

03058

3
2ij



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA-UACPyP/CCH

VARIACIÓN ECOFISIOLÓGICA, GENÉTICA Y EN LA
RESISTENCIA AL GEMINIVIRUS PHV DE POBLACIONES
SILVESTRES DE *C. ANNUUM*.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN ECOLOGÍA

PRESENTA

SERGIO HERNÁNDEZ VERDUGO

DIRECTOR DE TESIS: DR. KEN OYAMA NAKAGAWA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

275555

MÉXICO, D.F. 1999



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A MIS PADRES AMELIA Y JOSÉ, POR EL AMOR CON QUE
ME EDUCARON

MIS PADRES AMELIA Y JOSÉ, POR EL AMOR CON QUE
ME EDUCARON

A VIRGINIA, TAMBIÉN MI MADRE, POR DARME LA VIDA

A FLOR, MI COMPAÑERA, POR SU AMOR Y CARIÑO

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Sinaloa por las libertades y el apoyo económico que me brindó durante el desarrollo de esta investigación. Al CONACyT por la beca económica otorgada.

Al Instituto de Ecología de la UNAM por darme la oportunidad de hacer estos estudios.

Al Dr. Ken Oyama por su constante apoyo y su sincera amistad.

Al los Drs. Carlos Vázquez y Rafael Ribera por todas las facilidades para efectuar en sus laboratorios los estudios de germinación de semillas y de resistencia al geminivirus PHV, a la Dra. Patricia Dávila por sus valiosos comentarios y sugerencias, al Dr. Ramón Guevara por su apoyo durante el estudio de resistencia al virus PHV, al Dr. Alejandro Casas por las detalladas revisiones que hizo a varios capítulos de esta tesis y al Dr. Juan Núñez por haber aceptado revisar esta tesis y ser parte de mi jurado.

A Antonio González, Pablo Cuevas, Víctor Zarco, Heriberto Luna y Germán Bojórquez por su ayuda para la colecta del material en el estado de Sinaloa. A Rosaura Luna, Nidia Pérez y Euler por su ayuda para correr las electroforesis de isoenzimas. A Leoncio Paz por su apoyo durante los experimentos de germinación de semillas. A José Trinidad Ascencio, Zulma Monsalve y Rafael Peña por su ayuda en las técnicas de biología molecular para el estudio de resistencia al virus PHV.

A Sofía Solorzano, Alejandra Serrato y Adriana Otero, integrantes del laboratorio de Ecología y Genética Molecular, por su apoyo y amistad.

A Antonio Aguilera por su ayuda para resolver la gran cantidad de asuntos en la UAS, derivados de mi estancia en el Distrito Federal durante el periodo que duraron mis estudios doctorales.

CONTENIDO

CAPÍTULO 1. Resumen.

CAPÍTULO 2. Introducción.

CAPITULO 3. Taxonomía, origen y domesticación del género *Capsicum*.

Hernández-Verdugo S., Dávila-Aranda P. y Oyama K. 1998. Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Boletín de la sociedad Botánica de México* (en prensa).

CAPÍTULO 4. Variación en la germinación de poblaciones silvestres de *Capsicum annuum* del noroeste de México.

Hernández-Verdugo S., Oyama K. y Vázquez-Yanes C. Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico (enviado a *Plant Ecology*).

CAPÍTULO 5. Estructura y diferenciación genética de poblaciones silvestres y domesticadas de *Capsicum annuum* de México.

Hernández-Verdugo S., Luna-Reyes R. y Oyama K. Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* from Mexico (enviado a *Plant Systematics and Evolution*).

CAPÍTULO 6. Resistencia al virus huasteco del chile de poblaciones silvestres de *Capsicum annuum*.

Hernández-Verdugo S., Guevara-González R. G., Rivera-Bustamante R. F. y Oyama K. Screening wild plants of *Capsicum annuum* for resistance to pepper huasteco virus: presence of viral DNA AND differentiation among populations (enviado a *Plant Disease*).

CAPÍTULO 7. Los parientes silvestres del chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos.

Hernández-Verdugo S., Guevara-González R. G., Rivera-Bustamante R. F., Vázquez-Yanes C. y Oyama K. 1998. Los parientes silvestres del chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**: 171-181.

CAPÍTULO 8. Discusión general.

RESUMEN

Se estudió la variabilidad ecofisiológica, genética y en la resistencia al virus huasteco del chile (PHV) de poblaciones silvestres de *C. annuum* del noroeste de México, con los objetivos de: i) cuantificar la variabilidad en la germinación entre diferentes poblaciones; ii) evaluar si esta variabilidad está correlacionada con los principales factores climáticos de los sitios de colecta; iii) estimar los efectos de diferentes condiciones de luz, temperatura fluctuante, ácido giberélico (AG) remojo y ácido sulfúrico en la germinación de semillas de *C. annuum* silvestre; iv) determinar la estructura y los niveles de variabilidad genética de las poblaciones silvestres, domesticadas y semidomesticadas de *C. annuum* del noroeste de México; v) determinar si el proceso de domesticación ha reducido la variación genética en las poblaciones cultivadas de chile; y vi) identificar fuentes de resistencia contra el virus huasteco del chile (PHV) que puedan ser usadas en futuros programas de mejoramiento genético de este cultivo. El estudio sobre los patrones en la capacidad de germinación indicó que las poblaciones de *C. annuum* silvestres del noroeste de México tienen una elevada variabilidad en su respuesta en la germinación en todos los tratamientos, excepto en oscuridad continua, donde hubo escasa o nula germinación en todas las poblaciones. Estas diferencias en los patrones de la germinación observados en las distintas poblaciones no se correlacionaron con los principales factores climáticos de los sitios de colecta. La incapacidad de germinar en oscuridad continua indica que las poblaciones silvestres de *C. annuum* tienen mecanismos de latencia, los cuales pueden ser rotos por la temperatura fluctuante y el ácido giberélico. El tratamiento de 24 h en remojo antes de la siembra no produjo un aumento significativo en la germinación de las semillas de *C. annuum* silvestre, mientras que el ácido sulfúrico tuvo un efecto negativo en la germinación de casi todas las poblaciones. El estudio del polimorfismo isoenzimático mostró que las

