



Araceli Aguilar-Meléndez, Marco Antonio Vásquez-Dávila, Esther Katz y
María Reyna Hernández Colorado (dir.)

Los chiles que le dan sabor al mundo

IRD Éditions

La diversidad genética de *Capsicum annuum* de México

Edmundo Rodríguez Campos

DOI: 10.4000/books.irdeditions.30922
Editor: IRD Éditions, Universidad Veracruzana
Lugar de edición: IRD Éditions, Universidad Veracruzana
Año de edición: 2018
Publicación en OpenEdition Books: 28 agosto 2019
Colección: D'Amérique latine
ISBN electrónico: 9782709926744



<http://books.openedition.org>

Referencia electrónica

RODRÍGUEZ CAMPOS, Edmundo. *La diversidad genética de Capsicum annuum de México* In: *Los chiles que le dan sabor al mundo* [en línea]. Marseille: IRD Éditions, 2018 (generado el 31 mars 2020). Disponible en Internet: <<http://books.openedition.org/irdeditions/30922>>. ISBN: 9782709926744. DOI: <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.30922>.

La diversidad genética de *Capsicum annuum* de México

Edmundo Rodríguez Campos

El chile es un recurso multifacético, se utiliza como condimento, verdura y colorante en las cocinas del mundo, y tiene, además, diferentes usos industriales que generan fuertes divisas. Aunque se cultiva en diversas regiones del planeta, en el continente americano tiene su centro de origen y es donde se encuentra su mayor diversidad morfológica. En México se cultivan cuatro especies: *Capsicum annuum*, *C. frutescens*, *C. chinensis* y *C. pubescens* y es centro de domesticación y diversificación de la primera (Pickersgill 1971). Debido a que además es un territorio donde las culturas indígenas siguen utilizando sus recursos nativos, existe un gran número de morfotipos y variedades criollas de esta especie (Aguilar Meléndez, este volumen) y se espera, por ende, una alta diversidad genética subyacente.

La exploración de la diversidad genética en los cultivos ofrece un gran reto intelectual, ya que estamos ante objetos de estudio que son producto de la selección natural y artificial. Los individuos de una misma especie no son idénticos: tienen muchas diferencias en su forma, función y comportamiento. Una parte importante de la variación entre los individuos es heredable y proviene de los genes, es decir, es variabilidad genética. Las diferencias entre los organismos dentro de una población y entre poblaciones son el fundamento de la evolución por selección natural. Si esos cambios son guiados o manipulados por humanos, hablamos entonces de selección artificial y es cuando se da, en principio, el origen de los cultivos y posteriormente el mejoramiento de las especies domesticadas.

A mayor diversidad genética, las especies tienen mayores probabilidades de sobrevivir a los cambios del ambiente (abióticos o bióticos). En general, cuando el tamaño de las poblaciones se reduce, aumenta la reproducción entre organismos emparentados (consanguinidad) y hay una reduc-

ción de la diversidad genética. El mejoramiento de los cultivos depende de la disponibilidad y uso estratégico de la diversidad genética del cultivo y la de sus parientes silvestres más cercanos, por lo que se requiere conocer los niveles relativos de diversidad genética inter e intrapoblacional (Votava *et al.* 2002).

En este trabajo se hace una revisión bibliográfica que muestra el estado del conocimiento actual de la diversidad genética de los chiles domesticados nativos pertenecientes a la especie *Capsicum annuum* que es, por mucho, la más importante en el ámbito mundial, tanto desde la perspectiva de diversidad como de su valor económico. Por ello, en este capítulo se analiza en forma particular la información disponible más relevante acerca de su diversidad genética en México.

Sistemas de producción de chiles y su relación con la erosión genética de los cultivos

Existen dos sistemas de producción de chiles. Por un lado, está el que se hace a gran escala, que emplea semillas generadas por grandes compañías, utiliza muchos insumos químicos, tecnología agrícola moderna y se realiza en zonas del altiplano mexicano en grandes extensiones de terreno. De esta forma se siembran nueve cultivares de chiles que suministran de frutos a los grandes supermercados, centrales de abasto y semilleras del país. De manera contrastante, se cultivan chiles a pequeña escala en diversos ecosistemas con orografía compleja, utilizando semillas locales heredadas de generación en generación en zonas restringidas, sembradas con conocimiento y tecnología tradicionales. Aproximadamente 90 cultivares de chiles se siembran de esta manera, principalmente en el centro y sur del territorio mexicano (Aguilar-Meléndez y Lira, este volumen).

