



Evaluación de la variabilidad fenotípica de las accesiones de rocoto (*Capsicum pubescens* Ruiz & Pav.) del banco nacional de germoplasma del INIA, Peru †

[Evaluation of phenotypic variability in rocoto pepper (*Capsicum pubescens* Ruiz & Pav.) accessions from the national germplasm bank of INIA, Peru]

Andrea Delgado-Lazo, Dimas Taco-Huancara, Hans Dadther-Huaman, Mari Carmen Hilari-Hilari and Gonzalo Pacheco-Lizárraga*

Estación Experimental Agraria Arequipa. Dirección de Recursos Genéticos y Biotecnología. Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA). Calle Saco Oliveros N. 402 - Cerro July, Arequipa, Arequipa 04011, Perú.

Emails: andreadelgadolazo@gmail.com, dtacoh@unsa.edu.pe, hdadther@inia.gob.pe, mhilari@inia.gob.pe, gpacheco@inia.gob.pe*

*Corresponding author

SUMMARY

Background: Rocoto (*Capsicum pubescens* Ruiz & Pav.) is a domesticated species of the *Capsicum* genus with growing economic interest due to its recent entry into diverse international markets. **Objective:** To evaluate the phenotypic variability of 261 accessions from the rocoto pepper collection of the Germplasm Bank of the National Institute of Agrarian Innovation (INIA), preserved at the Arequipa Agricultural Experimental Station. **Methodology:** A total of 261 accessions were characterized using 52 agromorphological descriptors (37 qualitative and 15 quantitative). For the qualitative descriptors, the Shannon–Weaver index and multiple correspondence analysis were applied. The quantitative traits were analyzed using Pearson correlation analysis, principal component analysis, and hierarchical clustering. **Results:** The qualitative descriptors with the highest diversity were associated with fruit traits, mainly fruit color in the mature state, fruit shape and fruit shape in conjunction with the pedicel. Among the quantitative traits, fruit weight, fruit width, fruit wall thickness, and placenta diameter were the main contributors to variability. Multivariate analyses (PCA and hierarchical clustering) showed that the collection was structured into two main groups, differentiated by vegetative vigor and fruit development characteristics, confirming that fruit traits are the main factors of differentiation among accessions. **Implications:** This study highlights the phenotypic variability present in the rocoto pepper collection. The results provide useful information for identifying accessions with differentiated agronomic traits, facilitating decision-making in germplasm characterization and conservation processes. **Conclusions:** The INIA rocoto pepper germplasm collection exhibits high phenotypic variability, mainly determined by fruit traits, which represent the primary criteria for differentiation among accessions. This variability evidence morphological divergence within the collection and represents a solid basis for the selection of promising materials and for the development of breeding and conservation programs of *C. pubescens*.

Key words: Agromorphological characterization; Arequipa; morphological diversity; multivariate analysis; plant genetic resources.

RESUMEN

Antecedentes: El rocoto (*Capsicum pubescens*) es una especie domesticada del género *Capsicum* con creciente interés a nivel económico, debido a su reciente ingreso en diversos mercados internacionales. **Objetivo:** Evaluar la variabilidad fenotípica de 261 accesiones de la colección de rocoto del Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), conservadas en la Estación Experimental Agraria Arequipa. **Metodología:** Se caracterizaron 261 accesiones mediante 52 descriptores agromorfológicos (37 cualitativos y 15 cuantitativos). En los descriptores cualitativos se aplicó el índice de Shannon-Weaver y el análisis de correspondencia múltiple. Los

† Submitted October 7, 2025 – Accepted July 15, 2026. <http://doi.org/10.56369/tsaes.6637>



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

ISSN: 1870-0462.

ORCID = A. Delgado-Lazo: <https://orcid.org/0000-0001-9156-7923>; D. Taco-Huancara: <https://orcid.org/0009-0007-2033-5413>; H. Dadther-Huaman: <https://orcid.org/0000-0001-7527-5410>; M.C. Hilari-Hilari: <https://orcid.org/0009-0001-1755-7345>; G. Pacheco-Lizárraga: <https://orcid.org/0000-0002-9329-2422>

cuantitativos fueron analizados mediante análisis de correlación de Pearson, análisis de componentes principales y agrupamiento jerárquico. **Resultados:** Los descriptores cualitativos con mayor diversidad estuvieron asociados al fruto, principalmente el color del fruto en estado maduro, la forma del fruto y forma del fruto en unión con el pedicelo. En los caracteres cuantitativos, el peso del fruto, el ancho del fruto, el espesor de la pared del fruto y el diámetro de la placenta fueron los principales responsables de la variabilidad. Los análisis multivariados (ACP y agrupamiento jerárquico) evidenciaron la estructuración de la colección en dos grupos principales, diferenciados por características de vigor vegetativo y desarrollo del fruto, confirmando que los rasgos del fruto constituyen los principales factores de diferenciación entre accesiones. **Implicaciones:** El estudio evidencia la variabilidad fenotípica presente en la colección de rocoto. Los resultados proporcionan información útil para la identificación de accesiones con características agronómicas diferenciadas, facilitando la toma de decisiones en procesos de caracterización y conservación de germoplasma. **Conclusiones:** La colección de rocoto del Banco de Germoplasma del INIA presenta una alta variabilidad fenotípica, principalmente determinada por caracteres del fruto, los cuales constituyen los principales criterios de diferenciación entre accesiones. Esta variabilidad evidencia la existencia de divergencia morfológica dentro de la colección y representa una base sólida para la selección de materiales promisorios y el desarrollo de programas de mejoramiento genético y conservación de *C. pubescens*.

Palabras clave: Análisis multivariado; Arequipa; caracterización agromorfológica; diversidad morfológica; recursos fitogenéticos.

INTRODUCCIÓN

El género *Capsicum* agrupa aproximadamente 43 especies originarias de América, distribuidas desde el sur de Estados Unidos hasta el centro de Argentina y adaptadas a diversos ecosistemas tropicales y templados. Estas plantas pueden ser herbáceas o arbustivas, presentan flores de color blanco, rosado o morado e incluyen especies comúnmente conocidas como pimientos, ajíes y rocotos. De este conjunto, cinco especies: *Capsicum annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens*, fueron domesticadas mediante procesos independientes, lo que evidencia múltiples eventos de selección y diversificación dentro del género (Carrizo *et al.*, 2022).

C. pubescens, conocido como rocoto, pertenece a un linaje evolutivo diferenciado dentro del género y está asociado a la región andina. Además, presenta características morfológicas distintivas, como semillas negras, corolas de tonalidad púrpura y pubescencia en los órganos vegetativos, rasgos que reflejan su singularidad genética dentro del complejo de especies domesticadas (Ibiza *et al.*, 2012).

Esta diferenciación evolutiva ha contribuido al desarrollo de una notable variabilidad en las características del fruto de *C. pubescens*, incluyendo forma, tamaño, espesor del pericarpio y grado de pungencia, rasgos ampliamente documentados dentro del género y de relevancia para programas de mejoramiento y selección agronómica (Tripodi y Greco, 2018). La pungencia característica de las especies de *Capsicum* se debe a la acumulación de capsaicinoides, un grupo de alcaloides sintetizados principalmente en los tejidos placentarios, cuya concentración está determinada tanto por factores genéticos propios de cada especie y genotipo como

por condiciones ambientales durante el desarrollo del fruto (Bosland y Votava, 2012).