poblaciones silvestres, domesticadas y semidomesticada mantienen elevados niveles de variación genética. El número promedio de alelos por locus (A), la proporción de loci polimórficos (P) y la heterocigosis media esperada (H_e) fue de 2.72, 90.76 y 0.445 para las poblaciones silvestres; de 2.60, 84.60 y 0.408 para las domesticadas y de 2.50, 92.3 y 0.461 para la semidomesticada. Estos resultados indican que el proceso de domesticación no ha erosionado la variación genética en las poblaciones domesticadas de *C. annuum*. El análisis de la diversidad genética de Nei indica que la mayor parte de la diversidad genética es encontrada dentro, más que entre las poblaciones. Sin embargo, hubo una mayor diferenciación entre las poblaciones cultivadas ($G_{ST}=0.167$) que entre las silvestres ($G_{ST}=0.056$). La identidad genética de Nei (I) promedio para las poblaciones silvestres indica también poca diferenciación entre las poblaciones silvestres, con un elevado flujo génico (Nm) entre ellas. La $I=0.818$ promedio entre las poblaciones silvestres y las domesticadas nos indica que el proceso de domesticación ha modificado la constitución genética en las variedades comerciales de Chile, mientras que la $I=0.817$ promedio entre las poblaciones cultivadas nos indica que estos cambios genéticos han sido en dirección diferente para cada cultivar. El estudio de resistencia al virus PHV de las poblaciones silvestres de *C. annuum* del noroeste de México con los métodos de inoculación por biobalística e injertos, y la detección y cuantificación de ADN viral por "dot blot" y densitometría, indicaron que estas poblaciones tienen una gran variabilidad en su respuesta en la resistencia al PHV. En particular, dos poblaciones mostraron bajos niveles en la expresión de los síntomas de la enfermedad y bajas cantidades de ADN viral, sugiriendo que pueden ser una fuente potencial de resistencia genética contra este patógeno en futuros programas de mejoramiento genético que intenten incorporar esta característica a las variedades comerciales de Chile.

ABSTRACT

The variability present in populations of *Capsicum annuum* from northwest Mexico in ecophysiology, genetic composition, and resistance to the Pepper Huasteco Virus (PHV) was studied with the following objectives: i) to quantify variations in germination among populations; ii) to ascertain whether this variation is correlated with the main climatic factors of the collection sites; iii) to estimate the effects on the germination of seeds of wild *C. annuum* populations of light, fluctuating temperature, gibberellic acid (GA), soaking and sulfuric acid; iv) to assess the levels of genetic variation of wild, domesticated and semidomesticated populations of *C. annuum* in the area; v) to find out if the domestication process has reduced genetic variation of cultivated populations of pepper; and, vi) to identify sources of resistance to the PHV, which may be used in future breeding programs of this crop plant. The study of the patterns of germination capability revealed that wild populations of *C. annuum* in this area have high levels of variation in germination response for all treatments, except for continued darkness, in which little or no germination occurred in all populations. These differences in germination patterns observed in the populations studied were not correlated with the main climatic factors of the collection sites. The inability to germinate in darkness exhibited by seeds from wild populations of *C. annuum* indicates the presence of dormancy, which may be overcome by fluctuating temperature and GA. Soaking during 24 hr. prior to planting did not produce a significant increase in germination of seeds from wild *C. annuum*, while sulfuric acid had a negative effect on the germination of seeds from nearly all populations studied. The study of the genetic polymorphisms indicated that wild, domesticated and semidomesticated populations maintain high levels of genetic variation. The average number of alleles per locus (A), the percentage of polymorphic loci (P) and the average expected heterozygosity (H_e) was, respectively: of 2.72, 90.76 and 0.445 for the wild; of 2.60, 84.60 and 0.408 for the domesticated; and, of 2.50, 92.30 and 0.461 for the semidomesticated populations. These results suggest that the process of domestication has not eroded the genetic variation present in domesticated populations of *C. annuum*. The analysis of Nei's genetic diversity indicates that most genetic variation is found within, rather than among

populations. However genetic differentiation was greater among domesticated ($G_{ST} = 0.167$), than among wild ($G_{ST} = 0.056$) populations. Additionally, the average estimates of Nei's genetic identity (I) revealed little differentiation, and a high level of gene flow (Nm) among wild populations. Wild and domesticated populations had an $I = 0.818$, indicating that the domestication process has modified the genetic composition of the commercial varieties of pepper studied, while the estimated $I = 0.817$ between cultivated populations suggests that these changes occurred in different directions within each cultivar. The study of the resistance to the PHV of wild populations of *C. annuum* from northwest Mexico by the biobalistic and grafting inoculation methods, followed by viral DNA detection and quantification by dot blot and densitometry, revealed high variation in resistance found in these populations. Two populations were found to have low levels of disease symptoms and of viral DNA, suggesting these may be important sources of resistance to this pathogen for future breeding programs attempting to include this characteristic in commercial varieties of pepper.

INTRODUCCIÓN

México es uno de los países con mayor diversidad vegetal en el mundo (Conservation International 1990) y uno de los principales centros de domesticación de las plantas cultivadas (Harlan 1971; Hawkes 1983). En particular, el chile (género *Capsicum*) fue una de las primeras plantas domesticadas en Mesoamérica (MacNeish 1964, 1967). El género *Capsicum* (Solanaceae) consta de aproximadamente 30 especies distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Hunziker 1979; Eshbaugh 1980, 1993; Pickersgill 1984). De ellas, *C. annuum*, *C. frutescens*, *C. chinense*, *C. baccatum* y *C. pubescens* son domesticadas (Pickersgill 1984). Se considera que *C. annuum* fue domesticada en México (Pickersgill 1971, 1984) y de todas las especies domesticadas es la de mayor importancia económica en el país y en todo el mundo. Es además, la especie que presenta mayor variabilidad en tamaño, forma y color de los frutos. Algunos de los tipos de chiles más importantes de esta especie son los chiles “serranos”, “jalapeños”, “morrón”, entre otros.

Los materiales silvestres de *C. annuum*, reciben una gran cantidad de nombres, pero es común denominarlos como chiles “piquines” o “chiltepines”. Sus plantas son herbáceas o trepadoras, perennes, generalmente con una sola flor blanca por nudo, con frutos pequeños, erectos y deciduos, rojos y picantes (D' Arcy y Eshbaugh 1974) que son consumidos y dispersados por las aves (Pozo-Campodónico *et al.* 1991; Vázquez-Dávila 1996). En México se distribuyen por todo el territorio nacional. Es posible encontrarlos en sitios no perturbados de la selva baja caducifolia, así como en huertos, potreros y a orillas de los caminos.

Los problemas taxonómicos en las plantas cultivadas frecuentemente incluyen desacuerdos en la limitación del género y de la especie, y en cómo tratar la variación infraespecífica (Pickersgill 1988; Harlan 1992). Los estudios sobre el origen y evolución de las plantas cultivadas permiten determinar los posibles progenitores o parientes silvestres más cercanos de los cultivos modernos, el lugar donde se llevó a cabo la domesticación, los factores involucrados y los cambios producidos por este proceso (Pickersgill 1977).

El proceso de domesticación ha producido cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos en las plantas cultivadas que las diferencian de sus progenitores o parientes

silvestres más cercanos. Los cambios morfológicos más conspicuos producidos por la selección humana son los relacionados con el tamaño, color y forma de los frutos (Pickersgill *et al.* 1979), tamaño y número de semillas, u otras partes útiles de las plantas (Harlan 1992). En las plantas que se reproducen por semillas, algunas de las características más importantes modificadas por la domesticación han sido la pérdida de sus mecanismos naturales de dispersión y una reducción o pérdida de la latencia de sus semillas (Ladizinsky 1985).

