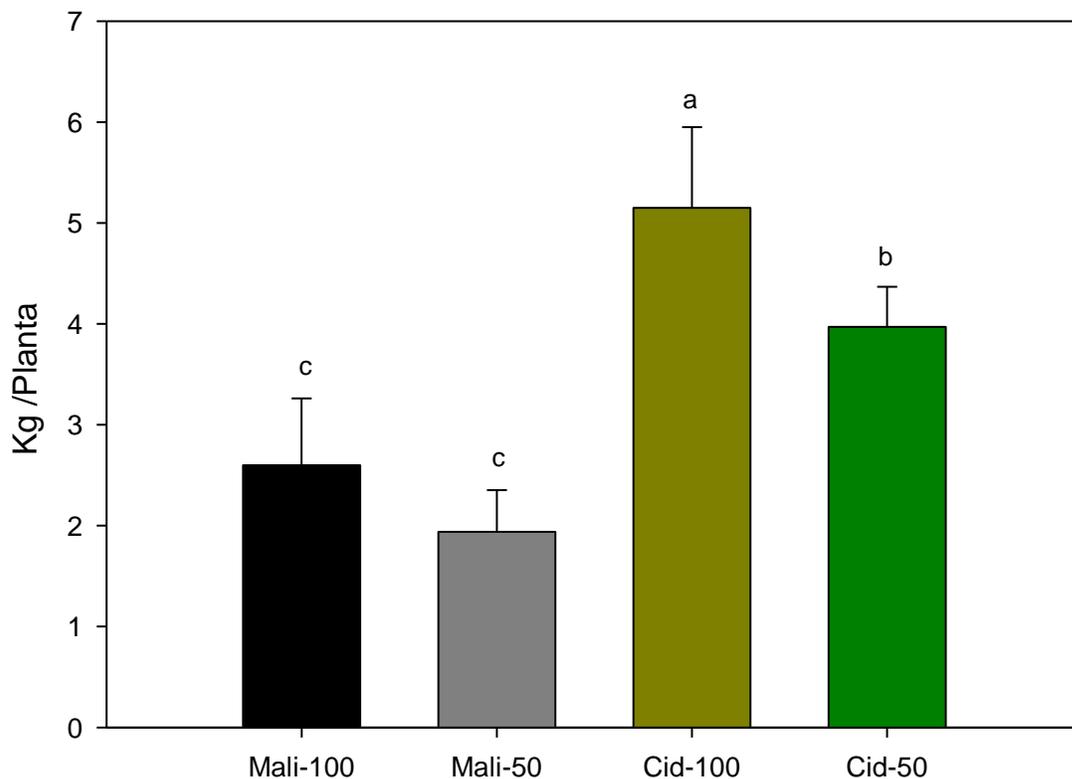


Figura 12. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el rendimiento del cultivo de jitomate expresado en kg/planta. Los tratamientos de humedad corresponden a Mali-100 (100% de humedad aprovechable (HA)), Mali-50 (50% de HA), Cid-100 (100% de HA) y Cid-50 (50% HA). Las barras verticales representan el error estándar del promedio (n=12). Letras diferentes indican diferencia estadística con una $p \leq 0.05$.

5.4 Discusión general

El efecto de dos niveles de humedad aprovechable impactó de manera positiva y negativa en el cultivo de jitomate, tanto en planta como a nivel de pericarpio en frutos. Las variables fisiológicas medidas en esta investigación indicaron que por efecto de la disminución del potencial hídrico causado por la restricción del 50% de humedad aprovechable, se incrementó la concentración de osmolitos compatibles dentro de las células, tanto en tejido foliar como en pericarpio de frutos. Es interesante observar que aunque la reducción del recurso hídrico impactó en aspectos inherentes a la calidad del fruto, este no afectó sistemáticamente la tasa de asimilación de CO_2 (Fig. 6a) en los tratamientos de

50%, así como la conductancia estomática no se vio parcialmente afectada (Fig. 6c), datos que pueden indicar que materiales como la colecta CP-430 tiene la capacidad de soportar la disminución del recurso hídrico hasta un 50% sin afectar estadísticamente su rendimiento, siendo esta más tolerante frente al estrés hídrico, de modo que puede ser utilizada como fuente de genes para estudios posteriores de resistencia y tolerancia a diferentes tipos de estreses. Así como el material Cid-F1 que si bien estadísticamente su producción representada como kg de frutos por planta es diferente, esta diferencia puede afectar su impacto comercial. Aunque, puede aumentar su calidad nutrimental, al aumentar su contenido de sólidos totales y carotenoides, éstos constituyen atributos de interés deseable para la agroindustria, ya que con estos resultados y con estos tratamientos se pueden reducir costos de producción al disminuir la cantidad de fertilizantes disueltos por litros de agua aprovechable y a su vez la calidad del producto de interés se incrementa.

VI. CONCLUSIONES

La limitación del recurso hídrico provocó reducción del potencial de agua (Ψ_a) en las plantas de jitomate evaluadas, y en consecuencia se redujo el potencial osmótico (Ψ_o), manteniendo la turgencia del tejido (valores positivos del potencial de presión (Ψ_p)) que pueden indicar ajuste osmótico. La fotosíntesis en los tratamientos Cid-100 y Cid-50 fue superior en la etapa uno comparado con Mali-100 y Mali-50, Mali-100 tuvo la mayor tasa fotosintética en la etapa 2. Asimismo, Los tratamientos Mali-100 y Mali-50 presentaron

una mayor tasa de transpiración en la tercera etapa que corresponde a la cosecha de los frutos.