La diversidad genética en algunos cultivos ha disminuido fuertemente en los últimos tiempos. Esta reducción, denominada erosión genética, implica, entre otras cosas, que hay menos variación disponible para los programas de mejora de los fitomejoradores. La agricultura moderna, de donde se obtiene una proporción importante de los alimentos que se consumen en las ciudades, utiliza intensamente maquinaria, fertilizantes y agroquímicos. Para que estos insumos sean rentables, se requiere que las plantas sean tan similares entre sí como sea posible. Para aprovechar eficientemente la maquinaria es necesario que las plantas sean de igual tamaño y que las partes cosechadas –granos,

frutos, tubérculos— maduren uniformemente. Todas las plantas deben responder de una manera similar a la aplicación de fertilizantes y a cada una de las prácticas agrícolas.

Las variedades modernas de los cultivos, además de ser plantas muy productivas y resistentes a diferentes plagas y enfermedades, son muy uniformes. La agricultura moderna es, entonces, casi la antípoda de la biodiversidad. Se siembran grandes extensiones de tierra con la misma variedad de cultivo, de gran uniformidad genética. Esto conduce a los agricultores a dejar de sembrar otras variedades que, aunque menos rendidoras, fueron adaptándose a ambientes —tanto abióticos como bióticos— específicos. Cuando una nueva plaga o enfermedad aparece, se tiene la opción de recurrir a un uso más intenso de los plaguicidas existentes, de desarrollar nuevos o mejorar genéticamente los cultivos. Solo la mejora genética no provoca mayores daños al medioambiente. Como primer paso en ese mejoramiento es necesario contar o identificar plantas resistentes, de las que puedan transferirse los genes que contienen la información bioquímica de la resistencia hacia las variedades de mayor producción. Pero son cada vez menos las variedades locales de las cuales se puede echar mano, o estas no parecen tener las características deseadas. Es decir, los recursos genéticos se van erosionando, dejando a disposición menos variantes de los genes disponibles para el mejoramiento de los cultivos.

Votava, Baral y Bosland (2005), al ponderar la importancia de la conservación de la diversidad genética presente en las variedades criollas de chiles, relatan cómo el cultivo de chile en Nuevo México, el líder de la producción de chiles pungentes en los Estados Unidos de América se hizo popular en 1916 gracias al desarrollo de la variedad New Mexico núm. 9, que dominó hasta los años 50. Esta se desarrolló a partir de la selección de plantas de diferentes cultivares criollos locales pertenecientes a los tipos pasilla, colorado y negro. Actualmente, ninguno de esos cultivares criollos queda disponible para los fitomejoradores en las extensas áreas de cultivo del sur de Nuevo México. Así, la mayor diversidad que se encontraba en los chiles criollos a partir de los cuales se desarrolló New Mexico núm. 9, se perdió cuando, en los cultivos, esos criollos fueron sustituidos por la variedad mejorada.

En México no contamos con estudios sistemáticos sobre la extensión de la erosión genética de cada uno de los tipos de chiles. Sin embargo, hay

datos anecdóticos que indican que dicha erosión está sucediendo y en algunos casos están desapareciendo morfotipos para siempre: el chile huacle, uno de los más típicos de la cocina oaxaqueña, ya casi no se produce en la región de las cañadas, de donde es originario. Durante 2014 solo un productor lo cultivó en Cuicatlán. También en Oaxaca, pero en los valles centrales, el cultivo del chile de agua sustituyó completamente al *ginn lass* (chile delgado). Por su parte, el chile ancho Ramos Arizpe, que se cultivaba en el municipio de Coahuila con el mismo nombre, ya desapareció.

Como respuesta a esta situación se ha desarrollado una serie de programas de conservación del germoplasma, tanto en forma de colecciones de semillas, llamadas bancos de genes, como programas de conservación de variedades criollas, apoyando a agricultores locales para asegurar el mantenimiento de estas fuentes de genes. La conservación de los recursos fitogenéticos, tanto en bancos *ex situ*, como con el apoyo de agricultores *in situ*, requiere el conocimiento de la diversidad contenida en esas colecciones. La pregunta central de estos estudios es: ¿cuántas muestras se tienen que conservar para asegurar que se cuenta con la mayor parte de las variantes genéticas presentes en las poblaciones cultivadas y silvestres? Para el caso de México no lo sabemos todavía, por lo que es prioritario diseñar una estrategia donde la diversidad genética de los chiles mexicanos se documente y se resguarde de una manera segura, principalmente por los agricultores tradicionales.

La diversidad genética en los chiles de México

La variación genética la podemos estudiar en diferentes niveles; en el macroscópico podemos observar la que se expresa morfológicamente. Es en este nivel en el que tradicionalmente se hacen grupos taxonómicos y se reconocen variedades y cultivares. Si se quiere emplear otra escala de apreciación, se utilizan métodos cuantitativos que permiten medir con mayor resolución la diversidad genética; de estos se hablará más adelante.

