



Variación morfológica en flores de *Capsicum annuum* y *C. chinense* por el incremento de temperatura y CO₂ [†]

[Morphological alterations in flowers of *Capsicum annuum* and *C. chinense* due to increase in temperature and CO₂]

Mauricio Castillo¹, Jade Pereyda-González¹, Fabiola M. Ríos-Bolívar¹, Rubén Andueza-Noh², Laura Yáñez-Espinosa³, Neith Pacheco-López⁴, Emanuel Hernández-Núñez⁵ and René Garruña^{2*}

¹ *Tecnológico Nacional de México / Instituto Tecnológico de Conkal. Av. Tecnológico s/n, CP. 97345, Conkal, Yucatán, México. Email: castillo.mauricio87@gmail.com, jade.pereyda@itconkal.edu.mx, riosfab23@gmail.com*

² *SECIHTI-Instituto Tecnológico de Conkal. Av. Tecnológico s/n, CP. 97345, Conkal, Yucatán, México. Email: ruben.an@itconkal.tecnm.mx, rene.garruna@itconkal.edu.mx*

³ *Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Calle Altair No. 200, Col. del Llano, 78377, San Luis Potosí, SLP., México. Email: lyaneze@uaslp.mx*

⁴ *Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco CIATEJ Unidad Sureste, Parque Científico Tecnológico de Yucatán, Km 5.5 Carretera Sierra Papacal-Chuburná Puerto, CP 97302, Mérida, Yucatán, México. Email: npacheco@ciatej.mx*

⁵ *Instituto Tecnológico Superior de Calkiní. Avenida AH-Canul Sin Número, 24900 Calkiní, Campeche, México. Email: ehernandez@itescam.edu.mx*

*Corresponding author

SUMMARY

Background: Temperature and atmospheric CO₂ concentration strongly influence the biological cycle of plants, particularly during the reproductive stage. These environmental factors have been altered by anthropogenic activity, affecting flower morphology and fertility. **Objective:** To evaluate the floral morphology of *Capsicum annuum* and *C. chinense* under high temperature and elevated CO₂ conditions. **Methodology:** Plants were grown in four controlled-environment chambers: T1 = control (30 °C, 400 µmol mol⁻¹), T2 = 30 °C and 1200 µmol mol⁻¹, T3 = 40 °C and 400 µmol mol⁻¹, and T4 = 40 °C and 1200 µmol mol⁻¹. Morphometric traits of sepals, petals, androecium, and gynoecium were recorded throughout flower development. **Results:** In *C. annuum*, flowers from T2 were larger from the earliest stages, significantly surpassing the other treatments after day 13 and reaching their maximum size on day 19 (19.1 ± 0.27 mm). In *C. chinense*, the same treatment reached its largest size on day 17 (13.3 mm). Elevated CO₂ increased petal and ovary area in both species, whereas high temperature reduced filament length, style width, ovary diameter, and the number of ovules per ovary. It also decreased pollen quantity and viability. In all treatments, flower temperature was higher than ambient air temperature. **Implications:** Elevated CO₂ partially offset the negative effects of heat stress by promoting floral organ growth; however, high temperature impaired reproductive structures and potential fertility. **Conclusion:** Elevated CO₂ enhanced floral development in *Capsicum* species, whereas high temperature reduced pollen viability and reproductive efficiency, potentially limiting fruit set under future climate change scenarios.

Key words: Anthers; cells; ovary; petals; sepals.

RESUMEN

Antecedentes: La temperatura y la concentración atmosférica de CO₂ influyen notablemente en el ciclo biológico de las plantas, especialmente en la etapa reproductiva. Estos factores se han modificado por acciones antropogénicas, afectando la morfología y fertilidad de las flores. **Objetivo:** Evaluar la morfología floral de *Capsicum annuum* y *C. chinense* bajo condiciones de temperatura alta y concentraciones elevadas de CO₂. **Metodología:** Las plantas se cultivaron en cuatro cámaras de crecimiento: T1 = testigo (30 °C, 400 µmol mol⁻¹), T2 = 30 °C y 1200 µmol mol⁻¹,

[†] Submitted December 26, 2023 – Accepted November 4, 2025. <http://doi.org/10.56369/taes.5369>



Copyright © the authors. Work licensed under a CC-BY 4.0 License. <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>
ISSN: 1870-0462.

$T_3 = 40^{\circ}\text{C}$ y $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, y $T_4 = 40^{\circ}\text{C}$ y $1200 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Se registraron variables morfométricas de sépalos, pétalos, androceo y gineceo durante el desarrollo de la flor. **Resultados:** En *C. annuum*, las flores del tratamiento T2 fueron más grandes desde los primeros días, superando estadísticamente a los demás tratamientos a partir del día 13 y alcanzando su máximo tamaño el día 19 (19.1 ± 0.27 mm). En *C. chinense*, el mismo tratamiento alcanzó su máximo tamaño el día 17 (13.3 mm). El CO_2 elevado incrementó el área de pétalos y ovarios en ambas especies. Pero, la temperatura alta redujo el tamaño del filamento, el ancho del estilo, el diámetro del ovario y el número de óvulos; además, disminuyó la cantidad y la viabilidad del polen. En todos los tratamientos la temperatura de las flores fue superior a la del aire. **Implicaciones:** El CO_2 elevado compensó parcialmente los efectos negativos del calor al estimular el crecimiento de órganos florales, pero la temperatura alta afectó estructuras reproductivas y la fertilidad potencial. **Conclusión:** El CO_2 elevado favoreció el desarrollo floral en especies de *Capsicum*, mientras que la temperatura alta redujo la viabilidad del polen y la eficiencia reproductiva, lo que limitó la fructificación en escenarios de cambio climático.

Palabras clave: Anteras; células; ovario; pétalos; sépalos.

INTRODUCCIÓN

La constante amenaza del cambio climático preocupa al sector científico y agrícola, porque impacta directamente en la reproducción, crecimiento y desarrollo de los cultivos (Altieri y Nicholls, 2008). Una de las principales causas del cambio climático son las modificaciones en la temperatura, las cuales aumentan debido a las altas concentraciones de CO_2 en la atmósfera (Lynch *et al.*, 2021). Esto representa un grave problema a nivel mundial, pues pone en riesgo la estabilidad alimentaria de las zonas tropicales, sobre todo en países subdesarrollados (Hernández-Ramírez *et al.*, 2014). México es mundialmente conocido como centro de origen, de domesticación y exportador de diferentes especies de importancia agrícola (Escalera-Ordaz *et al.*, 2019); de los cuales, aproximadamente el 82% se desarrolla en condiciones de temporal (Gómez *et al.*, 2020). Entre los cultivos más destacados se encuentran los del género *Capsicum*, con una gran variedad de recursos fitogenéticos como: *C. annuum* y *C. chinense* (Chiquini-Medina *et al.*, 2019). Pero, el aumento en la temperatura afecta sus procesos biológicos y fisiológicos (Hedhly, 2011), principalmente impacta en el sistema reproductor de las plantas, debido a la sensibilidad térmica durante el desarrollo de la flor (Carvalho *et al.*, 2005). Algunos efectos de las altas temperaturas durante el desarrollo de la flor son el adelanto prematuro en la floración y el desarrollo anormal de las microsporas. Sin embargo, las flores que logran terminar su crecimiento presentan malformaciones en sus estructuras, como el pistilo y los filamentos, lo que conlleva a un alto porcentaje en el aborto de las flores (Erickson y Markhart, 2002). También la alta temperatura tiene efectos a nivel celular modificando la división o el alargamiento celular, o ambos; fuera del rango de la temperatura óptima de los cultivos se producen lesiones y pérdidas irreversibles en la actividad metabólica celular, esto depende del tiempo y la exposición (McCree y Davis, 1974). Por otra parte, se cree que el incremento en las concentraciones de CO_2 atmosférico podría contrarrestar los efectos negativos ocasionados por la temperatura alta durante la floración (Garruña-Hernández *et al.*, 2012). Por lo tanto, surgen las

siguientes preguntas: ¿Atmosferas con concentraciones elevadas de CO_2 disminuirán el impacto negativo por efecto de la temperatura alta en las flores de *Capsicum* sp? Por consiguiente, el objetivo de esta investigación fue evaluar la morfología de las flores de *Capsicum annuum* y *C. chinense* en temperatura alta y elevado CO_2 . De acuerdo con Pereyda-González *et al.* (2022), las especies del género *Capsicum* cultivadas a 30°C tienen un mayor crecimiento y desarrollo, al incrementar las concentraciones de CO_2 a $1200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ potencializa la reproducción de este género. Sin embargo, al incrementar la temperatura a 40°C afecta negativamente el ciclo biológico de estas plantas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y cámaras de crecimiento

Se emplearon dos especies de *Capsicum* (*C. annuum* y *C. chinense*), las semillas se colocaron en bandejas de poliestireno de 200 cavidades, para su germinación; como sustrato se utilizó musgo canadiense (sunshine mezcla tres, Guadalajara, México). A los 35 días después de la germinación, las plántulas se trasplantaron a bolsas de polietileno de 8 Kg (40 x 50 cm), se seleccionaron aleatoriamente 80 plántulas de cada especie por cámara, las cuales se distribuyeron en cuatro cámaras de crecimiento; es decir, 20 plántulas de cada especie por cámara. El riego se hizo diariamente y la fertilización dos veces por semana con la solución nutritiva de Steiner. El experimento se desarrolló en las cámaras de crecimiento ubicadas en el área experimental del Instituto Tecnológico de Conkal. El control de la temperatura, la humedad relativa, y la concentración de CO_2 [CO_2] de las cámaras de crecimiento representó un escenario ambiental donde se utilizaron 4 cámaras, en las cuales se modificó la temperatura y la [CO_2] de acuerdo con Pereyda-González *et al.* (2022). Los tratamientos fueron dos temperaturas diurnas (temperatura alta: 40°C y temperatura baja: 30°C), y dos concentraciones atmosféricas de CO_2 (CO_2 ambiental: $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ y CO_2 elevado: $1200 \mu\text{mol mol}^{-1}$). El arreglo de los tratamientos fue el siguiente: Cámara 1 (T1 = testigo):

30 °C y 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂, Cámara 2 (T2): 30 °C y 1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂, Cámara 3 (T3): 40 °C y 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂ y Cámara 4 (T4): 40 °C y 1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂. Para el testigo se utilizó la temperatura media y la [CO₂] promedio del lugar donde se llevó a cabo el experimento (30 °C y 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂). Durante la noche tanto la temperatura como la [CO₂], fue igual en todas las cámaras (24 °C y 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂).