La latencia y germinación de las semillas son procesos de gran importancia para el establecimiento y la sobrevivencia de las plantas en condiciones naturales, que dependen en parte de las condiciones de su hábitat y de otros aspectos de la historia de vida de la especie (Silvertown 1984; Venable y Brown 1988). La selección natural ha favorecido los mecanismos que permiten identificar las condiciones ambientales que disminuyen la probabilidad de encontrar condiciones adversas para el desarrollo de las plántulas después de la germinación (Angevine y Chabot 1979), y la variabilidad entre y dentro de las especies en este carácter se han interpretado como adaptaciones a condiciones específicas de su hábitat, tanto a nivel local como regional (Thompson 1975; Jain 1982; Pegtel 1985; Meyer y Kitchen 1994; Meyer *et al.* 1995, 1997).

Los parientes silvestres de las plantas cultivadas generalmente mantienen elevados niveles de variación genética (Kahler y Allard 1981; Ellstrand y Marshal 1985; Doebley 1989), y en comparación con las poblaciones cultivadas, esta variación tiende a ser encontrada en mayor proporción dentro, más que entre las poblaciones (Doebley 1989). El conocimiento de los niveles de variación genética y su distribución dentro y entre las poblaciones es un aspecto básico para la conservación y aprovechamiento de esta variación. Estudios con isoenzimas han indicado que en el género *Capsicum*, las especies domesticadas y sus progenitores o parientes silvestres más cercanos mantienen bajos niveles de variación genética (McLeod *et al.* 1983; Loaiza-Figueroa *et al.* 1989). Sin embargo, estos estudios han sido hechos con pocos individuos provenientes de accesiones, por lo cual es muy posible que se hayan subestimado la variación genética presente en estas poblaciones.

Los parientes silvestres de las plantas cultivadas constituyen un acervo de genes que puede contribuir a resolver problemas agrícolas presentes o futuros, como son la resistencia a plagas y enfermedades, y aumentar la calidad y la cantidad de la producción (Harlan 1976; Stalker 1980; Burdon y Jarosz 1989). En particular, el virus huasteco del chile (PHV – “Pepper Huasteco Virus”) transmitido por la “mosquita blanca” (*Bemisia* spp.) es una amenaza grave que ha provocado daños cuantiosos en las principales regiones hortícolas de México y del sur de los Estados Unidos. Debido a que sin excepción, ninguna variedad comercial de chile tiene resistencia contra este patógeno, se ha tratado de controlar esta enfermedad mediante la aplicación de plaguicidas altamente tóxicos contra su vector, la “mosquita blanca”. Una solución alternativa de control puede ser la incorporación de resistencia genética contra este patógeno en las variedades cultivadas. Para ello, un primer paso es la identificación de fuentes de resistencia contra el PHV en los parientes silvestres del chile.

Por todo lo anterior, en el presente trabajo se estudió la variación ecofisiológica, genética y en la resistencia al geminivirus PHV de poblaciones silvestres de *Capsicum annuum* del noroeste de México, con la intención de contribuir a un mejor manejo, aprovechamiento y conservación de este valioso recurso genético.

REFERENCIAS

- Angevine M. W. y Chabot B. F. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. En: Solbrig O. T., Jain S., Johnson G. B. y Raven P.H. (Eds.). *Topics in plant population biology*. Columbia University Press, New York, pp. 188-206.
- Burdon J. J. y Jarosz, A. M. 1989. Wild relatives as sources of disease resistance. En: Brown, A. H. D., Frankel O. H., Marshall D. R. y Williams J. T. (Eds). *The use of plant genetic resources*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 280-296.
- Conservation International. 1990. Wealth of plants and animals unites “megadiversity” countries. *Tropicus* IV: 1-4.
- D’ Arcy W. G. y Eshbaugh W. H. 1974. New world peppers (*Capsicum*-Solanaceae) north of Colombia. *Baileya* 19: 93-103.

- Doebley J. 1989. Isozymic evidence and evolution of crop plants. En: Soltis E. D. y Soltis P. M. 1989. (Eds.). *Isozymes in plant biology*. Dioscorides, Portland, Oregon, pp. 165-191.
- Ellstrand N. C. y Marshal D. L. 1985. The impact of domestication on distribution of allozyme variation within and among cultivars of radish, *Raphanus sativus* L. *Theoretical and Applied Genetic* **69**: 393-398.
- Eshbaugh W. H. 1980. The taxonomy of the genus *Capsicum* (Solanaceae). *Phytologia* **47**: 153-166.
- Eshbaugh W. H. 1993. Peppers, history and exploitation of a serendipitous new crop discovery. En Janic J. y Simpson L. E. (Eds.). *New crops*. Proceeding of the Second National Symposium. New Crops: Exploration, Research, and Commercialization. Indianapolis, Indiana. John Wiley and Sons, pp. 132-139.
- Harlan J. R. 1971. Agricultural origins: centers and no centers. *Science* **16**: 329-333.
- Harlan J. R. 1976. Genetics resources in the wild relatives of crops. *Crop Science* **16**: 329-333.
- Harlan J. R. 1992. *Crops and man*. (Second edition). American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin.
- Hawkes J. G. 1983. *The diversity of crops plants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hunziker A. T. 1979. South american Solanaceae: a synopsis survey. En: Hawkes J. K. Lester R. L. y Skelding A. D. (Eds.). *Biology and taxonomy of Solanaceae*. Linnean Society Symposium, Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 49-85.
- Jain S. K. 1982. Variation and adaptative role of seed dormancy in some annual grassland species. *Botanical Gazette* **143**: 101-106.
- Kahler A. L. y Allard R. W. 1981. Worldwide patterns of genetic variation among four esterase loci in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* **59**: 101-111.
- Ladizinsky G. 1985. Founder effect in crop-plant evolution. *Economic Botany* **39**: 191-199.
- Loaiza-Figueroa F., Ritland K., Laborde-Cansino J. A. y Tanksley S. D. 1989. Patterns of genetic variation of genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **165**: 159-188.

- MacNeish R. S. 1964. Ancient mesoamerican civilization. *Science* **143**: 531-537.
- MacNeish R. S. 1967. A summary of subsistence. En: Byers D. (Ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol. I, University of Texas, Austin, pp. 3-13.
- McLeod M. J., Guttman S. I., Eshbaugh W. H. y Rayle R. E. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* **37**: 562-574.
- Meyer S. E. y Kitchen S. G. 1994. Life history variation in blue flax (*Linum perenne*: Linaceae): seed germination phenology. *American Journal of Botany* **81**: 528-535.
- Meyer S. E., Allen P. S. y Beckstead J. 1997. Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* **78**: 474-485.
- Meyer S. E., Kitchen S. G. y Carlson S. L. 1995. Seed germination timing patterns in intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* **82**: 377-389.
- Pegtel D. M. 1985. Germination in populations of *Solanum dulcamara* L. from contrasting habitat. *New Phytologist* **100**: 671-679.
- Pickersgill B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* **25**: 683-691.
- Pickersgill B. 1977. Taxonomy and the origin and evolution of cultivated plants in the New World. *Nature* **268**: 591-595.
- Pickersgill B. 1984. Migration of chili peppers, *Capsicum* spp. In the Americas. En: Stone D. (Ed.). *Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology*. Vol. 76. Harvard University Press, pp. 105-123.
- Pickersgill B. 1988. The genus *Capsicum*: a multidisciplinary approach to the taxonomic of cultivated and wild plants. *Biologisches Zentralblatt band* **107**: 381-289.
- Pickersgill B., Heiser C. B. y McNeill J. 1979. Numerical taxonomy studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. En: Hawkes J. G. Lester R. N. y Skelding A. D. (Eds.). *The biology and taxonomy of Solanaceae*. Linnean Society. Symposium Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 679-700.
- Pozo Campodónico O., Montes H. S. y Redondo J. E. 1991. El chile (*Capsicum* spp.). En: *Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México*. Publicado por la Sociedad Mexicana de Fitogenética, A. C. México, 217-238.
- Silvertown J. W. 1981. Seed size, lifespan and germination date as coadapted features of