En el proceso de los cultivos ocurre una selección artificial que promueve el desarrollo de los caracteres deseables. En este proceso disminuye la variabilidad genética total, ya que dicha selección se va realizando con relativamente pocos individuos en cada generación, lo que propicia que algunas formas genéticas (alelos) desaparezcan. Sin embargo, en algunos cultivos se ha observado

el desarrollo de una gran cantidad de variedades, que se constituyen en un repertorio de diversidad genética promovida por el ser humano (Casas *et al.* 2016). Un ejemplo muy conocido es el de *Brassica oleracea*, especie a la que pertenecen variedades tan diferentes como el brócoli, el repollo, la col de Bruselas o el colirrábano. *Capsicum annuum* tiene una historia similar, pues, si bien no se reconocen variedades botánicas, ya que todos los chiles cultivados de esta especie pertenecen a *Capsicum annuum* var. *annuum*, a lo largo del mundo se han desarrollado un sinnúmero de cultivares y razas criollas que se agrupan en diferentes morfotipos, cada uno con una diversidad genética que se va pasando de generación en generación, dentro de sus diferentes poblaciones cultivadas en diversos ambientes.

A partir de los viajes de Cristóbal Colón, algunas variedades de *Capsicum* llegaron a Europa y posteriormente las rutas de mercadeo ayudaron a su dispersión. El chile se dispersó rápidamente por las rutas de las especias desde Europa a África, India, China, Japón y Corea (Bosland *et al.* 2012). En estos centros secundarios de diversificación se originaron miles de variedades locales. Actualmente existen colecciones de *Capsicum* en al menos 140 países (Djian-Caporalino *et al.* 2006).

Pozo Campodonico (1981) revisó los morfotipos de chile en México, así como los principales cultivares desarrollados por los fitomejoradores mexicanos hasta principios de los ochenta, mencionando los tipos ancho, mulato, guajillo o mirasol, jalapeño y serrano como aquellos de mayor importancia económica. Hasta la fecha, estos son los chiles comercializados a mayor escala en México y Estados Unidos (Aguilar-Meléndez, comunicación personal 2016). Bosland *et al.* (2012), al considerar la variedad de los chiles en el contexto mundial agregaron los morfotipos bell, pimienta, calabaza, tomate, cheese, de cera amarillo, cherry, paprika, cayenne, chilhuacle, cubano, pepperocini, costeño, de árbol, new mexican, santaka, hontaka y varios ornamentales. Aguilar-Rincón *et al.* (2010) en la obra *Los chiles de México y su distribución* incluyen diferentes tipos de variedades criollas, mencionando un total de 51, aunque también se incluyen algunos correspondientes a *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, el chile silvestre. En esa obra, solo se describen someramente las variedades y no se intenta clasificarlas dentro de los morfotipos descritos por otros autores.

El chile es una de las hortalizas más importantes en el mundo. Su diversidad genética se resguardó fuera de sus centros de origen y cultivo actuales, por lo que se conserva en los bancos de germoplasma (bancos de semillas o “genéticos”) más importantes del mundo. El objetivo de estas colecciones es conservar *ex situ* la diversidad biológica de las especies cultivadas, principalmente como una fuente de genes para los programas de mejoramiento para el desarrollo de nuevas variedades e híbridos de los cultivos. La tabla 1 muestra la representación de *C. annuum* en algunos de los bancos de semillas más importantes. Pese a que México es el centro de origen y uno de los principales centros de diversificación de *C. annuum*, esta especie no está muy representada en esos bancos.

Evaluación de la diversidad genética con marcadores moleculares

Los primeros estudios para evaluar la diversidad genética en el chile se hicieron a través de marcadores morfológicos, citológicos y biológicos (Bhadragoudar y Patil 2011). Los marcadores morfológicos en chile son abundantes y una selección de estos se utiliza como descriptores de las variedades de chile (IPGRI, AVRDC y CATIE 1995). Los marcadores citológicos son aquellos que podemos distinguir al analizar las células, siendo especialmente informativos el número y la estructura de los cromosomas durante la metafase de la división celular mitótica. Pickersgill (1971) encontró que todas las muestras analizadas de chile cultivado tienen dos pares de cromosomas acrocéntricos, mientras que solo algunas de chiles silvestres procedentes del centro de México mostraron esa morfología cromosómica. Este hecho llevó a la autora a proponer una relación entre esos chiles silvestres y los ancestros de los cultivados.

Con el desarrollo de técnicas para el estudio de proteínas y ácidos nucleicos (particularmente DNA^1), los marcadores moleculares se convirtieron en la herramienta fundamental para el estudio de la diversidad genética. Estas técnicas se basan en la capacidad de separar las diferentes formas de una molécula de proteína o de fragmentos de DNA .

¹ Siglas en inglés de Deoxyribonucleic acid, ácido desoxirribunucleico.