Desde el punto de vista agronómico y nutricional, *C. pubescens* presenta un elevado contenido de vitamina C y diversos compuestos bioactivos con propiedades antioxidantes, lo que incrementa su valor funcional y su potencial comercial en mercados especializados (Meckelmann *et al.*, 2013). En Perú, *C. pubescens* constituye un cultivo de creciente importancia en la horticultura andina. En los últimos años, el rocoto ha registrado rendimientos de hasta 14.79 t ha⁻¹ y una producción nacional aproximada de 47 576 t en el año 2024, siendo el departamento de Pasco uno de los principales centros de producción del país (SIEA, 2024).

En el género *Capsicum*, la caracterización morfológica y agronómica del germoplasma constituye una herramienta fundamental para describir la variabilidad existente entre especies y genotipos. La evaluación sistemática de caracteres fenotípicos permite analizar la diversidad presente en colecciones de germoplasma y generar información útil para estudios de diversidad y para apoyar programas de mejoramiento genético (Tripodi y Greco, 2018).

En el Perú, el Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), a través de la Dirección de Recursos Genéticos y Biotecnología, tiene la responsabilidad de coordinar las actividades de identificación, evaluación, manejo y conservación de los recursos genéticos de especies cultivadas y domesticadas, con el objetivo de promover el aprovechamiento y la valorización de la agrobiodiversidad nacional (ROF, 2025). En este marco, el Banco Nacional de Germoplasma del INIA cumple un papel fundamental en la preservación de accesiones de *C. pubescens* recolectadas en diferentes departamentos del país.

A pesar de la importancia del rocoto en la agrobiodiversidad andina y de su conservación en el Banco Nacional de Germoplasma del INIA, la disponibilidad de estudios sobre la variabilidad fenotípica de esta colección aún es limitada. La generación de conocimiento sobre la diversidad presente en estos materiales resulta necesaria para comprender su variabilidad y contribuir a su adecuada conservación y gestión. En este contexto, el objetivo del presente estudio fue evaluar la variabilidad fenotípica de 261 accesiones de rocoto (*C. pubescens*) conservadas en el Banco Nacional de Germoplasma del INIA, evaluadas en la Estación Experimental Agraria Arequipa durante el periodo 2023–2024.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización y periodo de estudio

La investigación se realizó en el Centro Experimental Santa Rita, perteneciente a la Estación Experimental Agraria (EEA) Arequipa del INIA, ubicado en el distrito de Santa Rita de Siguan, provincia de Arequipa, departamento de Arequipa, Perú, durante los periodos comprendidos entre enero y diciembre de 2023 y 2024. El establecimiento del cultivo se inició en enero con la siembra de las semillas en bandejas de germinación; en marzo se realizó el trasplante a bolsas de vivero y en mayo las plántulas fueron trasladadas a campo definitivo. Las coordenadas geográficas del área experimental fueron 16°28'19" S y 72°06'36" O, a una altitud de 1296.

El suelo del área experimental presentó textura franco arenosa, con una conductividad eléctrica de 93.7 mS m⁻¹, determinada según la norma ISO 11265:1994. Asimismo, se registró un contenido de materia orgánica de 0.9 %, fósforo disponible de 8.2 mg kg⁻¹ y potasio disponible de 515.64 mg kg⁻¹, parámetros determinados conforme a la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000. Estos análisis edáficos fueron realizados al inicio del experimento, en el año 2023, por el Laboratorio de Suelos, Agua y Foliar (LABSAF) del INIA.

El distrito de Santa Rita de Siguan presenta un clima árido templado, caracterizado por una marcada escasez de humedad (Castro *et al.*, 2021). Durante el periodo de evaluación, la temperatura media anual fue de 19.2 °C, con una temperatura máxima promedio de 31.8 °C y una mínima promedio de 9.7 °C. La humedad relativa media alcanzó 28.7 %, con valores mínimo y máximo de 5 % y 62 %, respectivamente. La precipitación acumulada durante los años de evaluación fue de 14.5 mm, de acuerdo con los registros meteorológicos de la estación Santa Rita del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú (SENAMHI).

Material vegetal

Se utilizaron semillas de 261 accesiones de *C. pubescens* conservadas en el Banco Nacional de Germoplasma del Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), las cuales fueron recolectadas previamente por esta institución en ocho departamentos del Perú: Huánuco, La Libertad, Cajamarca, Ayacucho, Apurímac, Arequipa, Piura y Puno. *C. pubescens* es una especie perenne que puede mantenerse productiva durante varios años bajo condiciones ambientales favorables (Bosland y Votava, 2012). Las semillas utilizadas durante el segundo año de evaluación se obtuvieron de frutos producidos por las plantas establecidas en el primer año, con el fin de garantizar la continuidad del material vegetal evaluado.

Diseño experimental y manejo del cultivo

Previo al establecimiento del experimento en campo definitivo, se seleccionaron plántulas homogéneas en tamaño y estado sanitario, con el fin de asegurar una uniformidad inicial del material vegetal evaluado. El experimento se estableció en seis camellones de cultivo, separados entre sí por 3 m. En cada camellón se dispusieron cinco surcos, con una distancia de 1.7 m entre surcos y 1.8 m entre plantas dentro del surco. Cada accesión se estableció con cinco plantas, distribuidas en los cinco surcos del camellón, correspondiendo una planta por surco. De esta manera, cada accesión ocupó un área aproximada de 12.24 m².

En total, cinco camellones albergaron aproximadamente 50 accesiones cada uno, mientras que el sexto camellón estuvo conformado por 11 accesiones, completando así las 261 accesiones evaluadas. Cada accesión fue considerada como unidad experimental, mientras que las cinco plantas establecidas por accesión fueron consideradas como submuestras para la evaluación de los descriptores morfológicos.

Durante el establecimiento y desarrollo del cultivo se aplicó un esquema de fertilización de 200–150–350–100–80 kg ha⁻¹ de N–P–K–Ca–Mg, respectivamente. El riego se realizó mediante un sistema de goteo.

Evaluación de la variabilidad fenotípica y caracterización agromorfológica

La evaluación de la variabilidad fenotípica y la caracterización agromorfológica se realizaron utilizando los descriptores para *Capsicum* propuestos por IPGRI *et al.* (1995). En total se evaluaron 52 descriptores agromorfológicos, de los cuales 37 fueron cualitativos y 15 cuantitativos. En los

descriptores cualitativos se incorporaron estados adicionales observados en campo que no están contemplados en IPGRI *et al.* (1995), tales como: ‘perenne’ para el descriptor ciclo de vida; ‘verde con manchas púrpuras en los nudos’ y ‘verde con base del tallo morado’ para el color del tallo; ‘morado con franja blanca’ para el color de las anteras; y ‘morado y blanco’ para el color del filamento. Estas categorías adicionales reflejan la variabilidad morfológica observada en las accesiones evaluadas. Asimismo, entre los descriptores cuantitativos se incorporó el diámetro de la placenta del fruto, debido a su relevancia morfológica para la caracterización del fruto.