La conductancia no resultó afectada por efecto de la disminución del Ψ_a en ambos materiales de jitomate, y la acumulación de prolina fue estadísticamente diferente en el tratamiento CID-50. Se encontró una mayor concentración de azúcares totales en los tratamientos de 50% de humedad aprovechable. La disminución del recurso hídrico hasta el 50% provocó una mayor acumulación de glucosa y fructosa en el sexto grado de madurez en pericarpios de jitomate, mientras que la sacarosa estuvo prácticamente ausente.

Los tratamientos de 50% de humedad aprovechable incrementaron la concentración de licopeno en los frutos de ambos materiales de jitomate. Con respecto al rendimiento, los tratamientos Mali-50 y Mali-100 no mostraron diferencias estadísticas pero Cid-100 fue superior estadísticamente a Cid-50, Mali-100 y Mali-50. De tal forma, los resultados sugieren que con la disminución del recurso hídrico en plantas de jitomate como las estudiadas en esta investigación se puede: A) Disminuir y ahorrar la cantidad de agua de aproximadamente 12 000 L en 96 plantas, B) Disminuir el costo de inversión (fertilizantes), C) Aumentar la concentración de compuestos bioactivos y D) Una mayor rentabilidad del cultivo.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, E., Fereres, T., & Hsiao, C. (1976). Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. *Plant Physiology*, *64*, 476–480.
- Agostini, L. R., Moron-Jimenez, M. J., Ramon, A. N., & Ayala-Gómez, A. (2004). Determinación de la capacidad antioxidante de flavonoides en frutas y verduras frescas y tratadas térmicas. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, *54*(1), 89–92.
- Anagnostopoulou, M. A., Kefalas, P., Kokkalou, E., Assimopoulou, A. N., & Papageorgiou, V. P. (2005). Analysis of antioxidant compounds in sweet orange peel by HPLC–diode array detection–electrospray ionization mass spectrometry. *Biomedical Chromatography*, *19*, 138–148.
- Angeles-Núñez, J. G., Herrera-Corredor, C., & Martínez-Martínez, T. O. (2014). Importancia de la isoforma-1 de la sacarosa sintasa en el metabolismo del carbono durante el desarrollo de la semilla de *Arabidopsis thaliana*. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, *5*(5), 727–739.
- Artus, N. N., Uemura, M., Steponkus, P. L., Gilmour, S. J., Lin, C., & Thomashow, M. F. (1996). Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* COR15a gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *93*(23), 13404–13409.
- ASERCA. (1998). Jitomate y Soya. *Revista Claridades Agropecuarias*, *68*, 1–28.
- Ashraf, M., & Foolad, M. (2007). Roles of Glycine Betaine and Proline in Improving Plant Abiotic Stress Resistance. *Environmental and Experimental Botany*, *59*(2), 206–216.

- Audesirk, T., & Audesirk, G. (1998). *Biología general* (28a ed.). México, D. F.: Pearson Educación.
- Baker, J., Steel, C., & Dure, L. (1988). Sequence and characterization of LEA proteins and their genes from cotton. *Plant Molecular Biology*, *11*, 277–291.
- Barrs, H. D., Freeman, B., Blackwell, J., & Ceccato, R. D. (1970). Comparisons of leaf water potential and xylem water potential in tomato plants. *Australian Journal of Biological Sciences*, *23*(2), 485–488.
- Bartels, D., & Sunkar, R. (2005). Drought and Salt Tolerance in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *24*(1), 23–58. <https://doi.org/10.1080/07352680590910410>
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, *39*(1), 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Bautista, M. N., Chavarin, P. C., & Valenzuela, E. F. (2008). Producción en invernadero. En *Jitomate: Tecnología para su producción en invernadero*. (2da ed., pp. 45–50). Texcoco. Edo. De México.
- Beauvoit, B. P., Colombie, S., Monier, A., Andrieu, M.-H., Biais, B., Benard, C., Gibon, Y. (2014). Model-Assisted Analysis of Sugar Metabolism throughout Tomato Fruit Development Reveals Enzyme and Carrier Properties in Relation to Vacuole Expansion. *The Plant Cell*, *26*(8), 3224–3242. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.127761>
- Bedascarrasbure, E., Maldonado, L., Álvarez, A., & Rodríguez, E. (2004). Contenido de fenoles y flavonoides del propoleos argentino. *Acta Farmacéutica Bonaerense*, *23*, 369–372.
- Belitz, H. D., & Grosch, W. (1997). *Química de los alimentos* (2da ed.). Acriba Editorial.

- Bertelli, F., Corrales, E., Guerrero, C., Ariza, M., Pliego, F., & Valpuesta, V. (1995). Salt stress increases ferredoxin-dependent glutamate synthase activity and protein level in the leaves of tomato. *Plant Physiology*, *93*, 259–264.
- Borguini, R. G., & Torres, E. A. F. D. (2009). Tomatoes and tomato products as dietary sources of antioxidants. *Food Research International*, *25*, 313–325.
- Bors, W., Heller, W., Michel, C., & Saran, M. (1990). Flavonoids as antioxidants: Determination of radical-scavenging efficiencies. *Methods in Enzymology*, *186*, 343–355.
- Boyer, J. S., & Bowen, B. L. (1970). Inhibition of oxygen evolution in chloroplast isolated from leaves with low water potential. *Plant Physiology*, *45*, 612–615.
- Brand, W. W., Cuvelier, M. E., & Berset, C. (1995). Use of the method to evaluate antioxidant activity. *Lebensmittel Wissenschaft and Technologie*, *28*(5), 25–30.
- Camilloni, I. (2008). Cambio Climático. *Ciencia Hoy*, *18*(103), 43–49.
- Chapin, F. S. (1991). Integrated responses of plants to stress. *Bioscience*, *41*, 29–35.
- Charles-Edwards, D. A., Doley, D., & Rimmington, G. M. (1986). *Modelling Plant Growth and Development*. Sidney, Australia: Academic Press.
- Chen, J.-B., Wang, S.-M., Jing, R.-L., & Mao, X.-G. (2009). Cloning the Pvp5CS gene from common bean (*Phaseolus vulgaris*) and its expression patterns under abiotic stresses. *Journal of Plant Physiology*, *166*(1), 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.02.010>
- Chen, X.-M., Tait, A. R., & Kitts, D. D. (2017). Flavonoid composition of orange peel and its association with antioxidant and anti-inflammatory activities. *Food Chemistry*, *218*, 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.09.016>