- plant life history. *The American Naturalist* **118**: 860-864.
- Stalker H. T. 1980. Utilization of the wild species for crop improvement. *Advances in Agronomy* **33**: 717-724.
- Thomson, P. A. 1975. Characterization of the germination responses of *Silene dioica* (L.) Claiv., populations from Europe. *Annals of Botany* **39**: 1-19.
- Vázquez-Dávila M. A. 1996. El *amash* y el *pistoqué*: un ejemplo de la etnoecología de los chontales de Tabasco, México. *Etnoecológica* **3**: 59-69.
- Venable D. L. y Brown J. S. 1988. The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* **131**: 360-384.

CAPÍTULO 3.

TAXONOMÍA, ORIGEN Y DOMESTICACIÓN DEL GÉNERO *CAPSICUM*.

SÍNTESIS DEL CONOCIMIENTO TAXONÓMICO, ORIGEN Y DOMESTICACIÓN DEL GÉNERO *CAPSICUM*

SERGIO HERNÁNDEZ-VERDUGO^{1, 2}, PATRICIA DÁVILA ARANDA³ Y KEN OYAMA²

¹Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa, Km 27, carretera Culiacán-El Dorado, Sinaloa, México.

²Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510. México D.F. México, ³Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, UBIPRO. Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 314, Av. de los Barrios s.n., Los Reyes Iztacala, Tlalneantla, 54090, Edo. de México.

Resumen. El género *Capsicum* está formado por alrededor de 30 especies, de las cuales *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens* son domesticadas. Aunque el género *Capsicum* ha sido sometido a estudios taxonómicos y evolutivos por medio del uso de caracteres morfológicos, citogenéticos y moleculares, aún persisten problemas en la delimitación del género y sus especies, la nomenclatura de las formas silvestres y las cultivadas y en el tratamiento de la variación infraespecífica. Para definir los límites genéricos y específicos, y establecer sus relaciones filogenéticas y evolutivas es aún necesario efectuar estudios que incluyan al total de los taxa que lo conforman. Los taxa *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens* forman un complejo poco diferenciado y no está suficientemente definido si constituyen o no especies distintas. El centro de origen del género se encuentra en la región que comprende Bolivia, el norte de Argentina y el centro y sur de Brasil. Estudios biogeográficos y arqueobotánicos indican que durante su dispersión por el Continente Americano algunas de las especies fueron domesticadas de manera independiente en distintos lugares: *C. annuum* en México; *C. frutescens* en Costa Rica y posiblemente también en México; *C. chinense* en las tierras del río Amazonas; *C. baccatum* en Bolivia y *C. pubescens* en los Andes. En México se encuentran bajo cultivo *C. annuum* en casi todo el país; *C. frutescens* en el centro y sureste; *C. chinense* en la Península de Yucatán y *C. pubescens* en las partes altas de los estados que ocupan la región central de México. Además, están *C. ciliatum* y *C. lanceolatum*, dos especies no utilizadas por el hombre. Los estudios genéticos y ecológicos de materiales silvestres resultan de gran importancia para el uso y conservación de este importante recurso genético.

Palabras clave: Taxonomía, *Capsicum*, chile, centro de origen, domesticación, centro de domesticación.

Abstract. The genus *Capsicum* consists of approximately 30 species of which *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* and *C. pubescens* are domesticated. Although *Capsicum* has been studied from the taxonomic and evolutionary point of view, using morphological, cytological and molecular characters, there are still some problems related to the taxonomic delimitation of the genus and its species, the nomenclature of the wild and cultivated forms, and the treatment of infraspecific variation. In order to determine the generic and specific taxonomic limits and to establish their phylogenetic and evolutionary relationships, it is necessary to undertake these studies among all the taxa of the genus *Capsicum*. *C. annuum*, *C. chinense*, and *C. frutescens* are taxa that form a taxonomic complex that can be barely differentiated and at the present it is impossible to determine whether they belong to the same or different species. The center of origin of the genus *Capsicum* is in South America, in the region that comprises Bolivia, northern Argentina, and central and southern Brazil. The biogeographic and archeobotanical studies indicate that during the dispersion of *Capsicum* along the American Continent, some of the species were domesticated independently in different places: *C. annuum* in Mexico; *C. frutescens* in Costa Rica, and possibly also in Mexico; *C. chinense* in the Amazonas lowlands; *C. baccatum* in Bolivia, and *C. pubescens* in the Andes. In Mexico, *C. annuum* has been cultivated throughout all the country; *C. frutescens* in the central and southeastern regions; *C. chinense* in the Yucatán Peninsula, and *C. pubescens* in the highlands of the central states. In addition, there are *C. ciliatum* and *C. lanceolatum*, two species that have never been used by man. Genetic and ecological studies on wild populations are very important for the use and conservation of this genetic resource.

Key words: Taxonomy, *Capsicum*, chili pepper, center of origin, domestication, center of domestication.

El género *Capsicum* (Solanaceae) está constituido por alrededor de 30 especies. A pesar de su importancia económica y alimenticia, existen todavía numerosos problemas en la delimitación del género y en la definición de los criterios taxonómicos para tratar la variación infraespecífica dentro de los taxa cultivados. Además, hacen falta estudios genéticos y ecológicos de las poblaciones silvestres que permitan conocer el estado en que se encuentra este recurso genético.

México es considerado uno de los principales centros de domesticación de plantas en el mundo (Harlan, 1971; Hawkes, 1983). El chile (género *Capsicum*) fue una de las primeras plantas domesticadas en el Continente Americano (MacNeish, 1964, 1967). Del género han sido domesticadas *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens*, para las cuales se han identificado a sus posibles progenitores o parientes silvestres más cercanos. En México se domesticó *C. annuum* y posiblemente *C. frutescens*, especies de las que se encuentran poblaciones silvestres con una gran variabilidad morfológica y genética. El chile ha sido parte importante en la cultura y la alimentación de la población mexicana; su papel en la historia de las culturas prehispánicas y en la época de la colonia está ampliamente documentado tanto en los códices como en los relatos de los cronistas de la conquista (Long-Solís, 1986).