Considerando el elevado número de accesiones evaluadas y la amplia diversidad presente en *C. pubescens*, el presente estudio constituye una caracterización inicial de la variabilidad fenotípica de la colección analizada, generando información base para futuras investigaciones orientadas a evaluaciones más detalladas y al aprovechamiento de este germoplasma en programas de conservación y mejoramiento genético.

Análisis estadístico

Para las variables agromorfológicas cualitativas se determinó la moda y se calculó el índice de diversidad de Shannon–Weaver (H') como medida de variabilidad. Asimismo, se realizó un análisis de correspondencia múltiple (ACM) para explorar la estructura de asociación entre categorías y la contribución de los descriptores a la diferenciación de las accesiones.

En las variables cuantitativas se estimaron estadísticas descriptivas, incluyendo valores mínimo y máximo, media, desviación estándar y coeficiente de variación. La normalidad de los datos se evaluó mediante la prueba de Kolmogórov–Smirnov. Al no cumplirse el supuesto de normalidad ($p \leq 0.05$), se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal–Wallis para comparar las medianas entre accesiones. Cuando se detectaron diferencias significativas, se aplicó un ajuste por comparaciones múltiples utilizando el método de Holm para determinar los grupos homogéneos.

Adicionalmente, se efectuó un análisis de correlación de Pearson para evaluar la asociación lineal entre variables cuantitativas. La estructura de la variabilidad se examinó mediante análisis de componentes principales. Asimismo, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico utilizando la distancia euclidiana como medida de disimilitud y el

método de Ward como criterio de aglomeración. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el entorno R (versión 4.4.1).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de variabilidad fenotípica en caracteres cualitativos

Resultados comparables han sido reportados en la caracterización agromorfológica de accesiones de *Capsicum* spp. en Nepal. Karkee *et al.* (2021) registraron valores del índice de Shannon–Weaver de $H' = 0.62$ para color del fruto en madurez y $H' = 0.68$ para la forma del fruto, mientras que Rahman *et al.* (2024), en *Capsicum frutescens*, reportaron $H' = 0.87$ para color del fruto maduro y $H' = 0.84$ para la forma del fruto en la unión con el pedicelo. En comparación, los valores observados en la presente colección fueron mayores, alcanzando $H' = 1.77$ para color del fruto maduro (Tabla 1), $H' = 1.21$ para forma del fruto en la unión con el pedicelo y $H' = 1.16$ para la forma del fruto, lo que evidencia una mayor amplitud de variación fenotípica en el germoplasma conservado en el Banco de Germoplasma del INIA.

En concordancia con estos antecedentes, el análisis de diversidad de Shannon–Weaver evidenció una variabilidad diferenciada entre los descriptores evaluados, destacando aquellos asociados a color y forma del fruto, cuyos valores del índice fueron $H' > 1$ (Tabla 1). Estos resultados indican que los caracteres reproductivos concentran mayores niveles de diversidad fenotípica dentro de la colección analizada, lo que resalta su importancia para procesos de selección y programas de mejoramiento genético. Estudios en germoplasma de *Capsicum* han señalado que los rasgos del fruto suelen presentar mayor variación que los caracteres vegetativos, debido tanto a la diversidad genética existente como a la presión de selección ejercida durante la domesticación y el mejoramiento (Tripodi y Kumar, 2019).

En contraste, varios descriptores vegetativos, florales, del fruto y de semilla presentaron valores bajos del índice ($H' \leq 0.5$) (Tabla 1), lo que indica menor variabilidad y mayor uniformidad fenotípica entre las accesiones evaluadas. Este patrón ha sido documentado en colecciones conservadas en bancos de germoplasma, donde los caracteres vegetativos suelen mostrar menor amplitud de variación relativa en comparación con los reproductivos (Yumnam *et al.*, 2012). Asimismo, algunos caracteres mostraron ausencia de variación ($H' = 0$), lo que podría reflejar la conservación de rasgos taxonómicamente estables dentro de la especie.

Tabla 1. Índice de diversidad de Shannon–Weaver para 37 descriptores cualitativos evaluados en 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, cultivadas en Santa Rita de Sigüas, Arequipa, Perú.

N	Descriptor	(H')	N	Descriptor	(H')	N	Descriptor	(H')
1	CFEM	1.77	14	PPFM	0.53	26	FH	0
2	FFUP	1.21	15	CHO	0.47	27	MLF	0
3	FF	1.16	16	ATF	0.47	28	CC	0
4	PPT	0.99	17	PHO	0.46	29	CMC	0
5	DH	0.86	18	CT	0.39	30	PC	0
6	DR	0.85	19	AFV	0.21	31	MC	0
7	FAF	0.8	20	CS	0.16	32	CAC	0
8	M	0.73	21	PF	0.14	33	CA	0
9	CBF	0.69	22	PT	0.05	34	CF	0
10	HC	0.68	23	CV	0	35	EM	0
11	MFM	0.65	24	AN	0	36	TE	0
12	NFLA	0.61	25	FT	0	37	SS	0
13	EE	0.57						

N: número; (H'): Índice de diversidad de Shannon–Weaver; CFEM: Color del fruto en estado maduro; FFUP: Forma del fruto en la unión con el pedicelo; FF: Forma del fruto; PPT: Persistencia del pedicelo del fruto maduro con el tallo; DH: Densidad de hojas; DR: Densidad de ramificación; FAF: Forma del ápice del fruto; M: Macollamiento; CBF: Cuello en la base del fruto; HC: Hábito de crecimiento; MFM: Manchas o rayas antocianínicas en frutos maduros; NFLA: Número de flores por axila; EE: Exserción del estigma; PPFM: Persistencia del pedicelo con el fruto maduro; CHO: Color de la hoja; ATF: Arrugamiento transversal del fruto; PHO: Pubescencia de la hoja; CT: Color del tallo; AFV: Apéndice en el fruto, vestigio de la floración; CS: Color de la semilla; PF: Posición de la flor; PT: Pubescencia del tallo; CV: Ciclo de vida; AN: Antocianina del nudo (toda la planta); FT: Forma del tallo; FH: Forma de la hoja; MLF: Margen de la lámina foliar; CC: Color de la corola; CMC: Color de la mancha de la corola; PC: Pigmentación del cáliz; MC: Margen del cáliz; CAC: Constricción anular del cáliz; CA: Color de las anteras; CF: Color del filamento; EM: Esterilidad masculina; TE: Tipo de epidermis; SS: Superficie de la semilla.

Análisis de correspondencia múltiple (ACM)

El ACM (Figura 1) permitió explorar la estructura de la variabilidad de los descriptores cualitativos evaluados en las accesiones de rocoto. Las dos primeras dimensiones explicaron en conjunto 11.6 % de la variabilidad total, correspondiendo 5.9 % a la Dimensión 1 y 5.7 % a la Dimensión 2. Aunque estos valores son relativamente bajos, este comportamiento es frecuente en análisis de correspondencias múltiples que incluyen un número elevado de variables categóricas y estados, donde la inercia total tiende a distribuirse entre varias dimensiones; sin embargo, las primeras dimensiones permiten identificar los descriptores con mayor contribución a la diferenciación de los individuos en el espacio multivariado (Abdi y Valentin, 2007).