- Christmann, A., Weiler, E. W., Steudle, E., & Grill, E. (2007). A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage: Hydraulic signalling of water shortage. *The Plant Journal*, 52(1), 167–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03234.x>
- Ciruelos, A., De la Torre, R., González, C., Arenas, A., & López, J. (2003). Estudio comparativo del contenido en pigmentos carotenoides en variedades de distinto ciclo vegetativo de tomate de industria. *Actas Horticulturae*, 39, 361–362.
- Comisión Nacional del Agua. (2017). Comisión Nacional del Agua. Recuperado a partir de <http://www.gob.mx/conagua/articulos/que-es-el-agua-renovable?idiom=es>
- Comisión Nacional del Agua, (primero). (2011). Estadísticas del agua en México, edición 2011. Recuperado a partir de <http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Publicaciones/Publicaciones/SGP-1-11-EAM2011.pdf>
- Conde, N. (2014). Food highest in lycopene. Nutrition Data USDA Nutrient Database version SR-21. Recuperado a partir de <http://nutritiondata.self.com/foods-000137000000000000000000-4w.html>.
- Cortes-Penagos, C. J., Cazares-Romero, A., Flores-Álvarez, L. J., Yahuaca-Juárez, B., & Padilla-Ramírez, J. S. (2016). Actividad antioxidante en cinco variedades de *Psidium guajava* L. *Agroproductividad*, 9(4), 41–46.
- Cristo, E., González, M. C., Cárdenas, R. M., & Pérez, N. (2001). Evaluación de la tolerancia a la salinidad en el estado juvenil de tres nuevas líneas de arroz (*Oryza sativa* L.) utilizando marcadores morfoagronómicos. *Cultivos Tropicales*, 22(2), 43–45.
- Cuartero, J., Bolarín, M. C., Asíns, M. J., & Moreno. (2006). Increasing salt tolerance in the tomato. *Journal of Experimental Botany*, 57(5), 1045–1058. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj102>

- Davis, A. R., Fish, W. W., & Perkins-Veazie, P. (2003). A Rapid Hexane-free Method for Analyzing Lycopene Content in Watermelon. *Journal of Food Science*, 68(1), 328–332.
- Davis, J. N., & Hobson, G. E. (1981). The constituents of tomato fruit. The influence of environment, nutrition and genotype. *Crit. Rev. Food Science Nutrition*, 15, 205–280.
<https://doi.org/10.1080/10408398109527317>
- Del Amor, F. M., Martínez, V., & Cerda, A. (2001). Salt tolerance of tomato plants as affected by stage of plant development. *HortScience*, 36(7), 1260–1263.
- Di Mascio, P., Kaiser, S., & Sies, H. (1989). Lycopene as the Most Efficient Biological Carotenoid Singlet Oxygen Quencher. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 274(2), 532–538.
- Díaz, P., Borsani, O., & Monza, J. (1999). Acumulación de prolina en plantas en respuestas al estrés osmótico. *Agrociencia*, 3(1), 1–0.
- Dure, P., Crouch, M., Ho, T. H., Mundy, J., Quatrano, R., Thomas, T., & Sung, Z. R. (1989). Common aminos acid sequence domains among the LEA proteins of higher plants. *Plant Molecular Biology*, 12, 475–486.
- Espinoza, F. H. R., Gutiérrez, R. L. V., Amador, B. M., Morales, F. A. B., & Montiel, L. G. H. (2014). Respuesta diferencial a la salinidad de genotipos de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en primeras etapas fenológicas. *Revista Terra Latinoamericana*, 32(4), 311–323.
- Esquinas-Alcázar, J., & Nuez, V. F. (1995). Anatomía y fisiología de la planta. En *El cultivo del jitomate* (p. 793). Mundi Prensa.
- Fonseca, A. (2006). Cuarto seminario internacional de producción de cultivos en invernadero (pp. 1–8). Monterrey Nuevo León.