Tabla 1. Bancos de germoplasma con las mayores colecciones de semillas de Chile.

Banco de semillas	Accesiones de <i>C. annuum</i>	Accesiones procedentes de México
RDA-Genebank Information Center. Corea del Sur ¹	827	Nd
The World Vegetable Center. Taiwan ²	5 497	297
Centre for Genetic Resources. Holanda ³	782	29
Central Institute for Genetics and Germplasm. Alemania ⁴	1 207	7
US National Plant Germoplasm System. Estados Unidos ⁵	2 468	229
Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos. México ⁶	2 007	2 000

Fuentes:

1. <http://www.genebank.go.kr/eng/plant/condition.jsp> (4/4/2016)
2. http://203.64.245.173/search_result.asp?page=1&ACCNO=&TEMPNO=&VINO=&SPECIE=CAPSICUMANNUM&PEDCUL=&SUBTAX=&COUNTR=MEXICO&NOTES= (4/4/2016)
3. <http://cgngenis.wur.nl/ToonResultaten.aspx?ID=awdqb5bo> (4/4/2016)
4. http://gbis.ipk-gatersleben.de/GBIS_1/ergebnisliste.jsf;jsessionid=8Bjir3k2_gghp-FORRKEDKU5MJvflHM4a6y7Gocg77ymdfechLS_!643426677!1459797063990?autoscroll=0,11
5. https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/view2.aspx?dv=web_taxonomy-species_view_accessionlist¶ms=:taxonomyid=8904 (Si bien la base de datos arroja 3 982 registros para *C. annuum*, solo 2 468 pueden ser recuperados).
6. Consulta directa

Los marcadores isoenzimáticos toman ventaja de diferentes técnicas colorimétricas que permiten visualizar la actividad de una enzima en una condición que discrimina las diferentes variantes genéticas de esta. Loaiza-Figueroa *et al.* 1989, en su trabajo seminal sobre variedad genética del género *Capsicum* en México, utilizaron nueve enzimas para estudiar 186 accesiones que cubren la mayor parte del territorio. Con este sistema detectaron 20 *loci* diferentes (genes polimórficos) y 76 alelos (o variantes de esos genes) y mediante el análisis

de las diferencias de las procedencias, en función de la presencia o ausencia de cada alelo, pudieron distinguir claramente tres grupos dentro de *C. annuum*: todos los silvestres del oeste, todos los domesticados más los silvestres del este y del sureste y un tercer grupo pequeño y muy atípico de Jalisco, con plantas de flores verdesas, frutos no pungentes y que crecen a mayor altitud que los demás silvestres (1 450 msn).

Los marcadores basados en el análisis de secuencias de DNA son más variados. Los RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphisms) se basan en la separación de las diferentes formas de un fragmento de DNA que se obtiene mediante la digestión con enzimas de restricción (enzimas que rompen las moléculas de DNA en sitios específicos) y que después se hacen visibles mediante la hibridación (apareamiento) con un fragmento conocido y marcado (clona). Esta técnica fue empleada por Prince *et al.* 1992 para genotipificar 23 accesiones de chile de diferentes lugares de México. La diversidad de genes promedio (H) que encontraron fue similar entre las regiones estudiadas (0.238 para la región sur, 0.275 para en noroeste y 0.262 para el noreste).

Otra práctica seguida con frecuencia es el estudio de RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA). Por medio de esta técnica se obtienen fragmentos del genoma que se hacen visibles mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), en la que se usa un solo oligonucleótido iniciador (en una reacción convencional se usan dos, uno para cada cadena del DNA). La secuencia del oligonucleótido se define al azar y se generan varios fragmentos (visibles como bandas en un gel) en cada reacción. Hernández-Verdugo *et al.* 2001 utilizaron RAPD para estudiar 18 poblaciones silvestres y tres domesticadas de *C. annuum*. Diez marcadores generaron 166 bandas en las poblaciones silvestres, todas polimórficas. El nivel de diversidad genética entre las poblaciones silvestres y las domesticadas fue similar. Troconis-Torres *et al.* (2012) al estudiar diferentes cultivares de *C. annuum* y *C. chinense* lograron diferenciar las muestras de ambas especies con un solo marcador.

Los AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) se basan en la separación de una selección de fragmentos de DNA. La técnica incluye el rompimiento de las moléculas de DNA con enzimas de restricción y posterior amplificación selectiva de una subpoblación de los fragmentos resultantes mediante dos o tres rondas de PCR. Castañón-Nájera, *et al.* 2014 estudiaron

varias poblaciones de chiles silvestres y cultivados de Tamaulipas y Tabasco utilizando esta técnica. La mayor diversidad genética fue observada entre las diferentes variedades estudiadas y menor dentro de cada variedad, indicando algún tipo de cuello de botella en su desarrollo que provocó la disminución de su diversidad. Mediante esta técnica lograron una clara diferenciación de las variedades de ambas regiones.