Los estudios sobre el origen y evolución de las plantas cultivadas permiten responder cuatro interrogantes básicas que se enumeran a continuación: 1] ¿de dónde y de qué especies proceden los cultivos modernos?; 2] ¿en qué lugar fueron domesticados?; 3] ¿cuándo sucedió esto?; y 4] ¿cómo han cambiado las plantas por el proceso de la domesticación? (Pickersgill, 1977a).

La determinación del número de especies que conforman el género al que pertenece un cultivo en particular es una tarea de primordial importancia cuando se quiere conocer su centro de origen (Pickersgill, 1977a). Este es el caso del género *Capsicum*, el cual ha sido sometido a estudios taxonómicos y filogenéticos basados en caracteres morfológicos y moleculares (Pickersgill *et al.*, 1979; McLeod *et al.*, 1979a, b, 1982, 1983; Jensen *et al.*, 1979; Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989; Prince *et al.*, 1992) que han permitido conocer aspectos sobre la taxonomía del género y las relaciones evolutivas de los taxa que lo conforman.

El conocimiento de la variación genética presente en los materiales silvestres es una de las condiciones básicas para su conservación y aprovechamiento, y contribuye a su vez al conocimiento de la taxonomía y filogenia del género, incluyendo las relaciones entre los materiales silvestres y domesticados. Los

parientes silvestres de las plantas cultivadas son un valioso acervo genético que puede ayudar a la solución de problemas relacionados con la producción agrícola, tales como tolerancia o resistencia a plagas y enfermedades, así como la posibilidad de aumentar la cantidad y calidad de la producción (Harlan, 1976; Stalker, 1980; Burdon y Jarosz, 1989). Sin embargo, el chile es una planta herbácea o trepadora, que germina y se establece bajo la sombra de la vegetación arbórea, y es altamente vulnerable al efecto de la deforestación acelerada que está ocurriendo en el país. Esto hace que el estudio de la variabilidad de las poblaciones silvestres de *Capsicum* sea una tarea prioritaria para el manejo y conservación de este recurso genético.

El conocimiento de los patrones de distribución geográfica de la variabilidad genética contenida en las poblaciones silvestres puede ayudar a entender cuál es el origen y los procesos de diversificación involucrados en la evolución de las plantas bajo domesticación. La selección artificial que conciente o inconscientemente ha ejercido el hombre sobre las plantas, ha conducido a que las plantas domesticadas presenten amplios intervalos de variabilidad morfológica, con patrones distintos a los que se encuentran en las poblaciones silvestres.

Este trabajo presenta una revisión sobre la taxonomía, el origen, la evolución y la domesticación del género *Capsicum* para conocer el estado actual del conocimiento sobre este grupo y establecer las líneas de investigación que conduzcan a preservar este recurso.

Taxonomía de *Capsicum*

Desde sus inicios, la taxonomía del género *Capsicum* ha sido motivo de gran discusión. Este género fue instituido en 1700 por Tournefort (Bravo, 1934). En 1737, Linneo incluyó dos especies (*C. annuum* y *C. frutescens*) y en 1767 añadió dos más (*C. baccatum* y *C. grossum*) (Smith y Heiser, 1951). Las primeras clasificaciones del género se hicieron con base en el tamaño, forma y color del fruto. En 1852, Dunal reconoció 50 especies, mientras que en 1898, Irish sólo reconoció las dos primeras especies reconocidas por Linneo, *C. annuum* y *C. frutescens*, basándose para su clasificación en que la primera tenía plantas herbáceas anuales o bianuales, y plantas perennes y arbustivas la segunda. En 1923, Bailey reconoció sólo una especie y utilizó el nombre de *C. frutescens* sobre el de *C. annuum* (Smith y Heiser, 1951). Estas clasificaciones fueron hechas con materiales procedentes de cultivares de Estados Unidos y de Europa. En México, Bravo (1934) aceptó la propuesta de Irish y agrupó a los chiles mexicanos en *C. annuum* y *C. frutescens*.

Cuadro 1. Especies del género *Capsicum*, su condición silvestre o cultivada y su distribución geográfica (Modificado de Pickersgill, 1984, 1991; Eshbaugh 1980a, 1993; Andrews, 1995)

Especie	Condición	Distribución
Especies no utilizadas por el hombre		
1. <i>C. buforum</i> A. T. Hunz.	Silvestre	Sur de Brasil
2. <i>C. campylopodium</i> Sendt.	Silvestre	Sur de Brasil
3. <i>C. ciliatum</i> (H. B. K.)	Silvestre	Norte de Perú, Ecuador, Venezuela, Colombia, Honduras, Guatemala, México
4. <i>C. coccineum</i> (Rusby) A. T. Hunz.	Silvestre	Bolivia, Perú
5. <i>C. cornutum</i> (Hiern.) A. T. Hunz	Silvestre	Sur de Brasil
6. <i>C. dimorphum</i> (Miers) O. K.	Silvestre	Colombia
7. <i>C. dusenii</i> Bitter	Silvestre	Sur de Brasil
8. <i>C. flexuosum</i> Sendt.	Silvestre	Sur de Brasil, Paraguay, Argentina
9. <i>C. geminifolium</i> (Dammer) A. T. Hunz.	Silvestre	Colombia, Ecuador
10. <i>C. hookerianum</i> (Miers) O. K.	Silvestre	Ecuador
11. <i>C. lanceolatum</i> (Greenm.) Morton et Standley	Silvestre	Honduras, Guatemala, México
12. <i>C. lectopodium</i> (Dunal) O. K.	Silvestre	Brasil
13. <i>C. minutiflorum</i> (Rusby) Hunz.	Silvestre	Argentina, Bolivia y Paraguay
14. <i>C. mirabile</i> Mart. ex Sendt	Silvestre	Sur de Brasil
15. <i>C. parvifolium</i> Sendt.	Silvestre	Noreste de Brasil, Venezuela, Colombia
16. <i>C. schottianum</i> Sendt.	Silvestre	Sur de Brasil, sureste de Paraguay, Argentina
17. <i>C. scolnikianum</i> A. T. Hunz.	Silvestre	Perú
18. <i>C. villosum</i> Sendt.	Silvestre	Sur de Brasil
Especies utilizadas por el hombre		
Grupo de flores blancas		
19. <i>C. annuum</i> L.	Silvestre Domesticada	Desde el sur de Estados Unidos a Colombia Pantropical, también ampliamente distribuida en países subtropicales y templados
20. <i>C. chinense</i> Jacq.	Silvestre Domesticada	Perú, Ecuador, Brasil (Amazonas) Desde Sudamérica al norte de Costa Rica, Península de Yucatán, África occidental
21. <i>C. frutescens</i> L.	Silvestre Domesticada	Pantropical, América Latina México, Guatemala, Costa Rica, Colombia, Venezuela, Puerto Rico
22. <i>C. baccatum</i> L.	Silvestre Domesticada	Perú, Bolivia, Paraguay, Brasil, Argentina Perú, Bolivia, Paraguay, Argentina
23. <i>C. praetermissum</i> Heiser & Smith	Silvestre	Sur de Brasil
24. <i>C. chacoense</i> A. T. Hunz.	Silvestre	Norte de Argentina, Paraguay, Bolivia
25. <i>C. galapagoense</i> A. T. Hunz.	Silvestre	Islas Galápagos
Grupo de flores púrpura		
26. <i>C. pubescens</i> R. & P.	Domesticada	Región Andina (Bolivia, Colombia), Costa Rica, Honduras, Guatemala, México
27. <i>C. cardenasii</i> Heiser & Smith	Silvestre	Bolivia
28. <i>C. eximium</i> A. T. Hunz.	Silvestre	Bolivia, norte de Argentina
29. <i>C. tovarii</i> Eshbaugh, Smith & Nickrent	Silvestre	Los Andes, centro de Perú