- Foolad, M. R. (2007). Genome Mapping and Molecular Breeding of Tomato. *International Journal of Plant Genomics*, 2007, 1–52. <https://doi.org/10.1155/2007/64358>
- Formica, J. V., & Regelson, W. (1995). Review of the biology of quercetin and related flavonoids. *Food Chemistry Toxicology*, 33, 1061–1080.
- Fuentes-Yangué, J. L. (2001). *Iniciación a la botánica*. México.: Mundi-Prensa México.
- Galau, G. A., Hughes, D. W., & Dure, L. (1986). Abscisic acid induction of cloned cotton late embryogenesis abundant (LEA) mRNAs. *Plant Molecular Biology*, 7, 155–170.
- García López, A., Cun González, R., & Montero San José, L. (2010). Efecto de la hora del día en el potencial hídrico foliar del sorgo y su relación con la humedad en el suelo. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias*, 19(3), 07–11.
- Giovannucci, E. (1999). Tomatoes, tomato-based products, lycopene, and cancer: review of the epidemiologic literature. *Journal of the national cancer institute*, 91(4), 317–331.
- González-Sánchez, T., Delgado-Alvarado, A., Herrera-Cabrera, B. E., & Pérez-Luna, G. (2016). Efecto del proceso de deshidratación en el color y compuestos bioactivos de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Agroproductividad*, 9(4), 33–40.
- Goykovic, C. V., & Saavedra, del R. G. (2007). Algunos efectos de la salinidad en el cultivo del tomate y prácticas agronómicas de su manejo. *Idesia (Arica)*, 25(3), 47–58.
- Hare, P., Cress, W., & Van Staden, J. (1998). Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environment*, 21, 535–553.
- Hernández, D. C., Calzada, R. T., Arriaga, O. E., Avila, J. A., & Hernández, A. F. (2007). Evaluación de un método para medir fotosíntesis en mezquite (*Prosopis glandulosa*). *Revista Chapingo Serie Zonas Aridas*, 6, 185–190.

- Ho, L. C. (1996). The mechanism of assimilate partitioning and carbohydrate compartmentation in fruit in relation to the quality and yield of tomato. *Journal of Experimental Botany*, *47*, 1239–1243.
- Hsiao, T., & Xu, L. K. (2000). Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Experimental Botany*, *51*, 1595–1616.
- Hu, C., Zawistowski, J., Ling, W., & Kitts, D. D. (2003). Black Rice (*Oryza sativa* L.) Pigmented Fraction Suppresses both Reactive Oxygen Species and Nitric Oxide in Chemical and Biological Model Systems. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *51*(18), 5271–5277. <https://doi.org/10.1021/jf034466n>
- Huang, Y.-X., Yin, Y.-G., Sanuki, A., Fukuda, N., Ezura, H., & Matsukura, C. (2015). Phosphoenolpyruvate carboxykinase (PEPCK) deficiency affects the germination, growth and fruit sugar content in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, *96*, 417–425. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.08.021>
- Ilahy, R., Hdider, C., Lenucci, M. S., Tlili, I., & Dalessandro, G. (2011). Phytochemical composition and antioxidant activity of high-lycopene tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars grown in Southern Italy. *Scientia Horticulturae*, *127*(3), 255–261. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.10.001>
- Ingram, J., & Bartels, D. (1996). The molecular basic of dehydration tolerance. *Plant Physiology*, *47*, 377–403.
- Inzé, D., & Van-Montagu, M. (1995). Oxidative stress in plant. *Biotechnology*, *6*, 153–158.
- Jáuregui, A. M. M., Ramos-Escudero, F., Ureta, C. A.-O., Castañeda, B. C., & Caparó, F. L. (2009). Evaluación de compuestos con actividad biológica en cáscara de camu,

- guinda, tomate de árbol y carambola, cultivadas en Perú. *Sociedad Química del Perú*, 75, 431–438.
- Jimenez, A., Creissen, G., Kular, B., Firmin, J., Robinson, S., Verhoeven, M., & Mullineaux, P. (2002). Changes in oxidative processes and components of the antioxidant system during tomato fruit ripening. *Planta*, 214(5), 751–758.
<https://doi.org/10.1007/s004250100667>
- Kirkham, M. B. (2004). Principles of soil and plant water relations. New York: Academic Press.
- Kramer, P. J. (1980). Drought, stress and the origin of adaptation. En *Adaptations of plants to water and high temperature stress* (pp. 7–20). New York: Wile & Sons.
- Kühnau, J. (1976). The Flavonoids. A class of semi-essential food components: their role in human nutrition. *World Rev. Nutr. Diet.*, 24, 117–190.
- Kumar, S., Titov, S., Mofazzal, M., Siddika, A., Sultana, S., & Shahidul, H. (2009). Phenotypic and genotypic screening of rice genotypes at seedling stage for salt tolerance. *Global Journal of Biotechnology & Biochemistry*, 4(2), 126–131.
- Lamz-Piedra, A., & González-Cepero, M. C. (2013). La salinidad como problema en la agricultura: la mejora vegetal una solución inmediata. *Cultivos Tropicales*, 34(4), 31–42.
- Langridge, P. (2006). Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Briefings in Functional Genomics and Proteomics*, 4(4), 343–354.
<https://doi.org/10.1093/bfgp/eli005>
- Levy, J., & Sharoni, Y. (2004). The Functions of Tomato Lycopene and Its Role in Human Health. *American Botanical Council*, 62, 49–56.