Los SSR (Simple Sequence Repeats o microsatélites) son secuencias cortas dispersas en el genoma que se repiten varias o muchas veces. Dado que el número de repeticiones y la longitud de los fragmentos son muy variables, estos caracteres se usan como marcadores moleculares. Los microsatélites son muy versátiles pues, aunque las diferencias de tamaño entre un fragmento y otro son muy pequeñas, pueden distinguirse fácilmente en un secuenciador de DNA automático. Kraft *et al.* (2014) utilizaron información de microsatélites para comparar 139 accesiones de chiles silvestres contra 49 de cultivados. Al colocar las distancias genéticas en la cuadrícula de un mapa, pudieron identificar las regiones donde la distancia entre los cultivados y los silvestres fue menor, y así proponer dos regiones donde pudo ocurrir la domesticación, noreste y centro-este de México.

Otros marcadores muy útiles son los llamados SNP (Single Nucleotide Polymorphism). Mientras que los marcadores moleculares anteriores se basan en técnicas que reflejan diferencias en la secuencia del genoma, los SNP se refieren al estudio directo de esas diferencias. Esta técnica involucra la secuenciación de fragmentos de DNA y su comparación entre individuos. El objetivo es identificar mutaciones puntuales donde un nucleótido es sustituido por otro, por ejemplo, una adenosina (A) por una timidina (T). Aguilar-Meléndez *et al.* 2009 utilizaron esta técnica para estudiar 80 muestras de chiles silvestres y criollos en el área de distribución de la especie en México usando secuencias de tres genes diferentes. Sus resultados los llevaron a proponer a la península de Yucatán como un centro secundario de domesticación y/o diversificación de *C. annuum*.

Evaluación cuantitativa de la diversidad genética

La diversidad genética se puede cuantificar utilizando la diversidad de genes, la heterocigocidad o el número de alelos por *locus*. El conocimiento del nivel de la diversidad genética se refiere a la determinación del número de *loci* polimór-

ficos (número de genes que se presentan en más de una forma), el número de alelos (número total de formas diferentes de los genes estudiados) y la distribución de las variantes genéticas dentro y entre las poblaciones de una especie como, por ejemplo, la identificación de alelos que son exclusivos de alguna población o región. El grado de precisión del cálculo de estos parámetros varía según el tipo y cantidad de marcadores moleculares utilizados en cada estudio. Los números que se muestran a continuación no son comparables entre los estudios, pero muestran claras tendencias que nos indican el estado de la diversidad genética en las poblaciones estudiadas.

Existen algunos estudios de la diversidad genética contenida en las colecciones de germoplasma mencionadas anteriormente. Nicolai *et al.* 2013 estudiaron la colección de *Capsicum* del INRA² (Francia), que contiene 1063 accesiones para *C. annuum*. El estudio se realizó utilizando microsatélites e incluyó 908 de esas accesiones, de las cuales solo 36 son de origen mexicano. Los autores encontraron una amplia diversidad genética entre las accesiones, con un número promedio de alelos de 12.57, diversidad génica (He) de 0.59 y una heterocigocidad observada de 0.035, lo que indica una diversidad alta y bien representada en la colección, pero en individuos altamente homocigotos, dada su reproducción autógama a partir de una base de semillas limitada.

Naegele *et al.* 2015 estudiaron 168 accesiones de *C. annuum* de la colección del US National Plant Germplasm System (Estados Unidos) en búsqueda de resistencia a la pudrición del fruto causada por *Phytophthora*. El análisis de la diversidad genética de esta muestra mediante 23 microsatélites arrojó un promedio de 4.9 alelos por *locus*, en tanto que el índice de diversidad genética (He) fue de 0.44. Cuando fueron analizadas solo las accesiones procedentes de México, el He fue muy similar (0.45).

Guzmán *et al.* 2005 compararon muestras del banco nacional de genes de la Universidad de San Carlos, en Guatemala, con muestras de traspatio utilizando marcadores AFLP, con el fin de definir el potencial del cultivo del chile en los traspatios como estrategia de conservación *in situ* de los recursos genéticos de esta especie en este país centroamericano. El análisis de 40

² Siglas en francés de Institut National de Recherche Agronomique, Instituto Nacional de Investigación Agronómica.

accesiones de la colección y 34 muestras de traspatio arrojó una diferencia pequeña entre estas. Por lo tanto, los autores concluyen que la diversidad está igualmente representada en ambos conjuntos.