La Dimensión 1 estuvo principalmente determinada por densidad de ramificación y densidad de hojas, que presentaron las mayores contribuciones con 25.08 % y 24.61 %, respectivamente. En menor proporción también contribuyeron forma del fruto en la unión con el pedicelo (7.73 %), forma del fruto (7.61 %), forma del ápice del fruto (7.37 %) y macollamiento (6.30 %). Estos resultados indican que los rasgos relacionados con la arquitectura vegetativa de la planta, particularmente la densidad de hojas y el

grado de ramificación, constituyen uno de los principales ejes de variación fenotípica dentro de las accesiones evaluadas. Resultados similares han sido reportados en estudios de caracterización de *Capsicum*, donde los descriptores vegetativos, como la ramificación y el follaje, contribuyen a la diferenciación entre accesiones debido a su relación con el vigor y el hábito de crecimiento de las plantas (Khan *et al.*, 2020).

Por su parte, la Dimensión 2 estuvo dominada principalmente por descriptores asociados a la morfología del fruto, destacando forma del fruto con una contribución de 29.29 %, seguida de forma del ápice del fruto (18.14 %), cuello en la base del fruto (11.55 %) y forma del fruto en la unión con el pedicelo (11.23 %). Estos resultados sugieren que la variación en la forma y estructura del fruto constituye otro componente importante de la diversidad fenotípica dentro de la colección analizada. En diversos estudios de caracterización morfológica en *Capsicum* spp., los descriptores del fruto han sido identificados como los principales responsables de la diferenciación fenotípica entre accesiones, debido a su alta variabilidad y relevancia en procesos de selección y domesticación (Yumnam *et al.*, 2012).

Asimismo, los descriptores: forma del fruto en la unión con el pedicelo, forma del fruto, densidad de hojas, densidad de ramificación y forma del ápice del fruto, que mostraron contribuciones relevantes en el ACM, también presentaron valores relativamente altos del índice de Shannon–Weaver, lo que evidencia su elevada diversidad fenotípica dentro de la colección. Esta coincidencia entre ambos análisis sugiere que dichos caracteres poseen una alta capacidad discriminante para la caracterización del germoplasma de *C. pubescens*.

En contraste, el descriptor color del fruto en estado maduro presentó el mayor valor del índice de Shannon–Weaver ($H' = 1.77$) (Tabla 1), lo que indica una elevada diversidad de categorías dentro de la

colección. Sin embargo, su contribución en el análisis de correspondencias múltiples fue baja, lo que sugiere que, aunque existe una amplia variabilidad en el color del fruto maduro, este carácter se encuentra distribuido de manera relativamente homogénea entre las accesiones evaluadas, limitando su capacidad para discriminar grupos fenotípicos en el análisis multivariado. En este sentido, el índice de Shannon–Weaver refleja la diversidad interna de un descriptor basada en la riqueza y equidad de sus categorías, mientras que el análisis de correspondencias múltiples permite identificar aquellos caracteres que contribuyen a estructurar la variabilidad conjunta entre múltiples variables categóricas (Tuomisto, 2010).

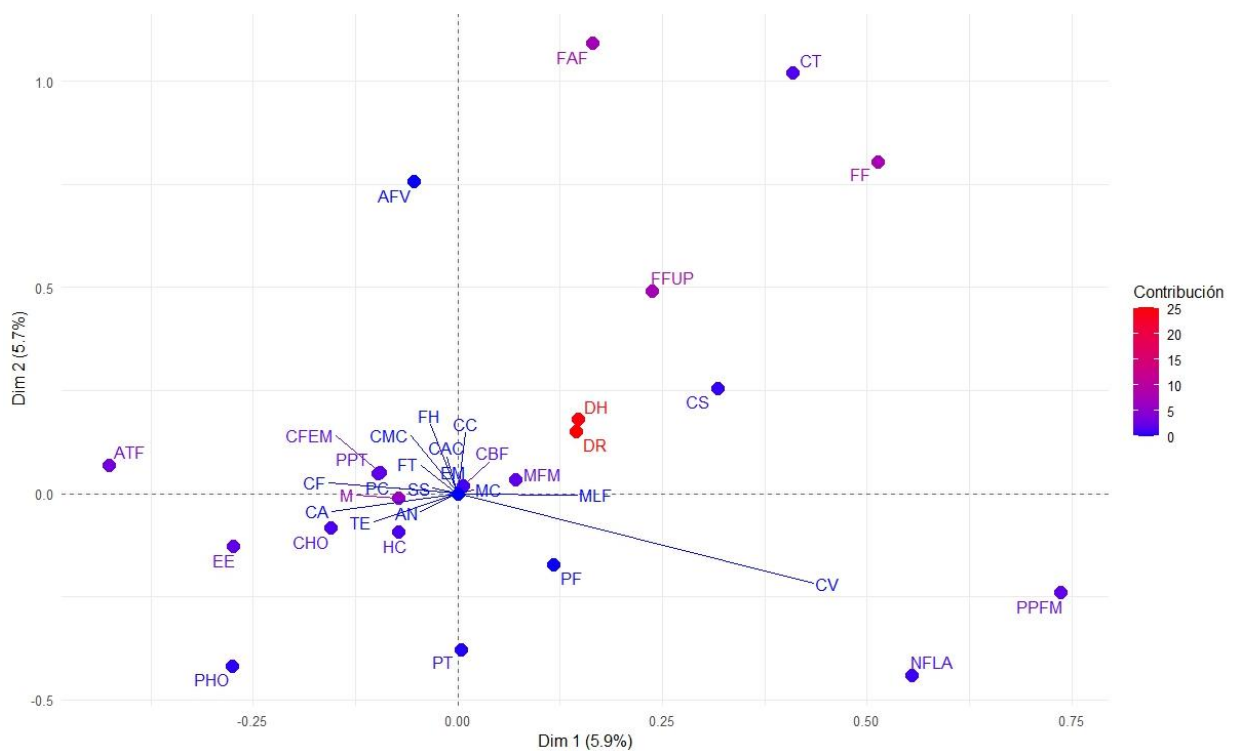


Figura 1. Análisis de correspondencia múltiple de 37 descriptores cualitativos evaluados en 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, cultivadas en Santa Rita de Sigüas, Arequipa, Perú. CFEM: Color del fruto en estado maduro; FFUP: Forma del fruto en la unión con el pedicelo; FF: Forma del fruto; PPT: Persistencia del pedicelo del fruto maduro con el tallo; DH: Densidad de hojas; DR: Densidad de ramificación; FAF: Forma del ápice del fruto; M: Macollamiento; CBF: Cuello en la base del fruto; HC: Hábito de crecimiento; MFM: Manchas o rayas antocianínicas en frutos maduros; NFLA: Número de flores por axila; EE: Exserción del estigma; PPFM: Persistencia del pedicelo con el fruto maduro; CHO: Color de la hoja; ATF: Arrugamiento transversal del fruto; PHO: Pubescencia de la hoja; CT: Color del tallo; AFV: Apéndice en el fruto, vestigio de la floración; CS: Color de la semilla; PF: Posición de la flor; PT: Pubescencia del tallo; CV: Ciclo de vida; AN: Antocianina del nudo (toda la planta); FT: Forma del tallo; FH: Forma de la hoja; MLF: Margen de la lámina foliar; CC: Color de la corola; CMC: Color de la mancha de la corola; PC: Pigmentación del cáliz; MC: Margen del cáliz; CAC: Constricción anular del cáliz; CA: Color de las anteras; CF: Color del filamento; EM: Esterilidad masculina; TE: Tipo de epidermis; SS: Superficie de la semilla. Dim: Dimensión.