- Li, L., Shi, Z.-Y., Li, L., Shen, G.-Z., Wang, X.-Q., An, L.-S., & Zhang, J.-L. (2010). Overexpression of ACL1 (abaxially curled leaf 1) Increased Bulliform Cells and Induced Abaxial Curling of Leaf Blades in Rice. *Molecular Plant*, 3(5), 807–817. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq022>
- Li, M., Feng, F., & Cheng, L. (2012). Expression Patterns of Genes Involved in Sugar Metabolism and Accumulation during Apple Fruit Development. *PLoS ONE*, 7(3), e33055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033055>
- Lissarre, M., Ohta, M., Sato, A., & Miura, K. (2010). Cold-responsive gene regulation during cold acclimation in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 5(8), 948–952. <https://doi.org/10.4161/psb.5.8.12135>
- Liu, X., Li, M., Liu, K., Tang, D., Sun, M., Li, Y., Cheng, Z. (2016). *Semi-Rolled Leaf2* modulates rice leaf rolling by regulating abaxial side cell differentiation. *Journal of Experimental Botany*, 67(8), 2139–2150. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw029>
- Livingston, D. P., Premakumar, R., & Tallury, S. P. (2006). Carbohydrate partitioning between upper and lower regions of the crown in oat and rye during cold acclimation and freezing. *Cryobiology*, 52(2), 200–208. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2005.11.001>
- López-Ordaz, A., Trejo-López, C., Peña-Valdivia, C. B., Ramírez-Ayala, C., Tijerina-Chavez, L., & Carrillo-Salazar, J. A. (2008). Secado parcial de la raíz de jitomate: efectos en la fisiología de la planta y calidad de fruto. *Agricultura técnica en México*, 34(3), 297–302.
- Martínez-Barajas, E. (2003). Análisis de la acumulación de azúcares en pericarpios de dos genotipos silvestres de jitomate (*Lycopersicon esculentum*). *Agrociencia*, 37, 363–370.

- Martínez-Valverde, I., Periago, M. J., Provan, G., & Chesson, A. (2003). Phenolic compounds, lycopene and antioxidant activity in commercial varieties of tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Science of Food and Agriculture*, 82, 323–330. <https://doi.org/10.1002/jsfa.1035>
- Martinoia, E., Maeshima, M., & Neuhaus, H. E. (2006). Vacuolar transporters and their essential role in plant metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 58(1), 83–102. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl183>
- Maruyama, K., Takeda, M., Kidokoro, S., Yamada, K., Sakuma, Y., Urano, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. (2009). Metabolic Pathways Involved in Cold Acclimation Identified by Integrated Analysis of Metabolites and Transcripts Regulated by DREB1A and DREB2A. *Plant Physiology*, 150(4), 1972–1980. <https://doi.org/10.1104/pp.109.135327>
- Miura, K., Sato, A., Shiba, H., Kang, S. W., Kamada, H., & Ezura, H. (2012). Accumulation of antioxidants and antioxidant activity in tomato, *Solanum lycopersicum*, are enhanced by the transcription factor SlICE1. *Plant Biotechnology*, 29(3), 261–269. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.12.0303b>
- Mock, H.-P., Keetman, U., Kruse, E., Rank, B., & Grimm, B. (1998). Defense responses to tetrapyrrole-induced oxidative stress in transgenic plants with reduced uroporphyrinogen decarboxylase or coproporphyrinogen oxidase activity. *Plant Physiology*, 116(1), 107–116.
- Moghaieb, R. E. A., Saneoka, H., Ito, J., & Fujita, K. (2001). Characterization of salt tolerance in tomato plant in terms of photosynthesis and water relations. *Soil Science and Plant Nutrition*, 47(2), 377–385. <https://doi.org/10.1080/00380768.2001.10408400>
- Molyneux, P. (2004). The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity. *Songklanakarin J. Sci. Technol*, 26(2), 211–219.

- Monardes, H. (2009). Importancia económica del cultivo en la región, país y el mundo. *Manual de cultivo de tomate (Lycopersicon esculentum Mill.)*, 5.
- Moreno, L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179–191.
- Morgan, J. M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Rev. Plant Physiology*, 35, 299–319.
- Nagata, M., & Yamashita, I. (1992). Simple method for simultaneous determination of chlorophyll and carotenoids in tomato fruit. *J. Japan. Soc. Food Sci. Technol*, 39(10), 925–928.
- Nobel, N. P. (1991). *Physicochemical and environmental*. New York: Academic Press.
- Novelina, Novizar, N., & M. Reza, A. (2016). The Improvement Lycopene Availability and Antioxidant Activities of Tomato (*Lycopersicum esculentum*, Mill) Jelly Drink. *Agriculture and Agricultural Science Procedia*, 9, 328–334.
- Nuez, F., Rodríguez, J., Tello, J., & Cuartero, B. (1995). *El cultivo del tomate*. España: Mundi Prensa.
- Omoni, A. O., & Aluko, R. E. (2005). The anti-carcinogenic and anti-atherogenic effects of lycopene. *Trends in Food Science and Technology*, 16, 344–350.
- Pereyra Cardozo, M., & Quiriban, A. (2014). Las proteínas en la tolerancia al estrés hídrico en plantas. *SEMIÁRIDA*, 24(1), 55–67.
- Pereyra, S. (2015). Laboratorio de Fisiología Vegetal. Recuperado a partir de <http://sebapereyra.wixsite.com/lfv-aulavirtual/osmorregulacion>
- Pool-Zobel, B. L., Bub, A., Müller, H., Wollowski, I., & Rechkemmer, G. (1997). Consumption of vegetables reduces genetic damage in humans: first results of a human intervention trial with carotenoid-rich foods. *Carcinogenesis*, 18(9), 1847–1850.