Fenología y evaluación morfológica de la flor

Para evaluar el crecimiento de las flores, se utilizaron 15 flores por tratamiento, se midieron con un vernier cuando los primordios florales tenían aproximadamente 1 mm de longitud hasta alcanzar la antesis (apertura de la flor), las medidas se tomaron desde la base del receptáculo hasta el ápice de la flor. Para los análisis morfométricos se tomaron las siguientes medidas: área de los sépalos y pétalos, longitud y ancho de las anteras, longitud y diámetro del ovario, así como la longitud y ancho del estilo. Para calcular el área de los sépalos y pétalos se utilizaron 15 flores por tratamiento, estos se separaron del resto de la flor y se tomaron fotografías con una cámara digital de 48 megapixeles (Rendmi note 8, Beijing, China) y se analizaron mediante el programa Imagej (González, 2018). Las medidas de longitud, ancho y diámetro se realizaron con una regla milimétrica y un estereoscopio (Leica EZ4, Wetzlar, Alemania). Con una cámara térmica (FLIR ONE, EUA) se tomaron imágenes térmicas de las flores de cada uno de los tratamientos para observar la temperatura de la flor.

Viabilidad del polen

La viabilidad del polen se determinó por medio de tinción con ácido acético, entre las 7:00 y las 9:00 am en cada una de las cámaras se colectaron doce flores en antesis por especie, se guardaron en cajas Petri y posteriormente fueron transportados al laboratorio de Fisiología Vegetal del Instituto Tecnológico de Conkal. La tinción se realizó de acuerdo con la técnica de Ramírez-Godina *et al.* (2013), con modificaciones, se mezclaron 45 mL de ácido acético en 55 mL de agua destilada, se mantuvo en ebullición durante cuatro minutos, posteriormente se añadió 1 g de carmín acético (SIGMA) y se continuó con la ebullición un minuto más, finalmente se filtró la solución. Se añadió una gota de esta solución en un portaobjetos y con una pinza se extrajo el polen de las anteras, se colocó en el cubre objetos y después de cinco minutos se observó en el microscopio óptico (modelo Leica, Wetzlar, Alemania). La viabilidad se estimó considerando los granos de polen teñidos de rojo como viables y los no teñidos como no viables, el cálculo se realizó

empleando el área del campo ocular del microscopio a 20x.

Cuantificación de los granos de polen

La cuantificación de los granos de polen se estimó con el método de González (2018), de cada uno de los tratamientos se evaluaron 12 flores por especie, se extrajo el polen y se colocó en tubos eppendorf en 1 mL de agua destilada. El conteo de los granos de polen se realizó empleando una caja Sedgewick-Rafter Cell S50 y un microscopio óptico (modelo Leica, Wetzlar, Alemania). Para el cálculo se utilizó la fórmula de Hötzl, G. y Croome (1999) ($\text{Células/mL} = \Sigma N \times 1000 \text{ mm}^3 / A \times D \times F$); donde: N= número de células contadas, A= área del campo (mm^2), D= profundidad del campo (mm), F= número de campos contados.

Cuantificación de los óvulos

Para el conteo de los óvulos, de cada tratamiento se seleccionaron 30 flores por especie, se abrieron y se contaron los óvulos en un estereoscopio (Leica EZ4, Wetzlar, Alemania).

Análisis estadístico y diseño experimental

El diseño experimental fue completamente al azar con un arreglo bi-factorial, donde el factor uno fue la temperatura y el factor dos la [CO₂]. Los datos fueron analizados con el programa estadístico InfoStat, se evaluó la normalidad y se llevó a cabo un ANOVA factorial, las diferencias estadísticas significativas se analizaron con las comparaciones de medias con la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$).

RESULTADOS

Se caracterizó el desarrollo de las flores de *C. annum* y *C. chinense* en condiciones ambientales naturales. A 30 °C y 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO₂ las flores de *C. annum* se desarrollaron completamente dos días más rápido que las de *C. chinense*, en este tratamiento en *C. annum* desde el día 11 los pétalos sobresalieron de los sépalos, a los 17 días se observó antesis (apertura de la flor) y a los 21 días la flor alcanzó su máximo desarrollo con anteras abiertas y diseminando polen; en *C. chinense* el desarrollo de la flor fue dos días más lento que en *C. annum* (Figura 1). En *C. annum* la flor presentó de 5 a 7 pétalos de color blanco y en *C. chinense* entre 5 y 6 pétalos de color blanco con verde; en las flores de ambas especies se observaron de 5 a 6 sépalos verdes y el estilo exerto (Figura 1).

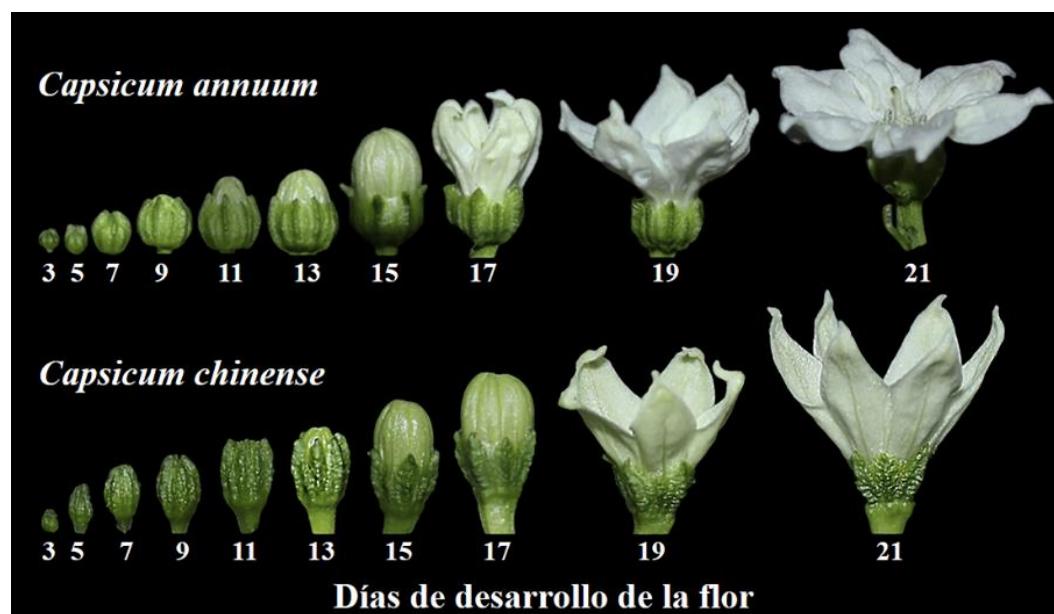


Figura 1. Desarrollo de la flor de *Capsicum annuum* y *Capsicum chinense*, de plantas cultivadas en condiciones ambientales de temperatura promedio: 30 °C; HR: 60%; [CO₂]: 400 μmol mol⁻¹, en Conkal, Yucatán, México.

Durante el desarrollo de la flor se midió la longitud desde la aparición del botón hasta la liberación del polen por las anteras maduras. En *C. annuum* las flores de las plantas cultivadas en la cámara con 30 °C/1200 μmol mol⁻¹ destacaron por su tamaño desde los primeros días, pero fue a partir del día 13 (6.2 ± 0.27 mm) cuando superaron estadísticamente al resto de los tratamientos, alcanzando su máximo tamaño el día 19 (19.1 ± 0.27 mm); el día 21 en el tratamiento 40 °C/1200 μmol mol⁻¹ las flores fueron más grandes (16.2 ± 0.27 mm) que en los dos tratamientos con [CO₂] baja (14.8 ± 0.20 mm y 14.9 ± 0.30 mm, tratamientos: 30 °C/400 μmol mol⁻¹ y 40 °C/400 μmol mol⁻¹, respectivamente) (Tabla 1). En *C. chinense* el desarrollo de las flores, desde el día 17 las flores del

tratamiento 30 °C/1200 μmol mol⁻¹ (13.3 ± 0.29 mm) alcanzaron su máximo tamaño, siendo estadísticamente diferentes de los demás tratamientos ($F = 20.4$; $p \leq 0.0001$); al día 21 no se observaron diferencias significativas entre el testigo (30 °C/400 μmol mol⁻¹) (12.0 ± 0.19 mm) y el tratamiento con temperatura alta y CO₂ elevado (40 °C/1200 μmol mol⁻¹) (12.2 ± 0.25 mm) ($F = 0.55$; $p \leq 0.46$) (Tabla 1). Esto indica que las flores de *C. annuum* son más grandes y se desarrollan más rápido que las flores de *C. chinense*; además, en ambas especies el aumento de CO₂ a 1200 μmol mol⁻¹ favoreció el crecimiento de las flores a 30 °C y evitó los detrimientos ocasionados por la temperatura alta (40 °C).