El número de especies reconocidas dentro del género *Capsicum* se ha modificado en las clasificaciones recientes por la exclusión de especies o la fusión de dos especies en una sola. Eshbaugh (1980a) reconoció 27 especies dentro del género; colocó a *C. praetermissum* como una forma silvestre de *C. baccatum* y

a *C. flexuosum* como una variedad de *C. shottianum*. Pickersgill (1984) considera 27 especies, reconociendo a *C. praetermissum* y *C. flexuosum* como especies que habían sido consideradas como variedades por Eshbaugh (1980a), sin embargo excluye a *C. lectopodium* y a *C. minutiflorum*, dos especies previamente reconoci-

das por Eshbaugh (1980a). Posteriormente, Eshbaugh (1993) acepta sólo 26 especies, sigue considerando a *C. flexuosum* como una variedad de *C. schottianum*, excluye a *C. ciliatum* y une a *C. frutescens* dentro de *C. chinense* y continúa reconociendo como especies a *C. leptopodium* y *C. minutiflorum*. Andrews (1995) acepta 27 especies, las mismas 26 reconocidas por Eshbaugh (1993) más *C. frutescens*.

Actualmente, se reconocen 29 especies en el género *Capsicum* (Hunziker, 1979; Eshbaugh, 1980a, 1993; Pickersgill, 1984) con un número de cromosomas básico de $n=12$, excepto *C. ciliatum* que tiene un número básico de $n=13$ (Pickersgill, 1977b, 1991) (cuadro 1).

Los chiles domesticados y sus parientes silvestres forman un grupo conocido como "chiles verdaderos", que de manera informal son divididos en dos grandes grupos: el grupo de flores blancas y el grupo de flores púrpura, cuyos híbridos no se producen fácilmente y representan dos linajes evolutivos diferentes (cuadro 1).

Dentro del grupo de flores blancas se incluyen las especies domesticadas *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens* que están estrechamente relacionadas. La otra especie domesticada de este grupo, *C. baccatum*, es claramente distinta y está cercanamente relacionada con *C. praetermissum* (McLeod *et al.*, 1979a, 1982, 1983). En cambio, se desconocen las relaciones de *C. chacoense* y *C. galapagoense* con el resto de especies de flores blancas. El grupo de flores púrpura contiene a la especie domesticada *C. pubescens*, que no tiene forma silvestre conocida, pero que se puede cruzar y formar híbridos fértiles con *C. cardenasii* y *C. eximium* (Heiser y Smith, 1958; Eshbaugh, 1975, 1982).

La taxonomía del género *Capsicum* no está totalmente resuelta debido a que la mayoría de los estudios se han realizado en las especies cultivadas y sus parientes silvestres más cercanos. Existen problemas en la delimitación del género y de las especies; la definición del nivel taxonómico en el que deben distinguirse las variantes silvestres de las cultivadas; y la definición de criterios taxonómicos para tratar la variabilidad infraespecífica dentro de los taxa cultivados (Eshbaugh, 1980a, 1997; Pickersgill, 1984, 1988). A continuación se presenta el estado actual del conocimiento en cada uno de estos puntos.

Delimitación del género Capsicum. El género *Capsicum* pertenece a la familia Solanaceae, subfamilia Solanoideae, tribu Solaneae (Hunziker, 1979). Eshbaugh (1980a, 1993) considera que una de las tareas más complejas concerniente a la taxonomía de *Capsicum* es la delimitación del género, ya que éste ha sido intercambiado entre los géneros *Acnistus*, *Athenea*,

Brachistus, *Vassovia*, *Withania* y *Witheringia* (Eshbaugh, 1980a). Los trabajos con morfología del polen (Murry y Eshbaugh, 1971) y con caracteres morfológicos de las estructuras reproductivas (Hunziker, 1950, 1961, 1979) han ayudado a comprender mejor los límites de este género, aunque esta tarea aún no está concluida (Eshbaugh, 1980a). Por ejemplo, falta por determinar si *C. ciliatum*, con frutos no picantes y con un número de cromosomas básico $n=13$ pertenece o es excluida del género. Esta especie es considerada parte del género *Capsicum* por Pickersgill (1984), sin embargo, es excluida por Eshbaugh (1993).

Morton (1938) consideró que el género *Capsicum* debería estar limitado a plantas con filamentos libres y frutos en forma de baya, brillantes y picantes. Esta propuesta fue apoyada por Heiser y Smith (1958), quienes señalaron que las especies con frutos en forma de baya, con pulpa y no picantes, deberían excluirse de este género. Sin embargo, algunas especies con frutos no picantes, como *C. ciliatum*, o con frutos picantes y no picantes, como es el caso de *C. chacoense* (Eshbaugh, 1980a, b), son consideradas dentro del género *Capsicum*, por lo cual Eshbaugh (1980a) propone que lo picante de los frutos no es un estado de carácter distintivo.

Hasta antes de la descripción de *C. cardenasii* (Heiser y Smith, 1958) y de *C. scolnikianum* (Hunziker, 1961), el género *Capsicum* sólo incluía taxa con corolas rotadas o subrotadas. Posteriormente este género incluyó taxa con corolas campanuladas. Además, Pickersgill (1984) considera que la naturaleza de las anteras, la presencia de nectarios y células gigantes en la superficie interna de los frutos son caracteres distintivos importantes del género *Capsicum*.

Es evidente que los criterios para definir al género *Capsicum* y sus especies son diversos, de manera que para llegar a un criterio común que resuelva este problema, es necesario que se lleven a cabo estudios similares con todas las especies del género, y con taxa de géneros cercanos como es *Witheringia*, con el cual algunas veces ha sido confundido (D'Arcy, 1973).

Delimitación de las especies. El problema de definir los límites de las especies dentro del género *Capsicum* se presenta especialmente en el complejo conocido como *C. annuum* - *C. chinense* - *C. frutescens*.

Las relaciones evolutivas de estas tres especies han sido examinadas a partir de diferentes enfoques: cruza interespecíficas (Heiser y Smith, 1953; Smith y Heiser, 1951, 1957; Pickersgill, 1971, 1988, 1991; Eshbaugh, 1975), taxonomía numérica (Pickersgill *et al.*, 1979), citogenética (Pickersgill, 1977b, 1988, 1991), estudios quimiotaconómicos y de marcadores moleculares (McLeod *et al.*, 1979a, b, 1982, 1983; Jensen *et al.*, 1979; Panda *et al.*, 1986; Loaiza-Figueroa *et al.*,

1989; Prince *et al.*, 1992). Como resultado de estos trabajos han surgido dos maneras diferentes de concebir el complejo *C. annuum* - *C. chinense* - *C. frutescens*: 1] los tres taxa son parte de una misma especie politépica con una amplia distribución geográfica (McLeod *et al.*, 1979a, b, 1983; Jensen *et al.*, 1979) y 2] cada uno de estos taxa son especies independientes (Panda *et al.*, 1986; Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989; Prince *et al.*, 1992).