Loaiza-Figueroa *et al.* (1989) estudiaron mediante isoenzimas la diversidad genética de 186 accesiones de chiles de México que incluyeron 71 silvestres, 42 semicultivadas y 50 cultivadas. La mayor diversidad genética (H_e) fue encontrada en las silvestres y la menor se registró en las semicultivadas. Al particionar la diversidad entre las poblaciones (D_{st}) y dentro de las poblaciones (H_s), encontraron que la mayor parte de la diversidad se encuentra entre las poblaciones de los tres grupos, siendo muy baja dentro de cada población. Los valores de D_{st} fueron de 0.256, 0.070 y 0.163, mientras que los de H_s fueron de 0.025, 0.007 y 0.012, respectivamente, indicando una forma de reproducción fundamentalmente autógama y posibles eventos tipo cuello de botella en la historia de esas poblaciones.

En un trabajo similar, Hernández-Verdugo *et al.* (2001) estudiaron 10 poblaciones silvestres del noroeste de México, una silvestre-cultivada y tres domesticadas (tipos serrano, jalapeño y marrón o *bell-pepper*). Utilizando nueve enzimas detectaron 12 *loci* polimórficos con 35 alelos; el promedio de alelos por *locus* fue de 2.7 para los silvestres y de 2.8 para los cultivados, mientras que la H_e fue 0.445 para los silvestres y 0.408 para los cultivados, como se espera de una especie fuertemente autógama. La diversidad intrapoblacional (H_s) fue de 0.474 vs 0.434, la interpoblacional (D_{st}) de 0.027 vs 0.093 y el coeficiente de diferenciación (G_{st}) fue de 0.056 vs 0.167. Es decir, que encontraron, a diferencia de otros autores, mayor diversidad genética dentro de las poblaciones que entre las poblaciones. Posteriormente, utilizando RAPDs y analizando prácticamente las mismas poblaciones, Oyama *et al.* (2006) obtuvieron diferentes resultados, es decir, valores más bajos de diversidad intrapoblacional (H_s) y mayores coeficientes de diferenciación (G_{st}).

Una parte importante de la diversidad genética disponible de los cultivos está en y entre las variedades criollas (*landraces*). Zeven (1998) definió a una *landrace* como una variedad con una gran capacidad para tolerar estrés biótico y abiótico, que resulta en una alta estabilidad en las cosechas y un rendimiento intermedio bajo un sistema agrícola de bajos insumos. Las variedades criollas se han cultivado por periodos largos, en regiones muy delimitadas, bajo

sistemas agrícolas tradicionales. No parece existir un censo de las variedades criollas de *C. annuum* en México, sin embargo, puede esperarse que su número sea grande, a juzgar por la riqueza de ambientes y de culturas.

Existen muy pocos ejemplos de estudios de la diversidad genética de variedades criollas en México. Contreras *et al.* 2011 estudiaron 55 poblaciones de poblanos, tres de ancho y dos de mihuateco, todos del morfotipo ancho. El estudio se realizó utilizando 19 microsatélites que arrojaron 105 alelos, con un promedio de 5.53 por *locus*. Las poblaciones mostraron una diversidad genética grande y poca diferenciación entre ellas, pero suficiente para distinguir las poblaciones de los diferentes criollos.

Un estudio de la variación morfológica de los chiles tipo guajillo (Del *et al.* 2007) mostró que este criollo tiene diversidad genética grande, que se refleja en la variabilidad entre plantas referida al tamaño de las hojas y a los tiempos de floración y maduración de los frutos.

Domínguez (2001) estudió tres razas criollas de chile tipo jalapeño del norte de Veracruz: espinalteco, pinalteco y zonteño. Tanto con isoenzimas como con AFLP, los tres criollos fueron distinguibles entre sí, indicando la existencia de diversidad genética en esa región para los chiles tipo jalapeño. Hernández-Verdugo *et al.* (2001) en su estudio de chiles silvestres del noroeste de México incluyeron tres morfotipos cultivados: serrano, jalapeño y morrón (*bell pepper*). El estudio isoenzimático mostró una diversidad genética (He) alta, indicando que para esos cultivares existe poca erosión genética.

La valoración morfológica de los chiles que se cultivan en Yaxcabá, Yucatán, arrojó una fuerte correlación entre los morfotipos determinados por el análisis de conglomerados, componentes principales y discriminante de 75 poblaciones, con respecto a los cultivares criollos tal y como son nombrados por los agricultores (Latournerie *et al.* 2002).

El análisis morfológico del chile de agua procedente de ocho localidades permitió distinguir al menos tres grupos morfológicos, resultando interesante que la mayor diversidad se encontró dentro de las muestras de las diferentes procedencias (Martínez-Sánchez *et al.* 2010).

Los criollos del sur de Puebla tienen amplia diversidad en su morfología, y en su análisis cuantitativo se puede distinguir fácilmente los tipos mihuateco, poblano, copi y los criollos de Tecmatlán. Entre las 43 poblaciones

estudiadas existe una amplia diversidad, sin embargo, la autora concluye que la conservación de estos materiales es incierta (Morán Bañuelos 2008).