Tabla 1. Longitud de flores de *C. annuum* y *C. chinense* durante su desarrollo en 21 días, cultivadas en diferentes temperaturas y concentraciones de CO₂ atmosférico. Los datos son $\bar{x} \pm$ EE; $n = 15$. Literales diferentes en la misma columna indican diferencias estadísticas significativas correspondiente a la interacción de los tratamientos temperatura (30 y 40 °C) por concentración de CO₂ (400 y 1200 μmol CO₂ mol⁻¹) (Tukey, $p \leq 0.05$). El análisis estadístico se hizo por especie. T1 = 30 °C y 400 μmol mol⁻¹ de CO₂, T2 = 30 °C y 1200 μmol mol⁻¹ de CO₂, T3 = 40 °C y 400 μmol mol⁻¹ de CO₂, T4 = 40 °C y 1200 μmol mol⁻¹ de CO₂.

	Días de desarrollo de la flor									
	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21
Longitud de la flor de <i>C. annuum</i> (mm)										
T1	1.4±0.05ab	2.3±0.06a	2.9±0.14ab	3.5±0.16ab	4.4±0.19a	5.0±0.25b	6.7±0.27b	8.5±0.46b	14.8±0.48b	14.8±0.20c
T2	1.4±0.06ab	2.4±0.15a	3.2±0.15a	3.9±0.20a	4.9±0.23a	6.2±0.27a	9.7±0.84a	13.2±0.98a	19.1±0.27a	19.1±0.27a
T3	1.7±0.16a	2.0±0.18b	2.5±0.21bc	2.9±0.20bc	3.4±0.24b	4.0±0.23c	4.7±0.24c	5.9±0.34c	8.7±0.84c	14.9±0.30c
T4	1.2±0.06b	1.6±0.11ab	2.2±0.15c	2.7±0.18c	3.4±0.15b	3.8±0.19c	4.6±0.22c	5.6±0.37c	7.9±0.79c	16.2±0.37b
Longitud de la flor de <i>C. chinense</i> (mm)										
T1	1.5±0.04a	1.8±0.10b	2.4±0.10b	2.7±0.11b	3.3±0.11b	4.4±0.19b	5.6±0.31b	8.1±0.48b	12.0±0.28b	12.0±0.19b
T2	1.6±0.11a	2.4±0.13a	3.0±0.11a	4.2±0.13a	4.8±0.14a	6.3±0.30a	8.5±0.53a	13.3±0.29a	13.3±0.29a	13.3±0.30a
T3	1.8±0.09a	2.2±0.10ab	3.0±0.16ab	4.0±0.16a	4.6±0.20a	5.1±0.20bc	5.9±0.20b	7.3±0.27b	8.7±0.16c	10.5±0.20c
T4	1.5±0.13a	2.2±0.23ab	3.0±0.25a	3.8±0.25a	4.9±0.24a	5.9±0.25ba	6.7±0.27b	7.9±0.41b	12.2±0.22b	12.2±0.25b

El área de los pétalos de las flores de *C. annuum* midió 3.13 cm^2 en el testigo, pero el área fue mayor en los dos tratamientos con CO₂ elevado (4.8 ± 0.26 y $4.6 \pm 0.17 \text{ cm}^2$ en el tratamiento de $30 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ y de $40 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente) ($F=34.7$; $P \leq 0.0001$) (Figura 1A); en cuanto al área de los sépalos no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Figura 1C). En el caso del área de los pétalos de *C. chinense* el área del testigo fue de $1.4 \pm 0.08 \text{ cm}^2$, aunque los tratamientos de $30 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ y $40 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ (1.9 ± 0.08 y $1.8 \pm 0.06 \text{ cm}^2$, respectivamente) superaron estadísticamente al testigo ($F = 25.75$; $p \leq 0.0001$) (Figura 1B); en cuanto al área de sépalos el testigo ($0.2 \pm 0.01 \text{ cm}^2$) fue mayor con respecto a los demás tratamientos, los cuales presentaron un área de 0.4 cm^2 ($F = 41.74$; $p \leq 0.0001$) (Figura 1D).

En la longitud del filamento de las flores de *C. annuum* (Figura 3A) el incremento de la temperatura ($40 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$) disminuyó ($3.1 \pm 0.04 \text{ mm}$) significativamente el tamaño del filamento ($3.6 \pm 0.09 \text{ mm}$) en comparación con el testigo ($30 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$), además al incrementar la [CO₂] es donde se observó un incremento en la longitud del filamento ($4.6 \pm 0.08 \text{ mm}$) ($F = 10.27$; $p \leq 0.0022$). Por otro lado,

en la longitud de la antera una mayor temperatura favoreció su crecimiento (2.6 ± 0.06 y $2.7 \pm 2.71 \text{ mm}$ para los tratamientos de $40 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ y $40 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente) en comparación con el testigo ($2.4 \pm 0.05 \text{ mm}$) ($F = 16.7$; $p \leq 0.0001$) (Figura 3C); y en el caso del diámetro de la antera tanto la temperatura alta como la [CO₂] elevada aumentó el tamaño de anteras (1.7 ± 0.04 , 1.6 ± 0.15 y $1.5 \pm 0.03 \text{ mm}$ para los tratamientos de $30 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, $40 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$ y $40 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente) en comparación con el testigo ($1.2 \pm 0.02 \text{ mm}$) ($F = 10.68$; $p \leq 0.0019$) (Figura 3E). En *C. chinense*, la longitud del filamento de las flores incrementó significativamente en el tratamiento con temperatura alta y CO₂ elevado (T4: $40 \text{ }^\circ\text{C}/1200 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$) ($2.5 \pm 0.07 \text{ mm}$) con respecto al testigo (T1) ($2.3 \pm 0.04 \text{ mm}$) y al resto de los tratamientos ($F = 41.74$; $p \leq 0.0001$) (Figura 3B); en la longitud de la antera T4 ($2.7 \pm 0.14 \text{ mm}$) superó significativamente a T3 ($40 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$) (2.27 mm) ($F = 4.4$; $p \leq 0.04$) (Figura 3D); en el diámetro de antera los tratamientos a $30 \text{ }^\circ\text{C}$ (T1 = 1.18 mm y T2 = 1.22 mm) superaron significativamente al tratamiento con alta temperatura y bajo CO₂ ($40 \text{ }^\circ\text{C}/400 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$) (1.05 mm) ($F = 14.66$; $p \leq 0.0003$). (Figura 3F).

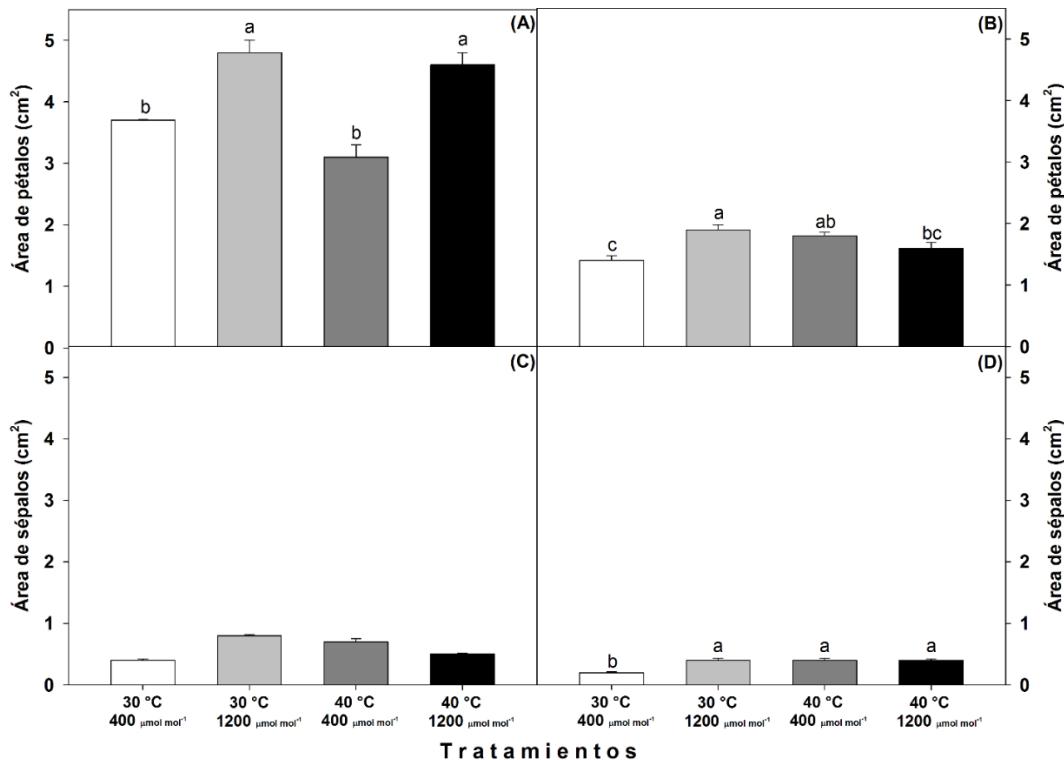


Figura 2. Área de pétalos y sépalos de las flores de *C. annuum* (A y C, respectivamente) y de *C. chinense* (B y D, respectivamente) cultivadas en diferentes condiciones de temperatura y concentración de CO₂ atmosférico. Los datos son $\bar{x} \pm \text{EE}$; $n = 15$. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Tukey, $p \leq 0.05$).