Con base en los caracteres florales, en la baja producción de semillas viables y en la elevada esterilidad de los híbridos F_1 obtenidos a partir de cruces efectuadas entre *C. annuum*, *C. frutescens* y *C. chinense*, Heiser y Smith (1953) y Smith y Heiser (1951, 1957) separaron a estas tres especies como entidades taxonómicas distintas. Sin embargo, Pickersgill (1971, 1988, 1991) y Eshbaugh (1975) encuentran que los cruzamientos interespecíficos dentro de este grupo producen híbridos F_1 fértiles, aunque al parecer, la fertilidad es mayor cuando en los cruzamientos se utilizan materiales silvestres.

Los estudios de taxonomía numérica basados en caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos indican que los tipos cultivados de *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens*, pueden distinguirse entre sí a pesar del paralelismo evolutivo producido por la selección, sobre el grupo, de características de interés humano. En cambio, las formas silvestres de estas mismas especies se agrupan estrechamente y forman un complejo poco diferenciado morfológicamente que hace difícil su clasificación como especies independientes (Pickersgill *et al.*, 1979).

A partir de datos obtenidos con isoenzimas, McLeod *et al.* (1979a, b, 1983) consideran que la diferenciación genética, medida como la distancia genética (Nei, 1972), encontrada entre los taxa que conforman el complejo *C. annuum* - *C. chinense* - *C. frutescens* es demasiado pequeña ($D = 0.06$) para distinguir a estos tres taxa como especies distintas. A una conclusión similar llegan Jensen *et al.* (1979) al analizar, mediante técnicas de taxonomía numérica, la información obtenida por McLeod *et al.* (1979b).

Cuadro 2. Cuadro comparativo de la clasificación de los chiles cultivados (*Capsicum*) y sus parientes silvestres (con base en Heiser, 1969; Heiser y Pickersgill, 1969, Eshbaugh, 1980a)

Heiser y Smith (1953) Smith y Heiser (1957)	Hazenbus (1958) Terpó (1966)	Heiser y Pickersgill (1969)	D'Arcy y Eshbaugh (1973, 1974)	Heiser y Pickersgill (1975)
<i>C. pubescens</i> R & P	<i>C. pubescens</i>	<i>C. pubescens</i>	<i>C. pubescens</i> <i>C. cardenasii</i> Heiser y Smith* <i>C. eximium</i> Hunz.*	<i>C. pubescens</i>
<i>C. annuum</i> L.	<i>C. annuum</i>	<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i>	<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i>	<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i>
<i>C. annuum</i> var. <i>baccatum</i> (L.) O. K.*	<i>C. annuum</i> var. <i>ribeiforme</i> Haz* var. <i>bukasovii</i> Haz* spp. <i>baccatum</i> (L.) Terpó*	<i>C. annuum</i> var. <i>minimum</i> (Miller) Heiser*	<i>C. annuum</i> var. <i>aviculare</i> (Dierb.)*	<i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> (Dunal)*
<i>C. pendulum</i> (Wild.)	<i>C. angulosum</i> Miller	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> (Wild.) Eshbaugh	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> (Wild.) Eshbaugh	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> (Wild.) Eshbaugh
<i>C. microcarpum</i> Cav.*		<i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i> *	<i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i> *	<i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i>
<i>C. frutescens</i> L.	<i>C. conicum</i> Meller	<i>C. frutescens</i> L.	<i>C. frutescens</i> L.	<i>C. frutescens</i> L.
<i>C. chinense</i> Jacq.	(incluida en <i>C. conicum</i>)	<i>C. chinense</i> Jacq.	<i>C. chinense</i> Jacq.	<i>C. chinense</i> Jacq.

* Pariente silvestre más estrechamente relacionado con los materiales cultivados.

En cambio, Loaiza-Figueroa *et al.* (1989), también mediante electroforesis de isoenzimas, encuentran que la distancia genética ($D = 0.548$) que separa a los diferentes taxa del complejo *C. annuum*-*C. chinense*-*C. frutescens* es lo suficientemente grande como para separarlas en especies distintas. A esta misma conclusión habían llegado Panda *et al.* (1986) al medir la diferenciación entre los miembros del complejo *C. annuum*-*C. chinense*-*C. frutescens* a partir de las bandas en un perfil de proteínas producidas por electroforesis. Ellos encontraron que *C. frutescens* es diferente de los otros dos taxa en el 82.4 % de las bandas comparadas y que *C. annuum* y *C. chinense* son diferentes entre sí en el 76.3 %.

Esta conclusión es apoyada por los resultados de Prince *et al.* (1992), quienes analizan una parte de los materiales previamente estudiados por Loaiza-Figueroa *et al.* (1989), mediante la técnica basada en el polimorfismo en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLPs por sus siglas en inglés). A partir de las distancias genéticas (Nei, 1987) obtenidas con los RFLPs, Prince *et al.* (1992) elaboraron un dendrograma el cual compararon con el obtenido con las isoenzimas (Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989) y con los datos combinados de los RFLPs y las isoenzimas. En los tres dendrogramas construidos, las accesiones de *C. annuum*, *C. frutescens* y *C. chinense* se distinguen claramente entre sí. El análisis de componentes principales de los datos produce resultados muy similares y separa claramente a los miembros de este complejo. Como se ve en lo anterior, Prince *et al.* (1992) concluyeron que estos taxa pueden diferenciarse a nivel molecular, tal y como lo propusieron Loaiza-Figueroa *et al.* (1989). Estos resultados indican que los taxa que conforman el complejo *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens* pueden ser considerados como especies distintas, aunque similares morfológicamente.

Clasificación de las especies cultivadas de Capsicum y de sus parientes silvestres más cercanos. A partir de algunos caracteres florales y cruza interespecíficas, Heiser y Smith (1951, 1953), Smith y Heiser (1957) y Shinnors (1956) sentaron las bases de la clasificación actual de los chiles domesticados y sus parientes silvestres (cuadro 2). Con base en esta clasificación y posteriores aportaciones, se ha ido construyendo la nomenclatura que actualmente permite distinguir las cinco especies de chiles domesticados y sus probables promotores silvestres (Hunziker 1950; Heiser, 1969; Heiser y Pickersgill, 1969, 1975; Eshbaugh, 1968, 1970, 1975; D'Arcy y Eshbaugh, 1973, 1974).

Como puede verse en el cuadro 2, hay un total acuerdo, desde las primeras clasificaciones con respecto a la nomenclatura de *C. pubescens*, mientras que

la forma silvestre de *C. annuum*, conocida como variedad *glabriusculum* ha tenido una gran cantidad de conceptos reflejados en su vasta sinonimia.