- Ramírez, H., Herrera-Gómez, B., Benavides-Mendoza, A., Rancaño-Arriola, J. H., Álvarez-Mares, V., Amado-Ramírez, C., & Martínez-Osorio, A. (2010). Prohexadiona de calcio incrementa la capacidad antioxidante, el contenido de licopeno y la actividad enzimática en frutos de tomate floradade. *Revista Chapingo. Serie horticultura*, 16(3), 155–160.
- Repo de Carrasco, R., & Encina Zelada, C. R. (2008). Determinación de la capacidad antioxidante y compuestos bioactivos de frutas nativas peruanas. *Revista de la Sociedad Química del Perú*, 74(2), 108–124.
- Reynaldo, I. M., Pérez, I., Jerez, E., & others. (2002). Efectos del estrés hídrico en la asimilación del nitrógeno en plantas de tomate CV INCA 9-1. *Cultivos Tropicales*, 23(2), 47–51.
- Rolland, F., Baena-Gonzalez, E., & Sheen, J. (2006). Sugar Sensing and Signaling in Plants: Conserved and Novel Mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 675–709. <https://doi.org/DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441>
- Sadler, G., Davis, J., & Dezman, D. (1990). Rapid extraction of lycopene and β -carotene from reconstituted tomato paste and pink grapefruit homogenate. *Food Science*, 55(5), 140–1461.
- Salisbury, F. B., & Ross, C. W. (2000). *Fisiología de las plantas* (Vol. 3). Madrid, España: Thomson Editores.
- Samaras, Y., Bressan, R. A., Csonka, L. N., García-Rios, M. G., Paino, D., Urzo, M., & Rhodes, D. (1995). Proline accumulation during drought and salinity. En *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation* (N. Smirnov., pp. 161–187). Bios Scientific Publishers.

- Sánchez, M. (2010). Fotosíntesis = Evolución más Teoría Cuántica. Recuperado a partir de <http://curiosidadesdelamicrobiologia.blogspot.mx/2010/02/fotosintesis-evolucion-teoria-cuantica.html>
- SAS, I. (2002). Statistical Analysis System, Versión 9.0.
- Schultze, E. D. (1986). Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and the soil. *Annu. Rev. Plant Physiology*, (37), 247–274.
- Shi, J., & Maguer, M. L. (2000). Lycopene in Tomatoes: Chemical and Physical Properties Affected by Food Processing. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 40(1), 1–42. <https://doi.org/10.1080/10408690091189275>
- SIAP. (2013). Produce México 39.5 toneladas de jitomates por cada hectárea. Recuperado a partir de <http://www.gob.mx/siap/prensa/produce-mexico-39-5-toneladas-de-jitomates-por-cada-hectareas-38657>
- SIAP. (2015, abril 10). Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, México. Recuperado a partir de <http://www.siap.gob.mx/tomate-rojo-jitomate/>
- Skriver, K., & Mundy, J. (1990). Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress. *The Plant Cell*, 2(6), 503.
- Smirnoff, N., & Cumbes, Q. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28, 1057–1060.
- Souza, L. M. de, Ferreira, K. S., Chaves, J. B. P., & Teixeira, S. L. (2008). L-Ascorbic acid, β -carotene and lycopene content in papaya fruits (*Carica papaya*) with or without physiological skin freckles. *Scientia Agricola*, 65(3), 246–250.
- Stajčić, S., Četković, G., Čanadanović-Brunet, J., Djilas, S., Mandić, A., & Četojević-Simin, D. (2015). Tomato waste: Carotenoids content, antioxidant and cell growth activities. *Food Chemistry*, 172, 225–232. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.09.069>

- Sun, H.-J., Uchii, S., Watanabe, S., & Ezura, H. (2006). A Highly Efficient Transformation Protocol for Micro-Tom, a Model Cultivar for Tomato Functional Genomics. *Plant and Cell Physiology*, 47(3), 426–431. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci251>
- Tadeo, D., & Tudela, F. R. (1993). Respuestas y adaptaciones de las plantas al estrés. En *Fisiología y bioquímica vegetal* (p. 538). Valencia, España: McGRAW-HILL.
- Tahi, H., Wahbi, S., Wakrim, R., Aganchich, B., Serraj, R., & Centritto, M. (2007). Water relations, photosynthesis, growth and water-use efficiency in tomato plants subjected to partial rootzone drying and regulated deficit irrigation. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 141(2), 265–274. <https://doi.org/10.1080/11263500701401927>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (1988). *Water and Plant Cells* (2nd ed., pp. 78–79). Sunderland, Massachusetts: SinauerAssociates, Inc. Publisher.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). *Water Potential* (5th ed., p. 74). Sunderland, Massachusetts: SinauerAssociates Inc. Publisher.
- Tenorio López, F. A., del Valle Mondragón, L., & Pastelín Hernández, G. (2006). Los flavonoides y el sistema cardiovascular: ¿Pueden ser una alternativa terapéutica? *Archivos de cardiología de México*, 76, 33–45.
- Van de Vooren, J., Welles, G. W. H., & Hayman, G. (1986). *Glasshouse crop production*. (ATHERTON, J. G.; RUDICH, J.). London, England. Chapman and Hall.
- Vaughn-Katherine, L. S., Clausen Edgar, C., King Jerry, W., Howard Luke, R., & Julie, C. D. (2008). Extraction conditions affecting supercritical fluid extraction (SFE) of lycopene from watermelon. *Bioresource Technology*, 99(16), 7835–7841. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2008.01.082>