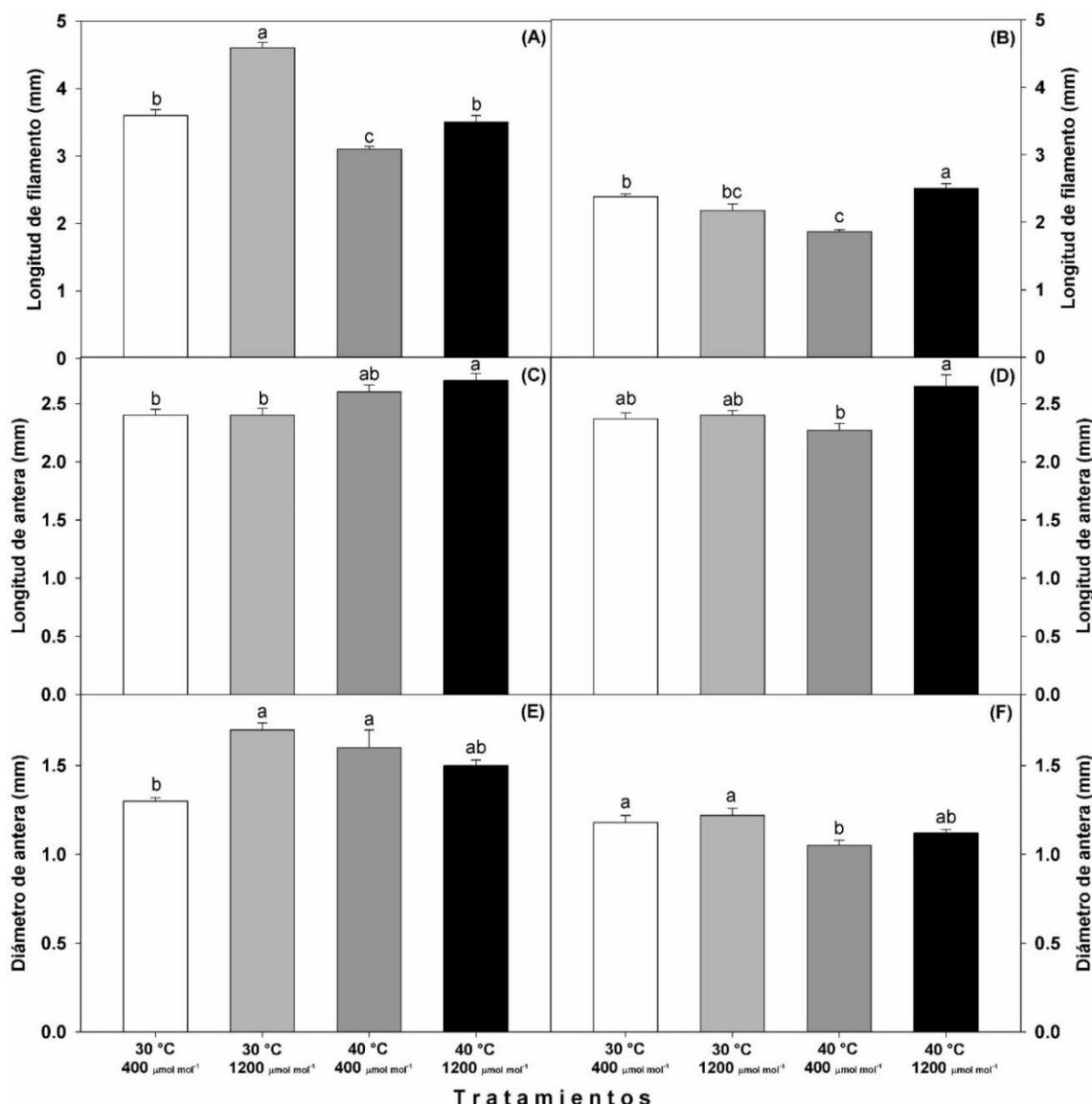


Figura 3. Longitud de filamento, longitud de antera y diámetro de antera de *C. annuum* (A, C y E, respectivamente) y *C. chinense* (B, D y F, respectivamente) cultivadas en diferentes condiciones de temperatura y concentraciones de CO₂ atmosférico. Los datos son $\bar{x} \pm \text{EE}$; $n = 15$. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Tukey, $p \leq 0.05$).

En relación a la cantidad de polen, tanto en *C. annuum* como en *C. chinense* el incremento de temperatura (40 °C) disminuyó el número de granos de polen (*C. annuum*: 246 ± 4.1 y 151 ± 4.8 granos de polen μl^{-1} y *C. chinense*: 225 ± 10.1 y 135 ± 9.1 granos de polen μl^{-1} , en [CO₂] 400 y 1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente) en comparación con el testigo (652 ± 6.8 y 614 ± 4.72 granos de polen μl^{-1} en *C. annuum* y *C. chinense*, respectivamente) (Figura 4A-B), sin embargo, el tratamiento de 30 °C/1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ en *C. annuum* con 830 ± 8.9 granos de polen μl^{-1} superó estadísticamente al testigo ($F = 41.79$; $p \leq 0.0001$).

En la viabilidad del polen, en ambas especies la tendencia fue similar, los tratamientos de 40 °C/400

$\mu\text{mol mol}^{-1}$ (3.3 ± 0.61 y 16.3 ± 8.9 granos de polen teñidos μl^{-1} en *C. annuum* y *C. chinense*, respectivamente y 40 °C/1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ con 6.5 ± 2.14 y 10.2 ± 2.8 granos de polen teñidos μl^{-1} en *C. annuum* y *C. chinense*, respectivamente fueron estadísticamente diferentes al testigo con 123 ± 6.2 y 141 ± 7 granos de polen teñidos μl^{-1} en *C. annuum* y *C. chinense*, respectivamente; sin embargo, el tratamiento a 30 °C/1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ presentó diferencias significativas con respecto al testigo que fue de 147 ± 5.9 y 379 ± 8.9 granos de polen teñidos μl^{-1} en *C. annuum* ($F=5.18$; $P \leq 0.034$) y *C. chinense* ($F = 385.6$; $p \leq 0.0001$), respectivamente (Figura 4C-D).

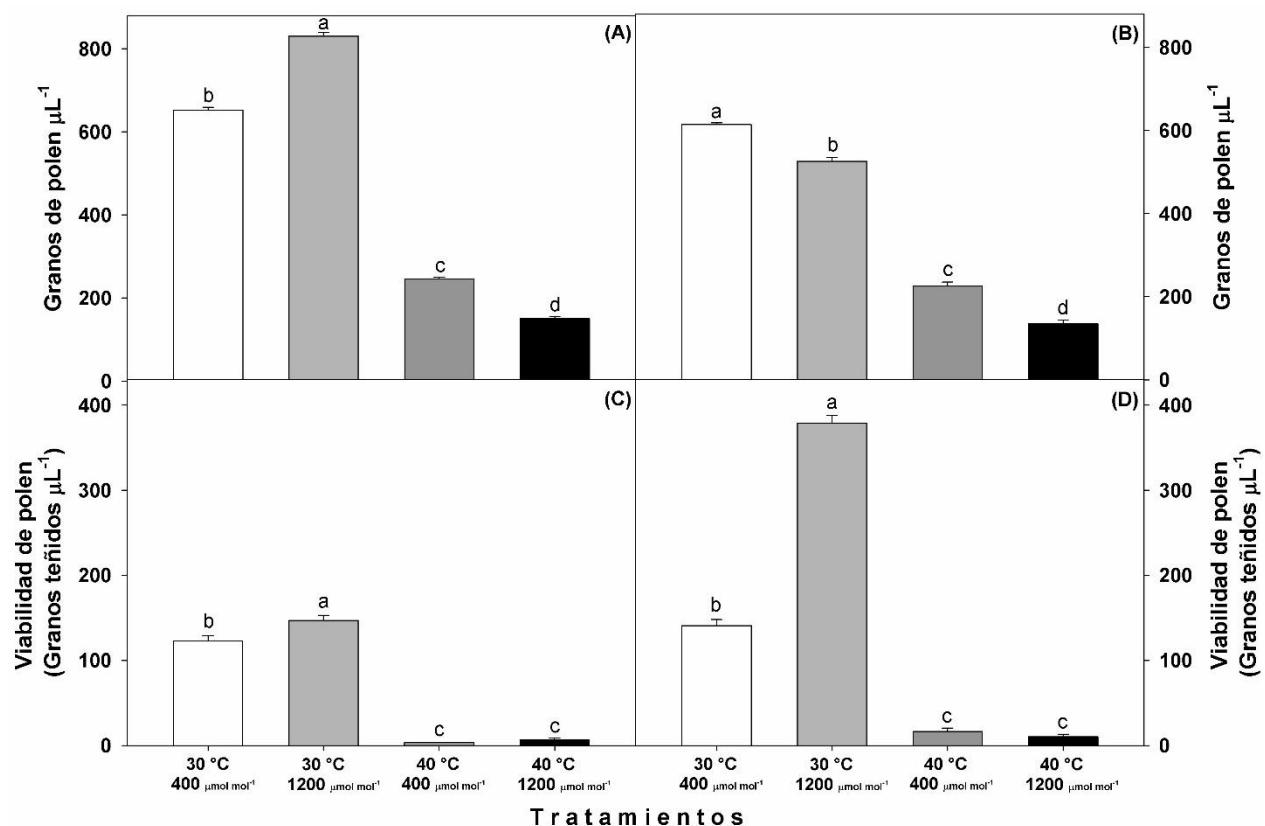


Figura 4. Cantidad (Granos de polen μL^{-1}) y viabilidad de polen (Granos de polen teñidos μL^{-1}) de *C. annuum* (A y C, respectivamente) y *C. chinense* (B y D, respectivamente) cultivadas en diferentes condiciones de temperatura y concentración de CO₂ atmosférico. Los datos son $\chi \pm \text{EE}$; n = 15. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Tukey, p ≤ 0.05).