Análisis de variabilidad fenotípica en caracteres cuantitativos

El análisis descriptivo evidenció una amplia variabilidad fenotípica entre las accesiones evaluadas de *C. pubescens*, reflejada en los rangos observados para todas las variables cuantitativas. Los valores elevados del coeficiente de variación se registraron principalmente en características asociadas al fruto y al rendimiento (Tabla 2), como peso del fruto (23 %), número de semillas por fruto (21 %) y diámetro de la placenta (20 %), lo que indica una mayor heterogeneidad entre accesiones. En contraste, variables como longitud de la hoja cotiledónea, altura de planta y espesor de la pared del fruto presentaron menor variabilidad (10 %), lo que sugiere mayor estabilidad fenotípica para estos caracteres.

El análisis no paramétrico de Kruskal–Wallis mostró diferencias altamente significativas entre accesiones para todas las variables evaluadas (Tabla 2) ($p \leq 0.01$ y $p \leq 0.001$), evidenciando la existencia de variabilidad estadísticamente significativa dentro de la colección. Este resultado confirma que, incluso en caracteres con menor coeficiente de variación, las diferencias entre accesiones son consistentes y detectables.

Las variables relacionadas con el tamaño y peso del fruto (peso de fruto, longitud y diámetro de la placenta), así como aquellas vinculadas al potencial

reproductivo (número de semillas por fruto), destacaron por presentar simultáneamente alta variabilidad y alta significancia estadística (Tabla 2), lo que resalta su importancia como criterios clave en programas de selección y mejoramiento genético.

Estos resultados son consistentes con estudios previos en especies del género *Capsicum*, donde se ha reportado que los caracteres asociados al fruto concentran mayores niveles de variabilidad fenotípica y son determinantes en la diferenciación de accesiones. En este sentido, Tripodi y Kumar (2019) destacan que los rasgos relacionados con el tamaño y peso del fruto presentan alta variabilidad y son fundamentales en programas de mejoramiento genético. De manera similar, estudios de caracterización morfológica han evidenciado que los atributos del fruto poseen mayor poder discriminante en análisis de diversidad dentro del género, siendo ampliamente utilizados en la evaluación y selección de germoplasma (Sudré *et al.*, 2010).

Correlación de Pearson

El análisis de correlación de Pearson evidenció asociaciones significativas principalmente entre caracteres relacionados con el fruto (Figura 2). Destacó la fuerte correlación positiva entre el peso del fruto y el ancho del fruto ($r = 0.82^{***}$), así como con el espesor de la pared del fruto ($r = 0.64^{***}$), lo que indica una estrecha relación entre el tamaño y la

Tabla 2. Análisis descriptivo y prueba no paramétrica de Kruskal–Wallis para variables cuantitativas evaluadas en 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, cultivadas en Santa Rita de Siguan, Arequipa, Perú.

Variable	máximo	mínimo	Media	Coeficiente de Variación	Test	<i>p</i> value	Significancia
LHC	17.96	9.81	14.16	10%	K-W	$p \leq 0.01$	**
ALP	115.50	65.70	91.15	10%	K-W	$p \leq 0.001$	***
ANP	167.80	77.20	108.29	12%	K-W	$p \leq 0.001$	***
LT	19.84	4.75	12.93	17%	K-W	$p \leq 0.001$	***
DT	3.14	1.70	2.33	11%	K-W	$p \leq 0.001$	***
LFR	7.60	3.19	5.43	16%	K-W	$p \leq 0.001$	***
AF	5.49	2.55	3.91	12%	K-W	$p \leq 0.001$	***
MF	58.75	13.30	31.15	23%	K-W	$p \leq 0.001$	***
LPF	5.61	2.53	3.83	12%	K-W	$p \leq 0.001$	***
NL	4.50	1.80	2.65	14%	K-W	$p \leq 0.001$	***
EMF	6.11	3.03	4.79	10%	K-W	$p \leq 0.001$	***
LP	56.59	18.07	34.12	19%	K-W	$p \leq 0.001$	***
DP	14.18	4.46	9.33	20%	K-W	$p \leq 0.001$	***
NSF	100.90	18.90	59.04	21%	K-W	$p \leq 0.001$	***
MS	1.40	0.61	0.83	14%	K-W	$p \leq 0.001$	***

LHC: longitud de la hoja cotiledónea; ALP: altura de la planta (mm); ANP: ancho de planta (cm); LT: longitud del tallo (cm); DT: diámetro del tallo (mm); LFR: longitud del fruto (cm); AF: ancho del fruto (cm); MF: peso del fruto (g); LPF: longitud del pedicelo del fruto (cm); NL: número de lóculos (unidad); EMF: espesor de la pared del fruto (mm); LP: longitud de la placenta (mm); DP: diámetro de la placenta (mm); NSF: número de semillas por fruto (unidad); MS: peso de 100 semillas (g). K-W: Kruskal-Wallis.