Conclusiones

Los estudios sobre la diversidad genética de los chiles de México son variados en cuanto al tipo de análisis realizado y a los marcadores utilizados, pero son aislados. No existen estudios que incluyan, bajo una metodología y alcance similares, a los morfotipos de chile de mayor importancia comercial ni a la gran cantidad de criollos que se cultivan en la amplia diversidad de ambientes que existen en el país y que son mantenidos por campesinos de una diversidad cultural también muy grande.

Si bien los estudios aquí reseñados –basados en el análisis de numerosas muestras de colecciones de bancos de germoplasma y en estudios de pequeñas muestras de chiles cultivados– revelan una gran diversidad genética, estamos lejos de contar con una descripción completa de los materiales cultivados en México que incluya un análisis extensivo de dicha diversidad. Esa información permitiría identificar criollos y poblaciones de particular valor, ya sea porque son portadores de alelos únicos o por una diversidad grande. Estudios más detallados y enfocados permitirían identificar los genes (y sus alelos) que son responsables de las características distintivas de los chiles locales criollos, las cuales son muy estimadas en las culturas nativas y en la gastronomía mexicana.

Referencias

- Aguilar-Meléndez, Araceli, Peter L. Morrell, Mikeal L. Roose, y Seung-Chul Kim. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *Am. J. Bot.* 96: 1190-1202. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800155>.
- Aguilar-Rincón, Victor Hebert, Tarsicio Corona-Torres, Porfirio López, Luis Latournerie-Moreno, Moisés Ramírez-Meraz, Horacio Villalón-Mendoza, y Juan Apolinar Aguilar-Castillo. 2010. *Los chiles de México y su distribución*. Montecillo, Texcoco: SINAREFI, Colegio de Postgraduados, INIFAP, IT- Conkal, UANL, UAA.

- Bhadragoudar, R. y Chandrashekhar G. Patil. 2011. Assessment of genetic diversity among *Capsicum annuum* L. genotypes using RAPD markers. *African Journal of Biotechnology* 10: 17477-83.
- Bosland, Paul W., Eric J. Votava, y Eric M. Votava. 2012. *Peppers: vegetable and spice capsicums*. Vol. 22. Wallingford, UK: CABI.
- Casas, Alejandro, Juan Torres-Guevara, y Fabiola Parra (coordinadores). 2016. *Domesticación en el continente americano. Vol 1: Manejo de biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo*. Cd. de México, Lima: Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM) del Perú.
- Castañón-Najera, Guillermo, Moises Ramírez-Meraaz, Netzahualcoyotl Mayek-Pérez, Araceli C. García, y Regulo Ruiz-Salazar. 2014. Molecular comparison of wild and commercial chilies from Tamaulipas and Tabasco, Mexico. *Pakistan Journal of Botany* 46: 2101-6.
- Contreras Toledo, Aremi Rebeca. 2011. Análisis de la diversidad genética de variedades nativas de Chile "poblano" por medio de microsatélites. Tesis de maestría en Ciencias, Texcoco, México: Colegio de Posgraduados.
- Del, E., C. Moreno Pérez, O. Cruz Álvarez, C. H. Avendaño Arrazate, M. A. T. Martínez Damián, y A. Peña Lomelí. 2007. Morphological variation in Guajillo chili pepper plants (*Capsicum annuum* L.). En 8th African Crop Science Society Conference, El-Minia, Egypt, 27-31 October 2007:327-32. African Crop Science Society.
- Djian-Caporalino, C., V. Lefebvre, A. M. Sage-Daubèze, y A. Palloix. 2006. *Capsicum: genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement*. Vegetable Crops. Boca Raton, Florida: Taylor and Francis.
- Domínguez, Consuelo. 2001. Caracterización morfométrica, bioquímica y molecular del Chile xalapeño (*Capsicum annuum* L, Solanaceae) en el norte del estado de Veracruz. Tesis de doctorado en Ciencias. Universidad Veracruzana. Córdoba, Veracruz.
- Guzmán, F. A., H. Ayala, C. Azurdia, M. C. Duque, y M. C. de Vicente. 2005. AFLP assessment of genetic diversity of *Capsicum* genetic resources in Guatemala: home gardens as an option for conservation. *Crop Science* 45: 363-70.
- Hernández Verdugo, Sergio, Antonio González Rodríguez, Pedro Sánchez Peña, Alejandro Casas, y Ken Oyama. 2006. Estructura y diferenciación genética de poblaciones silvestres y domesticadas de Chile del noroeste de México analizada con isoenzimas y RAPDs. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29 (Es2). <http://www.redalyc.org/resumen.oa?id=61009805>.