Para los resultados de la longitud del estilo, las flores de *C. annuum* presentaron estilos más largos al incrementar la [CO₂], el tratamiento de 30 °C/1200 µmol mol⁻¹ (5.9 ± 0.13 mm) presentó diferencias significativas con el testigo (5.1 ± 0.07 mm) (F = 32.48; p ≤ 0.0001). (Figura 5A); en el ancho del estilo, las flores de los tratamientos de 30 °C/1200 µmol mol⁻¹ y 40 °C/1200 µmol mol⁻¹ presentaron diferencias significativamente con el testigo (0.7 ± 0.04 mm) (F = 20.98; p ≤ 0.0001) (Figura 5C). En el caso de *C. chinense* la temperatura alta disminuyó la longitud del estilo, los tratamientos 30 °C/400 µmol mol⁻¹ (2.9 ± 0.06 mm) y 30 °C/1200 µmol mol⁻¹ (2.9 ± 0.05 mm) presentaron diferencias significativas con respecto a los tratamientos de 40 °C/400 µmol mol⁻¹ (2.4 ± 0.06 mm) y 40 °C/1200 µmol mol⁻¹ (2.6 ± 0.06 mm) (F = 51.64; p ≤ 0.0001) (Figura 5B); en el ancho del estilo no hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos (Figura 5D).

Tanto en longitud como en ancho del ovario de las flores de *C. annuum* los dos tratamientos con CO₂ elevado (30 °C/1200 µmol mol⁻¹ y 40 °C/1200 µmol mol⁻¹) fueron más grandes y presentaron diferencias estadísticamente diferentes (longitud: 3.2 ± 0.12 y 3.2

± 0.1 mm, respectivamente; ancho: 4.4 ± 0.13 y 4.0 ± 0.07, respectivamente) en comparación con los tratamientos de CO₂ bajo (30 °C/400 µmol mol⁻¹ y 40 °C/400 µmol mol⁻¹) que fueron menores (longitud: 2.5 ± 0.07 y 2.6 ± 0.14 mm, respectivamente; ancho: 3.8 ± 0.09 y 3.8 ± 0.11, respectivamente) (Longitud F = 32.87; p ≤ 0.0001 y ancho F = 65.71; p ≤ 0.0001). (Figura 6A, C); en cuanto al número de óvulos por ovario, el tratamiento de 30 °C/1200 µmol mol⁻¹ presentó 300 ± 9.7 óvulos por ovario siendo estadísticamente diferente con el testigo (262 ± 19.3 óvulos por ovario) (F = 8.88; p ≤ 0.0001) (Figura 6E). En el caso de *C. chinense*, la longitud de los ovarios del testigo (2.3 ± 0.06 mm) fue estadísticamente diferente con el tratamiento 30 °C/1200 µmol mol⁻¹ (2.7 ± 0.13 mm) (F = 20.19; p ≤ 0.0001); en el diámetro de ovario los dos tratamientos con [CO₂] elevada no presentaron diferencias significativas con 2.4 ± 0.1 mm y fueron estadísticamente diferentes al tratamiento de 40 °C/400 µmol mol⁻¹ (2.0 ± 0.03 mm) (F = 17.58; p ≤ 0.0001). (Figura 6D); en cuanto al número de óvulos por ovario la temperatura tuvo un efecto significativo (F = 88; p ≤ 0.0001), los tratamientos a 40 °C presentaron 52 ± 3.4 y 51 ± 1.97 óvulos por ovario en 400 y 1200 µmol mol⁻¹, respectivamente y fueron

estadísticamente diferentes de los tratamientos de 30 °C (76 ± 3.7 y 85 ± 2.84 óvulos por ovario en 400 y 1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente) (Figura 6F).

Dentro de las cámaras de crecimiento los tratamientos a 40 °C los sépalos y pétalos alcanzaron temperaturas de hasta 43 °C en *C. chinense* y 45 °C en *C. annuum*, se registró un ascenso en la temperatura de 4 a 7 °C con respecto a la cámara con el tratamiento testigo (31 °C en *C. chinense* y 38 °C en *C. annuum*); en los filamentos y las anteras se registraron temperaturas de 43 °C (5 °C por encima del testigo); sin embargo, en el tratamiento de 30 °C con la $[\text{CO}_2]$ elevada, la temperatura de la flor disminuyó hasta 5 °C. En los tratamientos de 40 °C, en ambas especies el estilo registró 43 °C, y en el tratamiento 30 °C/1200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ la temperatura de la flor disminuyó hasta 5 °C. El ovario, al ser una estructura protegida por los sépalos y los pétalos su temperatura fue menor que el resto de las estructuras de la flor. En el testigo la flor de *C. annuum* registró una temperatura de 34.3 °C y la de *C. chinense* 36.8 °C, con la $[\text{CO}_2]$ elevada y la temperatura del ovario disminuyó 1.6 °C en *C. annuum* y 4.7 °C en *C. chinense*. En los tratamientos con la temperatura alta el ovario de la flor en ambas especies registró una temperatura de 41 °C, pero al aumentar la $[\text{CO}_2]$ la temperatura disminuyó entre 1.8 y 2.5 °C en *C. chinense* y *C. annuum*, respectivamente (Figura 7).

DISCUSIÓN

Las plantas de *Capsicum* crecen en un eje principal y terminan su crecimiento con la producción de las flores, desarrollan dos ramas laterales bifurcadas y estos ciclos se repiten indefinidamente (Cohen *et al.*, 2012), en cada axila bifurcada se desarrollan de una a cinco flores y se distribuyen de forma homogénea en toda la planta. El proceso de la floración está controlado por factores ambientales (e.g. longitud del día, temperatura y CO_2 atmosférico) y factores endógenos (e.g. nutrición y hormonas); en el caso de los factores ambientales la temperatura es fundamental, en la naturaleza cuando se acerca el invierno y baja la temperatura algunos genes (FR1 y FLC) inhiben la floración, pero hay otros genes (VRN y FCA) que la activan cuando se acerca la primavera y la temperatura incrementa (Mendoza y Encina, 2018). La temperatura es un factor importante en el desarrollo de las plantas; bajo las condiciones del cambio climático las temperaturas más cálidas acortan las etapas de desarrollo en determinados cultivos, probablemente reduciendo los rendimientos de algunas variedades, mientras que incrementos en la concentración atmosférica de CO_2 ocasionan cambios

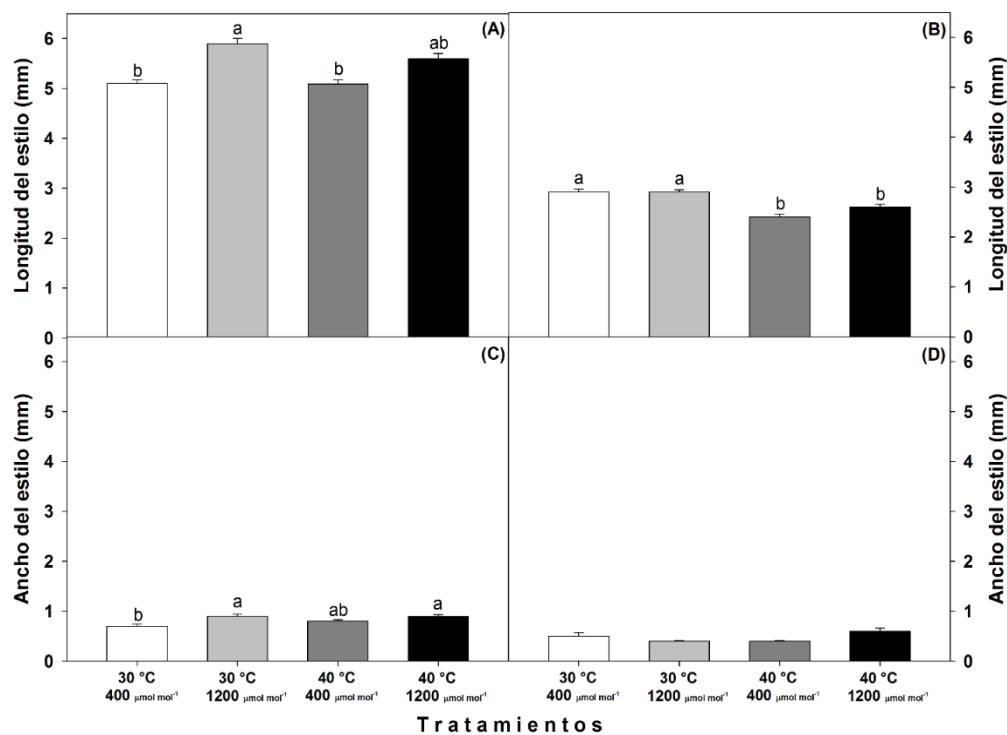


Figura 5. Longitud y ancho del estilo de las flores de *C. annuum* (A y C, respectivamente) y *C. chinense* (B y D, respectivamente) cultivadas en diferentes condiciones de temperatura y concentración de CO_2 atmosférico. Los datos son $\bar{x} \pm \text{EE}$; $n = 15$. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Tukey, $p \leq 0.05$).