- Velázquez-Márquez, S., Conde-Martínez, V., Trejo, C., Delgado-Alvarado, A., Carballo, A., Suárez, R., Trujillo, A. R. (2015). Effects of water deficit on radicle apex elongation and solute accumulation in *Zea mays* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, *96*, 29–37. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.07.006>
- Velioglu, Y. S., Mazza, G., Gao, L., & Oomah. (1998). Antioxidant Activity and Total Phenolics in Selected Fruits, Vegetables, and Grain Products. *Journal of Agricultural Food Chemistry*, *46*, 4113–4117.
- Viola, R., & Davies, H. V. (1992). A microplate reader assay for rapid enzymatic quantification of sugars in potato tubers. *Potato Research*, *35*(1), 55–58.
- Weber, H., Borisjuk, L., Heim, U., Sauer, N., & Wobus, U. (1997). A role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a hexose and a sucrose carrier in fava bean seeds. *The Plant Cell*, *9*(6), 895–908.
- Whitman, F. F., Blaydes, D. F., & Devlin, R. M. (1971). Experiments in plant physiology. *Van Nostrand Reinhold Company*, 245.
- Willcox, J. K., Ash, S. L., & Catignani, G. L. (2004). Antioxidants and Prevention of Chronic Disease. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, *44*(4), 275–295. <https://doi.org/10.1080/10408690490468489>
- Willis, M. S., & Wians, F. H. (2003). The role of nutrition in preventing prostate cancer: a review of the proposed mechanism of action of various dietary substances. *Clinica Chimica Acta*, *330*(1–2), 57–83. [https://doi.org/10.1016/S0009-8981\(03\)00048-2](https://doi.org/10.1016/S0009-8981(03)00048-2)
- Winsor, G. W., Davis, J. N., & Massey, D. M. (1962). Composition of tomato fruit. III. Juices from whole fruit and locules at different stages of ripeness. *J. Sci. Food Agr.*, *13*, 108–115.

- Yanishlieva-Maslarova, N. V. (2001). Inhibición de la oxidación. En *Antioxidantes de los alimentos. Aplicaciones prácticas*. (pp. 23–68). Zaragoza: Edit. ACRIBIA.
- Yelle, S., Hewitt, J. D., Robinson, N. L., Damon, S., & Bennett, A. B. (1988). Sink Metabolism in Tomato Fruit. *Plant Physiology*, *87*, 737–740.
- Young, T. E., Juvik, J. A., & Sullivan, J. G. (1993). Accumulation of the Components of Total Solids in Ripening Fruits of Tomato. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, *118*(2), 286–292.
- Zhu, J. K. (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, *2002*, *53*, 247–273.
- Zhu, J.-K. (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, *6*(5), 441–445. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00085-2](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00085-2)
- Ziska, L. H., & Bunce, J. A. (1997). Influence of increasing carbon dioxide concentration on the photosynthetic and growth stimulation of selected C4 crops and weeds. *Photosynthesis Research*, *54*(3), 199–208.

VIII. APÉNDICE

Apéndice 1. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en tres etapas de desarrollo del cultivo de jitomate, los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

Etapa fenológica	Tratamiento	Potencial Hídrico (-MPa)		Potencial Osmótico (-MPa)		Potencial de presión (MPa)				
1 Primera floración	MALI-100	-0.236	\pm 0.0154	b	-0.551	\pm 0.008	c	0.315	\pm 0.012	b
	MALI-50	-0.372	\pm 0.0136	a	-0.678	\pm 0.014	b	0.306	\pm 0.023	b
	CID-100	-0.248	\pm 0.0166	b	-0.623	\pm 0.015	b	0.375	\pm 0.021	ab
	CID-50	-0.368	\pm 0.0122	a	-0.790	\pm 0.015	a	0.422	\pm 0.019	a
2 Formación del fruto	MALI-100	-0.280	\pm 0.0174	b	-0.591	\pm 0.005	a	0.311	\pm 0.016	ab
	MALI-50	-0.376	\pm 0.0132	a	-0.640	\pm 0.033	a	0.264	\pm 0.043	b
	CID-100	-0.142	\pm 0.0122	c	-0.574	\pm 0.028	a	0.432	\pm 0.025	a
	CID-50	-0.314	\pm 0.0088	b	-0.661	\pm 0.032	a	0.347	\pm 0.035	ab
3 Cosecha	MALI-100	-0.316	\pm 0.0223	bc	-0.599	\pm 0.013	b	0.283	\pm 0.028	a
	MALI-50	-0.392	\pm 0.0044	a	-0.697	\pm 0.013	a	0.305	\pm 0.011	a
	CID-100	-0.252	\pm 0.0185	c	-0.585	\pm 0.017	b	0.333	\pm 0.025	a
	CID-50	-0.360	\pm 0.0127	ab	-0.730	\pm 0.031	a	0.370	\pm 0.043	a

Letras distintas dentro de etapa fenológica y variable fisiológica indican diferencias estadísticas significativas con una $p \leq 0.05$.

Apéndice 2. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en tres etapas de desarrollo del cultivo de jitomate, los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

Etapa fenológica	Tratamiento	Conductancia Estomática (mmoles $m^{-2} s^{-2}$)		Transpiración (mmoles $m^{-2} s^{-2}$)		Tasa De Fijación de CO ₂ (μ moles $m^{-2} s^{-2}$)				
1 Primera floración	MALI-100	299.92	\pm 23.47	a	2.52	\pm 0.10	a	11.54	\pm 0.840	b
	MALI-50	328.92	\pm 20.98	a	2.38	\pm 0.11	ab	11.25	\pm 0.155	b
	CID-100	326.53	\pm 3.60	a	1.96	\pm 0.13	b	16.32	\pm 0.432	a
	CID-50	313.45	\pm 4.54	a	2.12	\pm 0.11	ab	15.27	\pm 0.522	a
2 Formación del fruto	MALI-100	345.40	\pm 20.16	a	3.04	\pm 0.28	a	16.54	\pm 0.740	a
	MALI-50	383.20	\pm 38.61	a	2.66	\pm 0.10	a	19.49	\pm 1.320	a
	CID-100	352.20	\pm 49.62	a	2.74	\pm 0.25	a	18.78	\pm 1.354	a
	CID-50	226.80	\pm 52.51	a	1.56	\pm 0.26	b	12.89	\pm 1.674	b
3 Cosecha	MALI-100	493.20	\pm 45.79	ab	4.56	\pm 0.30	a	11.70	\pm 1.150	b
	MALI-50	440.00	\pm 28.22	b	3.56	\pm 0.31	b	19.47	\pm 1.769	a
	CID-100	613.40	\pm 50.20	a	3.14	\pm 0.12	bc	14.04	\pm 2.099	ab
	CID-50	486.00	\pm 41.68	ab	2.34	\pm 0.15	c	15.44	\pm 2.119	ab

Letras distintas dentro de etapa fenológica y variable fisiológica indican diferencias estadísticas significativas con una $p \leq 0.05$.