- _____, R. Luna-Reyes, y K. Oyama. 2001. Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 226: 129-42.
- IPGRI, AVRDC, y CATIE. 1995. *Descriptors for Capsicum (Capsicum spp.)*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy; the Asian Vegetable Research and Development Center, Taipei, Taiwan and the Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Kraft, Kraig H., Cecil H. Brown, Gary P. Nabhan, Eike Luedeling, José de Jesús Luna Ruiz, Geo Coppens d'Eeckenbrugge, Robert J. Hijmans, y Paul Gepts. 2014. Multiple Lines of Evidence for the Origin of Domesticated Chili Pepper, *Capsicum Annuum*, in Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (17): 6165-70. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>.
- Latournerie, Luis, Luis Manuel Arias, Manuel Pérez, Guillermo Castañón, Porfirio Ramírez, José Luis Chávez, y Sergio Alfredo Rodríguez. 2002. Valoración in situ de la diversidad morfológica de chiles (*Capsicum annuum* L. y *Capsicum chinense* Jacq.) en Yaxcabá, Yucatán. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25: 25-33.
- Loaiza-Figueroa, Fernando, Kermit Ritland, José A. Laborde Cancino, y S. D. Tanksley. 1989. Patterns of Genetic Variation of the Genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 165 (3-4): 159-88. <https://doi.org/10.1007/BF00936000>.
- Martínez-Sánchez, David, Mario Pérez-Grajales, Juan Enrique Rodríguez-Pérez, Moreno Pérez, y Carmen del. 2010. Colecta y caracterización morfológica de "chile de agua" (*Capsicum annuum* L.) en Oaxaca, México. *Revista Chapingo. Serie horticultura* 16: 169-176.
- Morán Bañuelos, Sara Hirán. 2008. Caracterización biológica de chiles criollos (*Capsicum annuum* L.) del sur del estado de Puebla. Tesis doctoral. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México
- Naegele, R. P., A. J. Tomlinson, y M. K. Hausbeck. 2015. Evaluation of a Diverse, Worldwide Collection of Wild, Cultivated, and Landrace Pepper (*Capsicum annuum*) for Resistance to Phytophthora Fruit Rot, Genetic Diversity, and Population Structure. *Phytopathology* 105 (enero): 110-18. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-14-0031-R>.
- Nicolai, Maryse, Mélissa Cantet, Véronique Lefebvre, Anne-Marie Sage-Palloix, y Alain Palloix. 2013. Genotyping a large collection of pepper (*Capsicum* spp.)

- with SSR loci brings new evidence for the wild origin of cultivated *C. annuum* and the structuring of genetic diversity by human selection of cultivar types. *Genet Resour Crop Evol* 60: 2375-90. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0006-0>.
- Oyama, Ken, Sergio Hernández-Verdugo, Carla Sánchez, Antonio González-Rodríguez, Pedro Sánchez-Peña, José Garzón-Tiznado, y Alejandro Casas. 2006. Genetic Structure of Wild and Domesticated Populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from Northwestern Mexico Analyzed by RAPDs. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 553-62.
- Pickersgill, Barbara. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25: 683-691.
- Pozo Campodonico, Octavio. 1981. *Descripción de tipos y cultivares de chile (Capsicum spp.) en México*. Vol. 17. Folleto Técnico. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas. México.
- Prince, James P., Fernando Loaiza-Figueroa, y Steven D. Tanksley. 1992. Restriction fragment length polymorphism and genetic distance among Mexican accessions of *Capsicum*. *Genome* 35 (5): 726-32. <https://doi.org/10.1139/g92-112>.
- Troconis-Torres, Ivonne Guadalupe, Marlon Rojas-López, César Hernández-Rodríguez, Lourdes Villa-Tanaca, Ignacio Eduardo Maldonado-Mendoza, Lidia Dorantes-Álvarez, Darío Tellez-Medina y María Eugenia Jaramillo-Flores. 2012. "Biochemical and molecular analysis of some commercial samples of chilli peppers from Mexico", *J. Biomed Biotechnol.* 873090. <https://doi.org/10.1155/2012/873090>.
- Votava, Eric, Jit Baral, y Paul Bosland. 2005. Genetic diversity of Chile (*Capsicum annuum* var. *annuum* L.) landraces from Northern New Mexico, Colorado, and Mexico. *Economic Botany* 59(1): 8-17.
- _____. J., Gary P. Nabhan, y Paul W. Bosland. 2002. Genetic diversity and similarity revealed via molecular analysis among and within an *in situ* population and *ex situ* accessions of chiltepin *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*). *Conservation Genetics* 3: 123-29.
- Zeven, Anton C. 1998. Landraces: a review of definitions and classifications. *Euphytica* 104: 127-39.