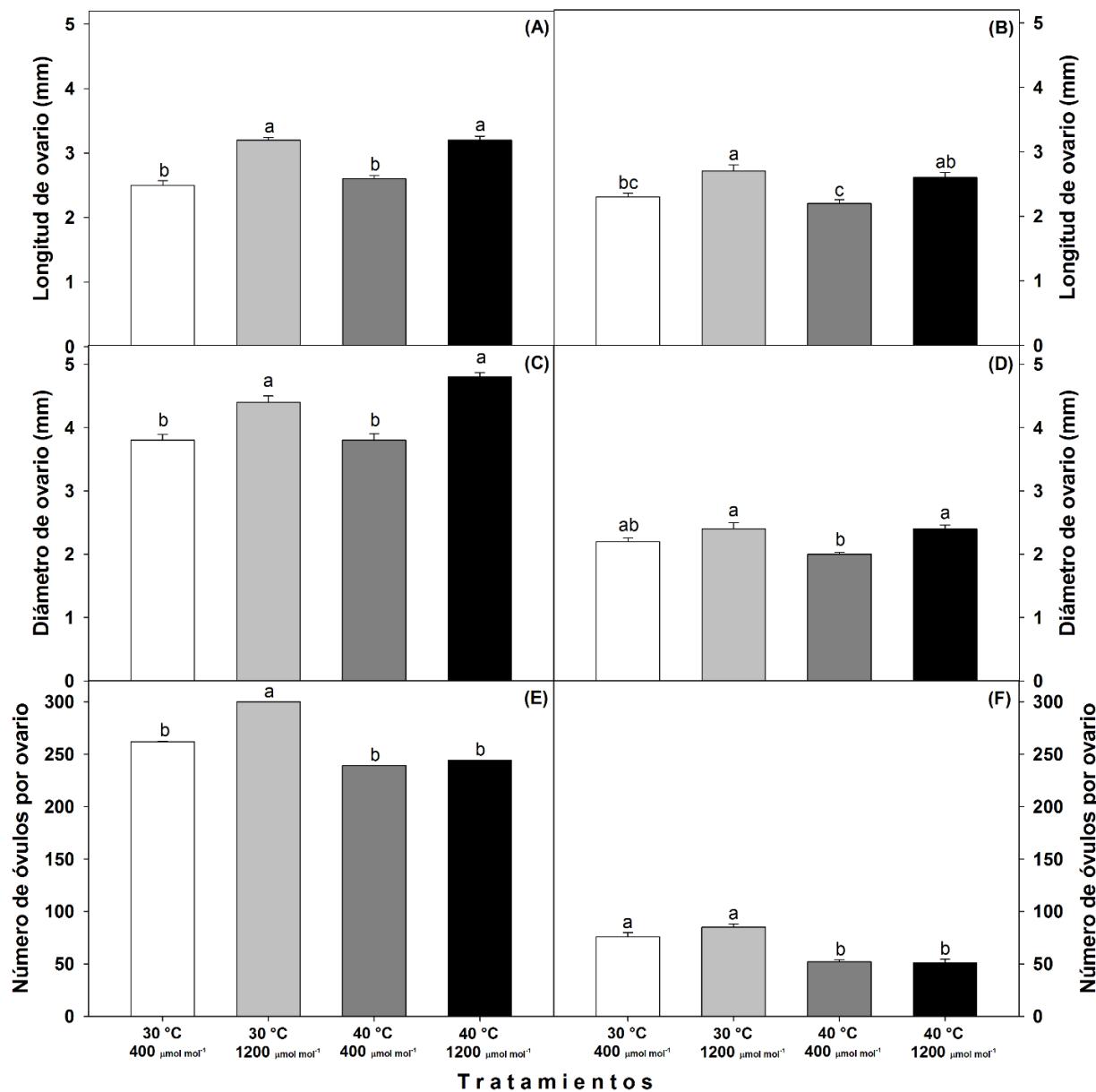


Figura 6. Longitud de ovario, diámetro de ovario y número de óvulos por ovario de las flores de *C. annuum* (A, C y E, respectivamente) y de *C. chinense* (B, D y F, respectivamente) cultivadas en diferentes condiciones de temperatura y concentración de CO₂ atmosférico. Los datos son $\bar{x} \pm \text{EE}$; n = 15. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Tukey, $p \leq 0.05$).

ligeros o no en la fenología floral (Craufurd y Wheeler, 2009). El inicio de la floración determinará en gran medida el inicio de la fenología reproductiva (Garroña-Hernández *et al.*, 2012), esta es una etapa importante en el crecimiento de las plantas, ya que inicia la transición del meristemo vegetativo al meristemo de la inflorescencia. Durante esta etapa los primeros tejidos que se desarrollan son los primordios de los sépalos que en conjunto formarán el cáliz, seguido por los primordios de los pétalos que darán lugar a la corola, en la tercera etapa se desarrollan los primordios de los estambres (androceo) y en la cuarta etapa se forman los primordios carpelares que darán lugar a los carpelos

que albergan los óvulos y en conjunto formarán el gineceo (ovario, estilo y estigma) (Brukhin *et al.*, 2003; Pérez-Pastrana *et al.*, 2018). En *C. annuum* el desarrollo de la flor fue más rápido que en *C. chinense*, de acuerdo con los resultados al inicio del desarrollo floral se observaron los primordios de los sépalos, y a partir de los días 7 y 9 se observaron los primordios de los pétalos, la antesis se observó a los 17 y 19 días, por lo tanto, el gineceo y el androceo ya estaban bien desarrollados. Sin embargo, la maduración de las anteras y la liberación del polen se observó hasta los días 21 y 23 para *C. annuum* y *C. chinense*, respectivamente. La temperatura alta afectó el

desarrollo de las flores, sin embargo, la $[CO_2]$ elevada lo favoreció, incluso evitó los efectos negativos en el área de los pétalos, la longitud y diámetro del ovario en *C. annuum* y la longitud del filamento y la antera en ambas especies en el tratamiento con temperatura alta. De acuerdo con Pereyda-González *et al.* (2022) observaron que la temperatura alta retrasa la fenología floral, aunque la $[CO_2]$ elevada no contrarrestó estos efectos, sí propició la formación y desarrollo de las flores en la planta y aumentó la calidad de los frutos en plantas de *C. annuum* y *C. chinense*.

El desarrollo de las flores depende de los meristemos, los grupos de las células que se dividen son el origen de las nuevas estructuras vegetales; en los costados de los meristemos apicales, se encuentra el ápice de cada tallo de crecimiento, un patrón de células fija una secuencia definida y propicia el desarrollo de los nuevos primordios para órganos como sépalos y pétalos (Coen y Meyerowitz, 1991); el tiempo y el lugar de la formación de los meristemos nuevos determina el crecimiento y forma de la planta. En el caso de las dos especies de *Capsicum* evaluadas, la temperatura alta no afectó el tamaño de sépalos y pétalos; sin embargo, el aumento en la $[CO_2]$ incrementó los tamaños de estos órganos. Resultados

similares fueron reportados por Garruña-Hernández *et al.* (2012) en flores de *C. annuum* donde la temperatura alta no afectó el área floral, pero la $[CO_2]$ sí la incrementó. Sin embargo, Sailaja *et al.* (2005) reportaron que el aumento de la temperatura disminuyó el tamaño de los pétalos en *Glycine max*. A pesar de que la temperatura alta no afectó el tamaño de sépalos y pétalos sí se observó una modificación en su forma, adoptando una forma acampanada, este efecto también se observó en flores de Canola (*Brassica napus* L.) en donde el incremento en la temperatura ocasionó el cierre parcial de las flores (Polowick y Sawhney, 1988). Es probable que el efecto ambiental sobre estos órganos esté en función de la especie, pues al ser órganos de protección de la flor cada especie va a requerir de diferente cantidad de fotoasimilados para su mantenimiento. Cuando el incremento de la temperatura es constante durante el crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas, puede haber un efecto sobre la fotosíntesis, la respiración y la absorción de agua y nutrientes, esto influye sobre la acumulación de biomasa que es indispensable para mantener el rendimiento de las plantas durante las etapas de floración y fructificación (Soto *et al.*, 2009; Granados-Ramírez y Sarabia-Rodríguez, 2013).

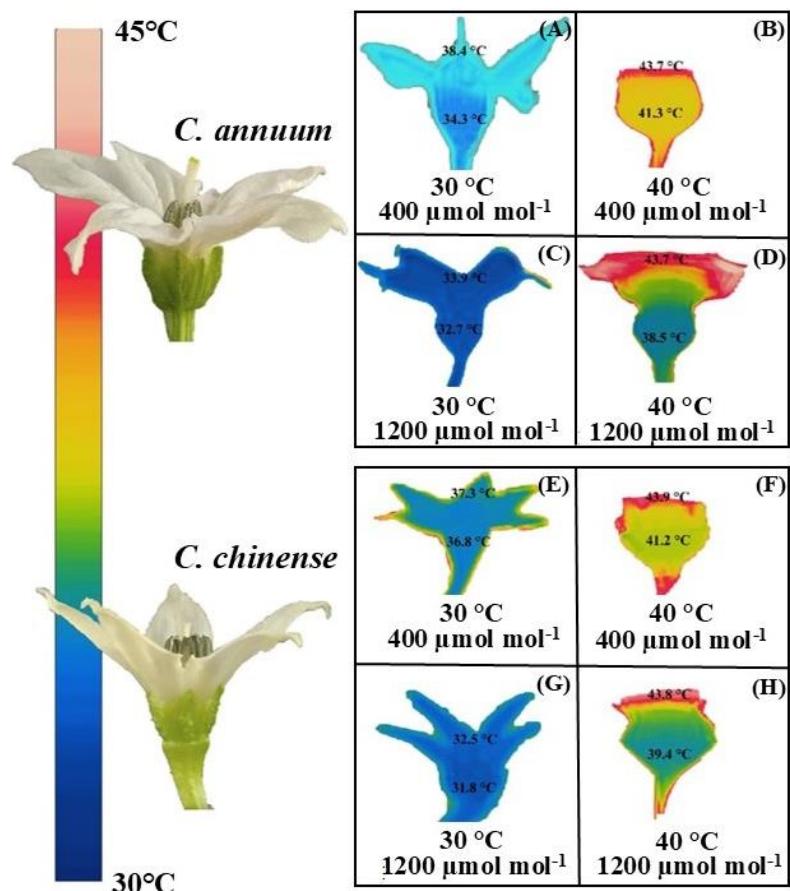


Figura 7. Imágenes térmicas de flores de *C. annuum* (A, B, C y D) y *C. chinense* (E, F, G y H), cultivadas en diferentes temperaturas y concentraciones de CO₂ atmosférico. La barra vertical de la izquierda indica la escala de calor tomando como mínimo 30 °C y como máximo 45 °C.