Apéndice 3. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la concentración de Prolina de tejido foliar, en tres etapas de desarrollo del cultivo de jitomate, los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

Etapa fenológica	Tratamiento	Prolina $\mu\text{moles g P.F.}$			
1 Primera floración	MALI-100	1.72908	\pm	0.115	a
	MALI-50	2.11222	\pm	0.104	a
	CID-100	2.21802	\pm	0.205	a
	CID-50	2.20556	\pm	0.118	a
2 Formación del fruto	MALI-100	2.48119	\pm	0.209	b
	MALI-50	2.45256	\pm	0.499	b
	CID-100	2.44907	\pm	0.355	b
	CID-50	4.22829	\pm	0.295	a
3 Cosecha	MALI-100	2.13739	\pm	0.311	b
	MALI-50	3.39333	\pm	0.540	b
	CID-100	1.84574	\pm	0.098	b
	CID-50	6.21258	\pm	0.545	a

Letras distintas dentro de etapa fenológica y variable fisiológica indican diferencias estadísticas significativas con una $p \leq 0.05$.

Apéndice 4. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la concentración de licopeno en pericarpio de jitomate reflejado en el sexto grado de madurez, los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

Tratamiento	Licopeno			
	$\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} \text{ P.F.}$			
MALI-100	3.960	\pm	0.12	b
MALI-50	6.714	\pm	0.44	a
CID-100	4.290	\pm	0.51	b
CID-50	6.254	\pm	0.32	a

Letras distintas dentro de la misma columna indica diferencias estadísticas significativas con valor de $p \leq 0.05$.

Apéndice 5. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la concentración de azúcares totales en pericarpio de jitomate reflejado en el sexto grado de madurez. Los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

Tratamiento	Azúcares totales					
	mg g ⁻¹ P.F.			mg g ⁻¹ P.S.		
MALI-100	22.2056	\pm 3.116	b	311.941	\pm 8.640	b
MALI-50	34.8741	\pm 1.136	ab	444.955	\pm 21.76	a
CID-100	32.9074	\pm 3.192	ab	277.312	\pm 27.245	b
CID-50	43.5596	\pm 5.702	a	437.726	\pm 25.116	a

Letras distintas dentro de la misma columna indican diferencias estadísticas significativas con una $p \leq 0.05$.

Apéndice 6. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la concentración de azúcares específicos en frutos de jitomate, reflejado en el sexto grado de madurez. Los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

		Azúcares específicos								
		Glucosa		Fructosa		Sacarosa				
$\mu\text{moles g}^{-1}$ P.F.	Mali-100	185.71	\pm 20.94	b	246.68	\pm 32.96	ab	44.13	\pm 4.051	a
	Mali-50	236.12	\pm 15.24	b	391.74	\pm 43.54	a	32.26	\pm 2.881	ab
	Cid-100	225.38	\pm 11.95	b	179.1	\pm 17.19	b	25.06	\pm 2.168	b
	Cid-50	378.6	\pm 21.47	a	305.46	\pm 31.61	ab	31.02	\pm 1.547	b
$\mu\text{moles g}^{-1}$ P.S.	Mali-100	3049.6	\pm 28.96	b	2943.9	\pm 172.8	c	211.4	\pm 18.87	a
	Mali-50	3459.2	\pm 48.93	ab	3900.9	\pm 179.6	bc	174.3	\pm 18.06	a
	Cid-100	4054.2	\pm 36.22	ab	4628.7	\pm 300.4	b	146.4	\pm 10.82	a
	Cid-50	5179.6	\pm 36.84	a	5915.6	\pm 223.2	a	137.2	\pm 17.53	a

Letras distintas dentro de la variable fisiológica indica diferencias estadísticas significativas con valor de $p \leq 0.05$.

Apéndice 7. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en la actividad antioxidante (DPPH) en frutos de jitomate reflejado en el sexto grado de madurez. Los resultados son el promedio de 5 repeticiones \pm el error estándar.

Tratamientos	Actividad antioxidante		
MALI-100	38.7759	\pm 1.400	c
MALI-50	56.8027	\pm 4.547	b
CID-100	26.2279	\pm 4.773	c
CID-50	83.3547	\pm 3.1796	a

Letras distintas dentro de la variable fisiológica indica diferencias estadísticas significativas con valor de $p \leq 0.05$.

Apéndice 8. Efecto de dos tratamientos de humedad aprovechable en el rendimiento del cultivo de jitomate, expresado en Kg /planta. Los resultados son el promedio de 10 repeticiones \pm el error estándar.

Tratamiento	Kg / planta	Kg / m ²	Kg / ha	
Mali-100	2.60 \pm 0.21	7.8	78000	a
Mali-50	1.94 \pm 0.13	5.82	58200	b
Cid-100	5.15 \pm 0.25	15.45	154500	c
Cid-50	3.97 \pm 0.12	11.91	119100	c

Letras distintas dentro de la columna indica diferencias estadísticas significativas con valor de $p \leq 0.05$.