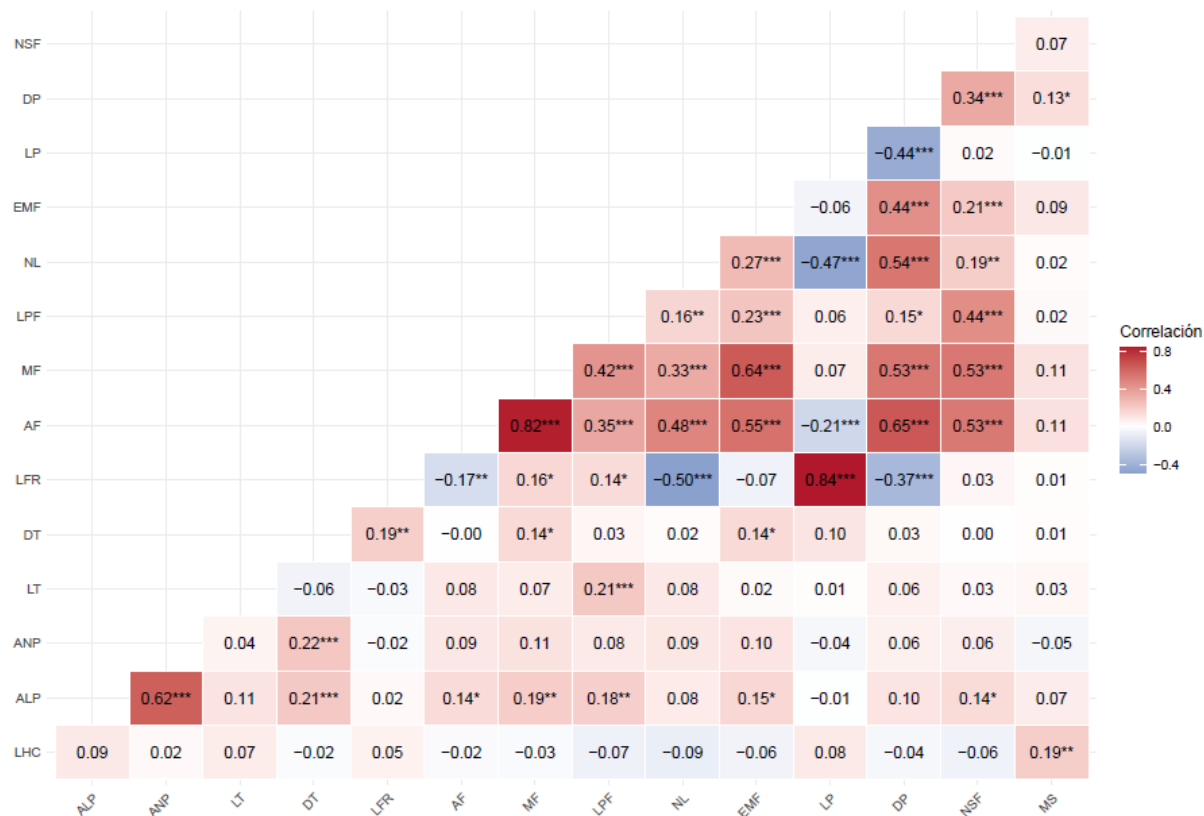


Figura 2. Matriz de correlación de Pearson de 15 caracteres cuantitativos evaluados en 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, cultivadas en Santa Rita de Sigüas, Arequipa, Perú. LHC: longitud de la hoja cotiledónea; ALP: altura de la planta; ANP: ancho de planta; LT: longitud del tallo; DT: diámetro del tallo; LFR: longitud del fruto; AF: ancho del fruto; MF: peso del fruto; LPF: longitud del pedicelo del fruto; NL: número de lóculos; EMF: espesor de la pared del fruto; LP: longitud de la placenta; DP: diámetro de la placenta; NSF: número de semillas por fruto; MS: peso de 100 semillas. *** $p \leq 0.001$; ** $p \leq 0.01$; * $p \leq 0.1$.

estructura del fruto. Estos resultados coinciden con lo reportado por Moon *et al.* (2023), quienes también observaron una alta interrelación entre el peso, el diámetro y el espesor del fruto en accesiones de *Capsicum*, atributos relevantes en la selección de materiales con mejor calidad y comportamiento poscosecha.

Asimismo, se observó una asociación positiva marcada entre la longitud de la placenta y la longitud del fruto ($r = 0.84^{***}$) (Figura 2), lo que sugiere una relación estructural directa en el desarrollo interno del fruto. Este patrón ha sido reportado previamente por Bedjaoui *et al.* (2022) en *Capsicum annuum*, donde ambos caracteres mostraron una estrecha correlación. En cuanto a los caracteres vegetativos, se identificó una correlación positiva entre la altura de la planta y el ancho de planta ($r = 0.62^{***}$), evidenciando una relación consistente con el vigor general de la planta, en concordancia con lo señalado por Ayala *et al.* (2017).

Por otro lado, se registraron correlaciones negativas significativas entre componentes internos y externos del fruto (Figura 2), particularmente entre el número de lóculos y la longitud del fruto, así como entre el diámetro de la placenta y la longitud del fruto. También se observó una relación inversa entre el ancho y la longitud del fruto, lo que sugiere compensaciones morfológicas en la conformación del fruto. Resultados similares fueron reportados por Ayala *et al.* (2017), quienes evidenciaron asociaciones negativas entre estos mismos caracteres en *C. pubescens*.

Análisis de componentes principales (ACP)

Los dos primeros componentes principales explicaron en conjunto el 41.46 % de la variación total de la colección de germoplasma de *C. pubescens* (Figura 3). El primer componente explicó el 25.83 % de la variación y estuvo determinado principalmente por el ancho del fruto (20.09 %), el peso del fruto (16.96 %), el diámetro de la placenta (15.83 %), el espesor de la pared del fruto (11.21 %) y el número de lóculos

(10.85 %), lo que evidencia que este eje está asociado a características de tamaño y estructura del fruto. Por su parte, el segundo componente explicó el 15.63 % de la variación total y estuvo definido principalmente por la longitud del fruto (31.59 %) y la longitud de la placenta (28.54 %), seguido en menor medida por el número de lóculos (7.61 %), el peso del fruto (7.02 %) y la longitud del pedicelo del fruto (6.39 %), reflejando un gradiente relacionado con la elongación del fruto y sus estructuras internas.

En la Figura 3, se muestra que la proximidad y alineación entre el ancho del fruto, el peso del fruto y el espesor de la pared del fruto confirman la asociación positiva entre estos caracteres, en concordancia con el análisis de correlación (Figura 2). Asimismo, la disposición opuesta entre la longitud del fruto y la longitud de la placenta respecto al diámetro de la placenta y al número de lóculos evidencia relaciones inversas entre estos caracteres. Estos resultados coinciden con lo reportado por

Castañeda-Blas *et al.* (2024), quienes señalaron que los caracteres relacionados con el tamaño y peso del fruto explican gran parte de la variabilidad en el primer componente, mientras que la longitud del fruto se asocia principalmente con el segundo componente.

Desde el punto de vista del mejoramiento genético, estos resultados tienen implicancias relevantes. La fuerte asociación positiva entre el ancho del fruto, el peso del fruto y el espesor de la pared del fruto sugiere que la selección por uno de estos caracteres, particularmente el ancho del fruto por su fácil medición en campo permitiría predecir indirectamente incrementos en el peso y en el grosor de la pared del fruto. Este comportamiento es consistente con lo reportado en especies del género *Capsicum*, donde los caracteres asociados al tamaño del fruto presentan alta variabilidad y son ampliamente utilizados como criterios de selección (Tripodi y Kumar, 2019).