En la mayoría de las variables evaluadas tanto del androceo como del gineceo no se encontró un efecto significativo entre el control ($30^{\circ}\text{C}/400 \mu\text{mol mol}^{-1}$) y el tratamiento con temperatura alta y $[\text{CO}_2]$ baja ($40^{\circ}\text{C}/400 \mu\text{mol mol}^{-1}$), sin embargo, al incrementar la $[\text{CO}_2]$ aumentó el tamaño de los diferentes órganos. Además, la temperatura alta disminuyó el tamaño del filamento, lo cual podría afectar la disposición del polen sobre el receptáculo al quedar las anteras por debajo de la apertura del estigma. De igual manera la temperatura alta disminuyó el ancho del estigma y el diámetro del ovario, así como el número de óvulos por ovario; es decir, con pistilos más cortos podría dificultar la llegada de polen al estigma, aunado a esto los estilos y los ovarios fueron más angostos; por lo tanto, podrían desarrollar un tubo polínico más delgado con menos apertura, lo cual dificultaría la recepción y la conducción de los gametos masculinos hacia el interior de los óvulos, disminuyendo la fecundación en las plantas de *Capsicum*. Al respecto, Zhang *et al.* (2015) mencionan que las estructuras florales que están expuestas al ambiente durante la antesis bajo condiciones estresantes podrían tener un crecimiento anormal, lo cual afectaría su polinización y por lo tanto aumentaría el aborto de las flores. En otras especies como jitomate (*Solanum lycopersicum*) también se ha reportado reducción en el ovario de las flores como resultado del efecto de altas temperaturas en el tamaño y cantidad de lóculos (Sawhney, 1982, Meco *et al.*, 2019). Otros autores como Tarchoun *et al.* (2013) mencionan que la temperatura alta favorece el aumento en el tamaño de los óvulos, pero no la cantidad de estos, incluso el incremento de la temperatura podría afectar su viabilidad (Fernández-Muñoz y Cuartero, 1991, Moreno y Miller, 1992). Por otra parte, Sailaja *et al.* (2005) mencionan que el tamaño del ovario en *Glycine max* aumentó debido al incremento del CO_2 .

La reducción en la cantidad y viabilidad del polen en las flores de *Capsicum* se debe a la madurez prematura o acelerada de las anteras, estas estructuras reproductoras son sensibles a los cambios bruscos del ambiente (Bita y Gerats, 2013, Ud *et al.* 2015) y durante la antesis estuvieron expuestas a temperatura alta, lo cual propició el desarrollo prematuro de los estambres que a su vez cerraron los lóculos para evitar la dehiscencia y dispersión del polen (Levy *et al.*, 1978, Florido y Álvarez 2015). Esta respuesta se ha reportado en varios cultivos (jitomate, frijol, maní, chile, papaya, anona, fresa y maíz) (Polowick y Sawhney, 1985, Chávez y Gutiérrez, 2017) y afecta drásticamente la cantidad y la viabilidad del polen porque se reduce la transferencia de azúcares durante el desarrollo de las microsporas (Levy *et al.*, 1978), debido a la deficiencia en el funcionamiento del tapete, los cuales son células que nutren de azúcares y son precursores en la formación de exina (Castro y Galati, 2012), esto conlleva a la esterilidad del polen (Erickson y Markhart, 2002). Por otra parte, el

aumento en la viabilidad del polen en los tratamientos con $[\text{CO}_2]$ elevado ($30^{\circ}\text{C}/1200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ y $40^{\circ}\text{C}/1200 \mu\text{mol mol}^{-1}$), podría deberse al carbono atmosférico disponible, por lo cual la planta sintetiza mayor cantidad de azúcares, principalmente durante la formación y el desarrollo del polen, porque esta etapa se caracteriza por la movilización de altas concentraciones de azúcares como sacarosa, fructosa, glucosa y durante la etapa de madurez del polen la reservas del almidón son indispensables para la formación del tubo polínico (Aloni *et al.*, 1999). A diferencia de las hojas que transpiran para disminuir la temperatura ambiental (Santiago y Borrego, 2016), las flores presentan un aumento de temperatura por la exposición a la radiación solar (Ku-Ruiz y Sosenski, 2021). De acuerdo con las imágenes térmicas, contrario a lo observado en las anteras y el estigma, la temperatura de los ovarios fue más baja en relación con los demás órganos florales en todos los tratamientos, debido a que los sépalos y los pétalos protegen al ovario. Al respecto, Van der Kooi (2016) menciona que la temperatura correcta en la flor es crucial para la reproducción de las plantas y un aumento térmico afecta los órganos que la conforman, en especial los reproductivos, debido a la perdida de viabilidad que genera en los gametos masculinos y femeninos. La temperatura alta afecta a casi todas las etapas de desarrollo de la flor como la pre-antesis, la antesis, la post-antesis y la polinización (Devasirvatham *et al.*, 2012, Jagadish *et al.*, 2016). Por otra parte, el aumento del tamaño de las anteras, el tamaño del ovario, la cantidad de óvulos y polen, así como el aumento en la viabilidad polínica en las flores de *Capsicum* por el incremento en las $[\text{CO}_2]$, podrían favorecer la producción en los cultivos. Al respecto, Aloni *et al.* (1999) mencionan que se puede incrementar la viabilidad del polen en flores de *Capsicum* bajo condiciones *in vitro* al combinar altas temperaturas altas y altas concentraciones de CO_2 ($800 \mu\text{mol mol}^{-1}$) *in vitro*.

CONCLUSIÓN

Las flores de *C. annuum* fueron más grandes y se desarrollaron más rápido que las de *C. chinense*. En ambas especies el incremento en la $[\text{CO}_2]$ favoreció el aumento en el tamaño de las flores. La temperatura alta no afectó los órganos de protección de la flor (sépalos y pétalos), pero el incremento del CO_2 estimuló su crecimiento. La morfología del androceo se modificó, debido a que la temperatura alta redujo el tamaño del filamento conservando la disposición de las anteras por debajo del estigma. En el caso del gineceo, el incremento de la temperatura no afectó a los ovarios, pero sí el número de óvulos por ovario y al estigma, el cual redujo el área destinada para el desarrollo del tubo polínico. El tamaño de los ovarios incrementó con el aumento del CO_2 ; sin embargo, ese incremento no influyó en el número de óvulos por ovario. En todos

los tratamientos las flores tuvieron una temperatura superior a la temperatura del aire, los órganos de protección expuestos tuvieron temperaturas más altas que los ovarios. Los resultados obtenidos sugieren que el incremento de temperatura y CO₂ inducen cambios morfológicos en las flores de *Capsicum*; sin embargo, hacen falta estudios sobre las respuestas anatómicas, hormonales y metabolómicas de las flores ante posibles escenarios de cambio climático.

Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnología (CONAHCYT-México) por financiar el proyecto No. 286756 SEP-CONAHCYT, Investigación Científica Básica 2016.

Funding. This study was funded by Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnología (CONAHCYT-México) por financiar el proyecto No. 286756 SEP-CONAHCYT, Investigación Científica Básica 2016.

Conflict of interest. The authors declare that they have no conflict of interest related to this study.

Compliance with ethical standards. Not applicable.

Data availability. Data are available from the corresponding author upon reasonable request.

Author contribution statement (CRediT). **M. Castillo-Colli** – Conceptualization, methodology, formal analysis, investigation, writing – original draft., **J. Pereyda-González** – Investigation, methodology, formal analysis., **F. M. Ríos-Bolívar** – Investigation, methodology, formal analysis., **R. Andueza-Noh** – Conceptualization, project, writing – review & editing., **L. Yáñez-Espinosa** – Formal analysis, conceptualization, supervision, writing – review & editing., **N. Pacheco López** – Conceptualization, validation, writing – review & editing., **E. Hernández-Núñez** – Conceptualization, supervision, writing – review & editing., **R. Garruña** – Conceptualization, formal analysis, funding acquisition, project, writing – review & editing.

REFERENCES

- Aloni, B., Pressman, E. and Karni, L., 1999. The effect of fruit load, defoliation and night temperature on the morphology of pepper flowers and on fruit shape. *Annals of Botany*, 83, pp. 529–534. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0852>
- Altieri, M. and Nicholls, C., 2008. Los impactos del cambio climático sobre las comunidades campesinas y de agricultores tradicionales y sus respuestas adaptativas. *Agroecología*, 3, pp. 7–28. https://revistas.um.es/agroecologia/article/vie_w/95471
- Bita, C.E. and Gerats, T., 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4, p. 273. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00273>
- Brukhin, V., Hernould, M., González, N., Chevalier, C. and Mouras, A., 2003. Flower development schedule in tomato *Lycopersicon esculentum* cv. Sweet Cherry. *Sexual Plant Reproduction*, 15, pp. 311–320. <https://doi.org/10.1007/s00497-003-0167-7>
- Carvalho, S., Abi-Tarabat, H. and Heuvelink, E., 2005. Temperature affects Chrysanthemum flower characteristics differently during three phases of the cultivation period. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 80, pp. 209–216. <https://doi.org/10.1080/14620316.2005.11511919>
- Castro, M. and Galati, B., 2012. Desarrollo de la antera y formación del grano de polen en *Cestrum bigibbosum* Francey (Solanaceae). *Pittieria*, 36, pp. 67–76. <http://erevistas.saber.ula.ve/index.php/pittieri/article/view/6550/6364>
- Chaves-Barrantes, N. and Gutiérrez-Soto, M., 2017. Respuestas al estrés por calor en los cultivos. II. Tolerancia y tratamiento agronómico. *Agronomía Mesoamericana*, 28, pp. 255–271. <https://dx.doi.org/10.15517/am.v28i1.21904>
- Chiquini-Medina, R., Castillo-Aguilar, C., López-Castilla, L. and Quej-Chi, V., 2019. Caracterización varietal del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) var. Rosita. *Agro Productividad*, 12, pp. 61–66. <https://doi.org/10.32854/agrop.v0i0.543>
- Cohen, B. and David-Schwartz, P., 2012. *CaJOINTLESS* is a MADS-box gene involved in suppression of vegetative growth in all shoot meristems in pepper. *Journal of Experimental Botany*, 63, pp. 4947–4957. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers172>
- Coen, E.S. and Meyerowitz, E.M., 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 353, pp. 31–37. <https://doi.org/10.1038/353031a0>