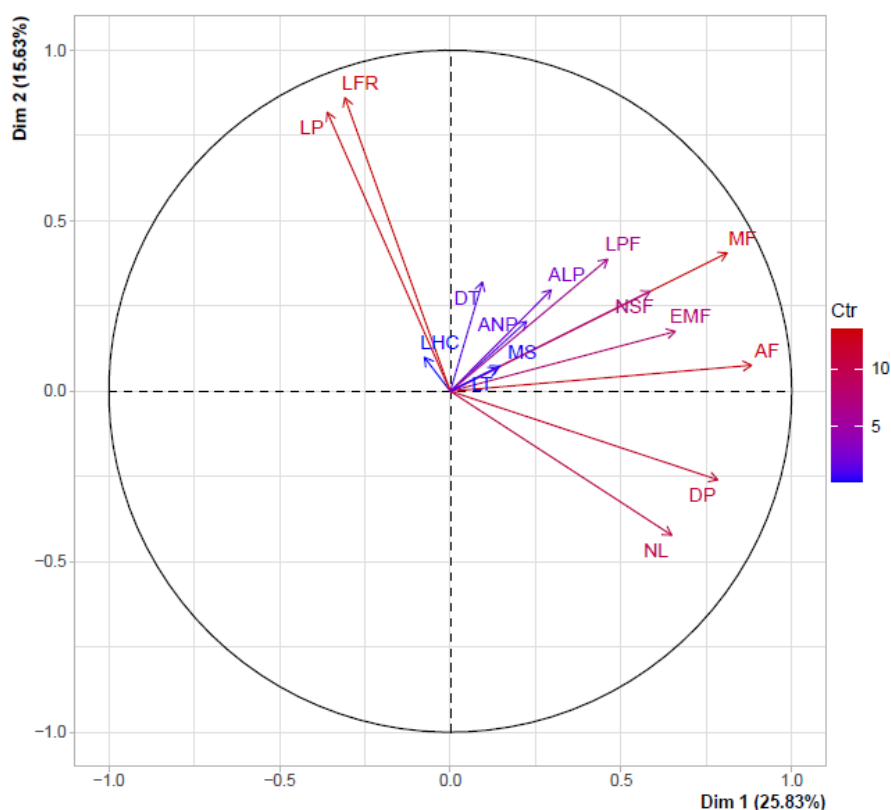


Figura 3. Análisis de componentes principales de 15 caracteres cuantitativos evaluados en 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, cultivadas en Santa Rita de Sigwas, Arequipa, Perú. LHC: longitud de la hoja cotiledónea; ALP: altura de la planta; ANP: ancho de planta; LT: longitud del tallo; DT: diámetro del tallo; LFR: longitud del fruto; AF: ancho del fruto; MF: peso del fruto; LPF: longitud del pedicelo del fruto; NL: número de lóculos; EMF: espesor de la pared del fruto; LP: longitud de la placenta; DP: diámetro de la placenta; NSF: número de semillas por fruto; MS: peso de 100 semillas. Dim: Dimensión; Ctr: contribución.

Análisis de agrupamiento jerárquico

El análisis de agrupamiento jerárquico permitió identificar dos grupos principales de accesiones de *C. pubescens* (Figura 4). El grupo 1 estuvo conformado por 153 accesiones, mientras que el grupo 2 incluyó 108 accesiones, evidenciando una diferenciación estructural dentro de la colección evaluada.

Las variables que más contribuyeron a la separación entre los grupos fueron la altura de la planta, el ancho

de la planta, el peso del fruto y el número de semillas por fruto. Los valores promedio de estas variables (Tabla 3) muestran que el grupo 1 presentó mayores valores en todos los casos (94.94 cm de altura de planta, 120.50 cm de ancho de planta, 33.27 g de peso de fruto y 65.74 semillas por fruto), en comparación con el grupo 2 (88.16 cm, 112.30 cm, 24.44 g y 42.71 semillas por fruto, respectivamente). Estas diferencias indican que el grupo 1 agrupa accesiones con mayor vigor vegetativo y mayor desarrollo reproductivo.



Figura 4. Análisis de agrupamiento jerárquico de 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, evaluadas mediante 15 caracteres cuantitativos, cultivadas en Santa Rita de Siguan, Arequipa, Perú. Las accesiones del grupo 1 se muestran en color rojo y las del grupo 2 en color celeste.

Tabla 3. Promedios de los principales descriptores cuantitativos que diferenciaron los grupos identificados en 261 accesiones de *Capsicum pubescens* del Banco de Germoplasma del INIA, cultivadas en Santa Rita de Sigüas, Arequipa, Perú.

GRUPO	ALP (cm)	ANP (cm)	MF (g)	NSF (unidad)
Grupo 1	94.94	120.50	33.27	6.74
Grupo 2	88.16	112.30	24.44	42.71

ALP: altura de la planta; ANP: ancho de planta; MF: peso del fruto; NSF: número de semillas por fruto.

Dentro del grupo 1 destacan accesiones con mayores valores de peso de fruto, entre ellas PER1002909 (58.75 g), PER1002923 (48.65 g), PER1002890 (47.85 g), PER1002901 (46.17 g) y PER1002876 (45.89 g), las cuales superan el promedio del grupo y representan materiales promisorios para procesos de selección.

En concordancia con estos resultados, el análisis de componentes principales evidenció que los caracteres asociados al tamaño y desarrollo del fruto explican una proporción importante de la variabilidad observada en la colección.

No obstante, a pesar del elevado número de accesiones evaluadas, la identificación de únicamente dos grupos principales sugiere la existencia de patrones de similitud fenotípica dentro de la colección. Este comportamiento puede interpretarse como un reflejo de la dinámica de los sistemas tradicionales de cultivo, donde el intercambio de semillas y la selección por parte de los agricultores favorecen la conservación y difusión de variedades locales con características agronómicas deseables, generando cierto grado de homogeneidad en algunos rasgos morfológicos (Jarvis *et al.*, 2008). En este contexto, la presencia de accesiones similares no solo evidencia posible redundancia, sino también la estabilidad y adaptación de determinados genotipos ampliamente cultivados.

Asimismo, en términos de la estructura del dendrograma, las accesiones dentro de cada grupo presentan una proximidad relativamente homogénea, mientras que la distancia entre ambos grupos es marcada, lo que evidencia la existencia de divergencia morfológica. Este comportamiento indica que el agrupamiento jerárquico fue eficaz para discriminar accesiones con perfiles fenotípicos contrastantes, particularmente en caracteres relacionados con el crecimiento de la planta y el desarrollo del fruto. En este sentido, el uso de análisis multivariados ha sido ampliamente reportado como una herramienta robusta para estructurar la variabilidad en colecciones de germoplasma de *Capsicum* (Tripodi y Kumar, 2019), así como para evidenciar patrones de similitud y diferenciación entre accesiones (Bedjaoui *et al.*, 2022).

Estos resultados resaltan el potencial de la colección para la identificación de materiales superiores y su uso en programas de mejoramiento genético y conservación de la diversidad de *C. pubescens*.

CONCLUSIONES

La colección de 261 accesiones de *C. pubescens* conservada en el Banco Nacional de Germoplasma del INIA presenta una alta variabilidad fenotípica,

especialmente en caracteres asociados al fruto, como el peso, la forma del fruto y el número de semillas, los cuales mostraron mayor capacidad discriminante en los análisis realizados.

Los análisis multivariados permitieron estructurar esta variabilidad en dos grupos principales, diferenciados principalmente por características de vigor vegetativo y desarrollo del fruto, evidenciando la existencia de divergencia morfológica dentro de la colección. Los caracteres relacionados con el tamaño y estructura del fruto fueron los principales responsables de la variabilidad observada, confirmando su relevancia como criterios de selección.

En conjunto, los resultados evidencian el alto potencial del germoplasma evaluado para su uso en programas de mejoramiento genético y estrategias de conservación de la diversidad de *C. pubescens*.

Funding. This research work was financed by the Investment Project “Improvement of research services in the characterization of genetic resources of Agrobiodiversity in 17 departments of Peru ProAgrobio”, with unique investment code 2480490.

Conflict of interest. There is no conflict of interest

Compliance with ethical standards. Does not apply.

Data availability. Data is available from the author upon reasonable request.

Author contribution statement (CRediT). **A. Delgado-Lazo** – Investigation, methodology and writing-review & editing. **D. Taco-Huancara** – Investigation. **H. Dadther-Huaman** – Formal analysis, validation and writing-review & editing. **M.C. Hilari-Hilari** – Data curation **G. Pacheco-Lizárraga** – Data curation, supervision and writing-review & editing.