- Craufurd, P.Q. and Wheeler, T.R., 2009. Climate change and the flowering time of annual crops. *Journal of Experimental Botany*, 60, pp. 2529–2539. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp196>
- Devasirvatham, V., Gaur, P.M., Mallikarjuna, N., Tokachichu, R.N., Trethowan, R.M. and Tan, D.K.Y., 2012. Effect of high temperature on the reproductive development of chickpea genotypes under controlled environments. *Functional Plant Biology*, 39, pp. 1009–1018. <https://doi.org/10.1071/FP12033>
- Erickson, A. and Markhart, A., 2002. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature. *Plant, Cell and Environment*, 25, pp. 123–150. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00807.x>
- Escalera-Ordaz, A., Guillén, H., Lara, M., Lemus, C., Rodríguez, J. and Valdivia, R., 2019. Characterization of cultivated varieties of *Capsicum pubescens* in Michoacán, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 23, pp. 239–251. <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i23.2024>
- Fernández-Muñoz, R. and Cuartero, J., 1991. Effects of temperature and irradiance on stigma exsertion, ovule viability and embryo development in tomato. *Journal of Horticultural Science*, 66, pp. 395–401. <https://doi.org/10.1080/00221589.1991.11516167>
- Florido, M. and Álvarez, M., 2015. Some aspects related to heat tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Cultivos Tropicales*, 36, pp. 77–95. http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_artext&pid=S0258-59362015000500008
- Garruña-Hernández, R., Canto, A., Mijangos-Cortés, J., Islas, I., Pinzón, L. and Orellana, R., 2012. Changes in flowering and fruiting of Habanero pepper in response to higher temperature and CO₂. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 10, pp. 802–808. <https://doi.org/10.1234/4.2012.3516>
- Gómez, J., Flores, R. and Monterroso, A., 2020. Aptitud actual bajo escenarios de cambio climático para tres cultivos en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4, pp. 777–788. <https://doi.org/10.29312/remexca.v11i4.2463>
- González, A., 2018. ImageJ: una herramienta indispensable para medir el mundo biológico. *Sociedad Argentina de Botánica, Foliom Relatos Botánicos*, 1, pp. 1–17
- Granados-Ramírez, R. and Sarabia-Rodríguez, A., 2013. Cambio climático y efectos en la fenología del maíz en el DDR-Toluca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4, pp. 435–446. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-09342013000300008
- Hedhly, A., 2011. Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. *Environmental and Experimental Botany*, 74, pp. 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.03.016>
- Hernández-Ramírez, C., Bonales, J. and Ortiz, C., 2014. Models of agricultural vulnerability to the effects of climate change. *CIMEXUS*, 2, pp. 31–48. <https://www.cimexus.umich.mx/index.php/cim1/article/view/191>
- Hötzel, G. and Croome, R., 1999. *A phytoplankton methods manual for Australian freshwater*. Canberra: Land and Water Resources Research and Development Corporation, pp. 22–99.
- Jagadish, S.V.K., Bahuguna, R.N., Djanaguiraman, M., Gamuyao, R., Prasad, P.V.V. and Craufurd, P.Q., 2016. Implications of high temperature and elevated CO₂ on flowering time in plants. *Frontiers in Plant Science*, 7, p. 913. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00913>
- Ku-Ruiz, C. and Sosenski, P., 2021. El calor de las flores: plantas termogénicas y sus polinizadores. *Cuadernos de Biodiversidad*, 61, pp. 22–27. <https://doi.org/10.14198/cdbio.2021.61.03>
- Levy, A., Rabinowitch, H. and Kedar, N., 1978. Morphological and physiological characters affecting flower drop and fruit set of tomatoes at high temperatures. *Euphytica*, 27, pp. 211–218. <https://doi.org/10.1007/BF00039137>
- Lynch, J., Cain, M., Frame, D. and Pierrehumbert, R., 2021. Agriculture's contribution to climate change and role in mitigation is distinct from predominantly fossil CO₂-emitting sectors. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, p.

518039.
<https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.518039>
- McCree, K.J. and Davis, S.D., 1974. Effect of water stress and temperature on leaf size and on size and number of epidermal cells in grain sorghum. *Crop Science*, 14, pp. 751–755. <https://doi.org/10.2135/cropsci1974.0011183X001400050041x>
- Meco, V., Egea, I., Albaladejo, I., Campos, J., Morales, B., Ortíz-Atienza, A., Capel, C., Angosto, T., Bolarín, M. and Flores, F., 2019. Identification and characterisation of the tomato parthenocarpic mutant high fruit set under stress (hfs) exhibiting high productivity under heat and salt stress. *Annals of Applied Biology*, 174, pp. 166–178. <https://doi.org/10.1111/aab.12486>
- Mendoza, P. and Encina, A., 2018. Bases moleculares de la floración. *Ambiocienias*, 15, pp. 31–42. <https://doi.org/10.18002/ambioc.v0i0.5557>
- Moreno, Y. and Miller, A., 1992. Genotype, temperature, and fall-applied ethephon affect plum flower bud development and ovule longevity. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117, pp. 14–21. <https://doi.org/10.21273/JASHS.117.1.14>
- Pereyda-González, J.M., Andueza-Noh, R.H., Noh-Kú, J.G., Carrera-Martín, M. and Garruña, R., 2022. High temperature and elevated CO₂ modify phenology and growth in pepper plants. *Agronomy*, 12, p. 1836. <https://doi.org/10.3390/agronomy12081836>
- Pérez-Pastrana, J., Islas-Flores, I., Bárány, I., Álvarez-López, D., Canto-Flick, A., Canto-Canché, B., Peña-Yama, L., Muñoz-Ramírez, L., Avilés-Viñas, S., Testillano, P. and Santana-Buzzy, N., 2018. Development of the ovule and seed of Habanero chili pepper (*Capsicum chinense* Jacq.): anatomical characterization and immunocytochemical patterns of pectin methyl-esterification. *Journal of Plant Physiology*, 230, pp. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.08.005>
- Polowick, P. and Sawhney, V., 1985. Temperature effects on male fertility and flower and fruit development in *Capsicum annuum* L. *Scientia Horticulturae*, 25, pp. 117–127. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(85\)90083-4](https://doi.org/10.1016/0304-4238(85)90083-4)
- Polowick, P. and Sawhney, V., 1988. High temperature induced male and female sterility in canola (*Brassica napus*). *Annals of Botany*, 62, pp. 83–86. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087639>
- Ramírez-Godina, F., Robledo-Torres, V., Foroughbakhch-Pournavab, R., Benavides-Mendoza, A. and Alvarado-Vázquez, M., 2013. Viabilidad de polen, densidad y tamaño de estomas en autotetraploides y diploides de *Physalis ixocarpa*. *Botanical Sciences*, 91, pp. 11–18. <https://doi.org/10.17129/botsci.399>
- Sailaja, K., Raja, R., Reddy, V.R., Kakani, V.G. and Duli, Z., 2005. Interactive effects of carbon dioxide, temperature and ultraviolet-B radiation on soybean (*Glycine max* L.) flower and pollen morphology, pollen production, germination and tube lengths. *Journal of Experimental Botany*, 56, pp. 725–736. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri044>
- Santiago, J. and Borrego, F., 2016. Evaluation of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in greenhouse conditions: phenological and physiological criteria. *Agronomía Mesoamericana*, 9, pp. 59–65. <https://doi.org/10.15517/am.v9i1.24633>
- Sawhney, K., 1982. The role of temperature and its relationship with gibberellic acid in the development of floral organs of tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Canadian Journal of Botany*, 61, pp. 1258–1265. <https://doi.org/10.1139/b83-133>
- Soto, F., Plana, R. and Hernández, N., 2009. Influencia de la temperatura en la duración de las fases fenológicas del trigo harinero (*Triticum aestivum* ssp. *aestivum*) y triticale (*×Triticum secale* Wittmack) y su relación con el rendimiento. *Cultivos Tropicales*, 30, pp. 32–36. http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_artext&pid=S0258-59362009000300014
- Tarchoun, N., Teixeira, J., Mahmoud, M. and Mougou, A., 2013. Assessment of abnormalities in reproductive organs of hot pepper induced by low night temperature. *International Journal of Vegetable Science*, 19, pp. 177–187. <https://doi.org/10.1080/19315260.2012.699506>
- Ud, J., Khan, S., Khan, A., Qayyum, A., Sarfraz, K. and Jenks, M., 2015. Evaluation of potential morpho-physiological and biochemical indicators in selecting heat-tolerant tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) genotypes.

- Horticulture, Environment and Biotechnology*, 56, pp. 769–776.
<https://doi.org/10.1007/s13580-015-0098-x>
- Van der Kooi, C.J., 2016. Plant biology: flower orientation, temperature regulation and pollinator attraction. *Current Biology*, 26, pp. 1143–1145.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.071>
- Zhang, L., Ampatzidis, Y. and Whiting, M., 2015. Sweet cherry floral organ size varies with genotype and temperature. *Scientia Horticulturae*, 182, pp. 156–164.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.09.051>