REFERENCES

- Abdi, H. and Valentin, D., 2007. Multiple correspondence analysis. In: N.J. Salkind, ed. *Encyclopedia of Measurement and Statistics*. Thousand Oaks, California: SAGE Publications. pp. 651–657. <https://doi.org/10.4135/9781412952644.n293>
- Ayala, B., Mejía, J., Martínez, I., Rubí, M. and Vázquez, L., 2017. Caracterización morfológica de híbridos de chile manzano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*,

- 8(4), pp. 828–836.
<https://doi.org/10.29312/remexca.v8i4.10>
- Bedjaoui, H., Boulelouah, N., Mehaoua, M.S. and Baississe, S., 2022. Exploring agromorphological diversity of Algerian hot pepper (*Capsicum annuum* L.) accessions using multivariate statistics. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 34(10), pp. 836–849.
<https://doi.org/10.9755/ejfa.2022.v34.i10.2939>
- Bosland, P.W. and Votava, E.J., 2012. Peppers: *Vegetable and Spice Capsicums* (2nd ed.). Wallingford, UK: CABI Publishing.
<https://doi.org/10.1079/9781845938253.0000>
- Carrizo, C., Barboza, G., Palombo, N. and Weiss, H., 2022. Diversification of chiles (*Capsicum*, Solanaceae) through time and space: New insights from genome-wide RAD-seq data. *Frontiers in Genetics*, 13, p. 1030536.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1030536>
- Castañeda-Blas, M., Celestino-Avelino, D., Marcelo-Salvador, M., Goethe-Palomares, E., Fernandez-Huaytalla, E. and Contreras-Liza, S., 2024. Caracterización morfológica del germoplasma de *Capsicum* spp. en el Instituto Nacional de Innovación Agraria, Perú. *Peruvian Agricultural Research*, 6(2), pp. 70–78.
<https://revistas.unjfsc.edu.pe/index.php/PeruvianAgriculturalResearch/article/view/976>
- Castro, A., Dávila, C., Laura, W., Cubas, F., Ávalos, G., López O., C., Villena, D., Valdez, M., Urbiola, J., Trebejo, I., Menis, L. and Marín, D., 2021. *Climas del Perú: mapa de clasificación climática nacional*. Lima, SENAMHI.
<https://www.senamhi.gob.pe/load/file/01404SENA-4.pdf> [Accessed 08 march 2026].
- Ibiza, V.P., Blanca, J., Cañizares, J. and Nuez, F., 2012. Taxonomy and genetic diversity of domesticated *Capsicum* species in the Andean region. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(6), pp. 1077–1088.
<https://doi.org/10.1007/s10722-011-9744-z>
- IPGRI-International Plant Genetic Resources Institute, AVRDC and CATIE., 1995. Descriptors for *Capsicum* (*Capsicum* spp.). Rome, Italy: IPGRI.
<https://cgspace.cgiar.org/server/api/core/bitstreams/bf9e057f-3ed5-4677-8d4a-9be190ed021c/content> [Accessed 08 september 2025].
- Jarvis, D.I., Brown, A.H.D., Cuong, P.H., Collado-Panduro, L., Latournerie-Moreno, L., Gyawali, S., Tanto, T., Sawadogo, M., Mar, I., Sadiki, M., Hue, N.T., Arias-Reyes, L., Balma, D., Bajracharya, J., Castillo, F., Rijal, D., Belqadi, L., Rana, R.B., Saidi, S., Ouedraogo, J., Zangre, R. and Hodgkin, T., 2008. A global perspective of the richness and evenness of traditional crop-variety diversity maintained by farming communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), pp. 5326–5331.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0800607105>
- Karkee, A., Mainali, R., Basnet, S., Ghimire, K., Joshi, B., Thapa, P. and Mishra, K., 2021. Agro-morphological characterization and invarietal diversity of Akabare chilli (*Capsicum* spp.) landraces of Nepal. *SAARC Journal of Agriculture*, 19(2), pp. 37–55.
<https://doi.org/10.3329/sja.v19i2.57671>
- Khan, N., Ahmed, M.J., Shah, S.Z.A., Shehzad, T., Ahmed, M. Bashir, S. and Hamid A., 2020. Morphological and agronomic characterization of *Capsicum annuum* L. germplasm in Pakistan. *Pure and Applied Biology*, 9(2), pp. 1603–1612.
<http://dx.doi.org/10.19045/bspab.2020.90168>
- Meckelmann, S.W., Riegel, D.W., van Zonneveld, M.J., Ríos, L., Peña, K., Ugas, R., Quinonez, L., Mueller-Seitz, E. and Petz, M., 2013. Compositional characterization of native Peruvian chili peppers (*Capsicum* spp.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(10), pp. 2530–2537.
<https://doi.org/10.1021/jf304986g>
- Moon, S., Ro, N., Kim, J., Ko, H., Lee, S., Oh, H., Kim, B., Lee, H. and Lee, G., 2023. Characterization of diverse pepper (*Capsicum* spp.) germplasms based on agromorphological traits and phytochemical contents. *Agronomy*, 13(10), 2665.
<https://doi.org/10.3390/agronomy13102665>
- ROF- Reglamento de Organización y Funciones., 2025. Texto integrado del reglamento de organización y funciones del instituto nacional de innovación agraria. INA, Lima.
<https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file>

- [le/7488541/6371876-anexo.pdf?v=1736883027](https://doi.org/10.7488541/6371876-anexo.pdf?v=1736883027) [Accessed 10 december 2025].
- SIEA-Sistema Integrado de Estadística Agraria., 2024. Datos agropecuarios del Perú. https://siea.midagri.gob.pe/siea_bi/ [Accessed 10 august 2025].
- Sudré, C.P., Gonçalves, L.S.A., Rodrigues, R., do Amaral Júnior, A.T., Riva-Souza, E.M. and Bento, C.S., 2010. Genetic variability in domesticated *Capsicum* spp. as assessed by morphological and agronomic data in mixed statistical analysis. *Genetics and Molecular Research*, 9(1), pp. 283–294. <https://doi.org/10.4238/vol9-1gmr698>
- Tripodi, P. and Greco, B., 2018. Large Scale Phenotyping Provides Insight into the Diversity of Vegetative and Reproductive Organs in a Wide Collection of Wild and Domesticated Peppers (*Capsicum* spp.). *Plants*, 7(4), p. 103. <https://doi.org/10.3390/plants7040103>
- Tripodi, P. and Kumar, S., 2019. *The Capsicum Crop: An Introduction*. In: Ramchiary, N., Kole, C. (eds) *The Capsicum Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham. pp. 1-8 https://doi.org/10.1007/978-3-319-97217-6_1
- Tuomisto, H., 2010. A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), pp. 2–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>
- Yumnam, J.S., Tyagi, W., Pandey, A., Meetei, N.T. and Rai, M., 2012. Evaluation of genetic diversity of chilli landraces from North Eastern India based on morphology, SSR markers and the Pun1 locus. *Plant Molecular Biology Reporter*, 30(6), pp. 1470–1479. <https://doi.org/10.1007/s11105-012-0466-y>