De las cinco especies domesticadas, *C. pubescens* y *C. baccatum* son fáciles de distinguir, mientras que para los taxa del complejo *C. annuum*-*C. chinense*-*C. frutescens* no existen caracteres morfológicos distintivos únicos, por lo cual es necesario tomar algunos caracteres distintivos en conjunto (cuadro 3). Las formas silvestre y domesticada de una misma especie, se pueden distinguir por los caracteres asociados a sus frutos, así como por algunas otras características florales, como el tamaño de la corola en *C. annuum* y el número de flores por nudo en *C. annuum* y *C. baccatum* (cuadro 3). La descripción de las especies cultivadas del género *Capsicum* y de sus parientes silvestres más cercanos se presenta en el apéndice I.

Tratamiento de la variación infraespecífica dentro de los taxa cultivados. Debido a que las plantas cultivadas presentan una gran variabilidad y patrones de diversidad distintos a las plantas silvestres, producto en gran parte de la selección artificial, no existen categorías formales para tratar la variación infraespecífica dentro de los taxa cultivados.

En un intento por elaborar un sistema de clasificación que permita manejar la variabilidad infraespecífica observada en las plantas cultivadas se han propuesto una gran cantidad de términos que no han alcanzado una aceptación universal. Jirásek (1961, 1966) propuso un sistema jerárquico de 12 categorías. Jeffrey (1968) propuso la categoría de "subespecie" para separar los materiales silvestres de los cultivados de una misma especie, y los términos de "convar", "provar" y "cultivar" para los niveles inferiores de clasificación de la variación dentro de los materiales cultivados. Por otra parte, con base en criterios genéticos o en la capacidad de intercambiar genes, Harlan y De Wet (1971) y Harlan (1992) proponen el nivel de subespecie para distinguir entre las formas silvestres y cultivadas y los términos de "raza" y "subraza" para referirse a los siguientes niveles inferiores, hasta llegar a "línea", "clon" o "genotipo" situados en el nivel inferior. Consideran una "raza" como una unidad genética y morfológica que fue originada en algún lugar en la historia del cultivo. La categoría de subespecie ha sido utilizada en gramíneas (De Wet 1981) y leguminosas (Polhill y Van Der Maesen, 1985) y en muchos otros grupos.

Pickersgill (1986) considera que en muchas plantas cultivadas, incluyendo *Capsicum*, pueden distinguirse tres niveles de diferenciación: el primer nivel serían los cambios, originados por la propia domesticación, que separan a las plantas cultivadas de sus ancestros

silvestres; el segundo nivel sería la separación de la variabilidad por el aislamiento geográfico, adaptaciones ecológicas o la selección humana para usos diferentes, por ejemplo, chiles jalapeños o chiles pasilla, y el tercer nivel lo constituye la diferenciación en cultivares o razas locales. Para distinguir la variabilidad infraespecífica entre los materiales silvestres y cultivados de *Capsicum*, Pickersgill (1986) argumenta que la categoría de subespecie (Jeffrey, 1968) presenta varias ventajas: 1] restauraría las categorías de subespecie y variedad para los usos establecidos en las plantas silvestres, 2] la nueva categoría de subespecie no enfrentaría inicialmente los problemas de nomenclatura asociados *a priori* con la aplicación correcta de los nombres a los niveles subespecíficos y de variedades, 3] igual que con otras categorías específicas y subespecíficas, el estatus taxonómico de una planta puede ser indicado por su nombre científico, por ejemplo, *C. annuum* subespecie *annuum*, y 4] el uso de una categoría nueva reconoce que los cambios producidos por la domesticación no son equivalentes a los originados por causas naturales en la diferenciación de las especies, subespecies o variedades.

En las especies de *Capsicum* generalmente se ha usado la categoría de variedad para distinguir los materiales silvestres de los cultivados de una misma especie (Shinners, 1956; Eshbaugh, 1968; Heiser, 1969; Heiser y Pickersgill, 1969), pero no existen categorías formales para identificar la variabilidad presente dentro de los cultivados. La propuesta de Pickersgill (1986) puede contribuir a comprender los cambios ocurridos en los taxa cultivados de *Capsicum*, bajo diferentes niveles de domesticación.

Origen y evolución del chile

Centro de origen del género Capsicum. En la actualidad no hay un criterio único o completamente satisfactorio para determinar el lugar donde se originó un género (Scott, 1981; Evans, 1993). Un criterio frecuentemente utilizado consiste en considerar que un centro de origen contiene el mayor número de taxa pertenecientes al género que otras regiones. El inconveniente de este criterio es que la diversidad producida por la edad evolutiva puede confundirse con la diversidad originada por la heterogeneidad del hábi-

Cuadro 3. Características morfológicas que distinguen a las especies domesticadas de *Capsicum* entre sí y de sus posibles progenitores silvestres (modificado de Eshbaugh, 1975)

Especie	Cáliz dentado	Constricción en el cáliz	Color (tamaño y forma) de la corola	Núm. de flores por nudo	Color y forma de la semilla
<i>C. pubescens</i>	presente		púrpura	1 (2-3)	negra, rugosa
<i>C. cardenasii</i> *	presente		púrpura (campanulada)	2-3	amarilla, lisa
<i>C. eximium</i> *	presente		magenta a blanco con manchas amarillo-verdosas	2-3	amarilla, lisa
<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	presente		blanca con manchas amarillo-verdosas	1	amarilla, lisa
<i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i> *	presente		blanca con manchas amarillo-verdosas	2-3	amarilla, lisa
<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i>	presente	ausente	blanca (grande)	1	amarilla, lisa
<i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> *	ausente	ausente	blanca (pequeña)	1 (2-3)	amarilla, lisa
<i>C. chinense</i>	ausente	presente	blanca opaca	2-3	amarilla, lisa
<i>C. frutescens</i> *	ausente	ausente	blanca verdosa	2-3	amarilla, lisa

* Pariente silvestre más cercano.

tat (Pickersgill, 1984). Otro problema al tratar de definir un centro de origen es la consideración implícita de que éste alberga los taxa más primitivos. El riesgo de esta hipótesis es que las regiones donde se encuentran los taxa más primitivos sean relictos o museos de una diversidad genética originada en otro lugar, pero actualmente extinta (Stebbins, 1972).

Los chiles que eran tan apreciados por los antiguos americanos y que fueron tan minuciosamente descritos por los cronistas de la conquista no fueron reconocidos universalmente como originarios de América. En 1886, De Candolle reconoció dos especies del género *Capsicum*: *C. annuum* y *C. frutescens*, con su centro de origen en Brasil. En 1930, Bukasov también reconoció a Brasil como el centro de origen para las especies de chiles cultivados, pero a partir de la variabilidad de *C. annuum* que observó en México, concluyó que esta especie tenía dos centros de diversidad: México y Brasil (Pickersgill, 1984). Vavilov (1931) aceptó la propuesta de Bukasov de dos centros de origen, uno que comprende el sur de México y Guatemala y otro en Brasil. Consideró que Colombia, Venezuela, Panamá y Costa Rica eran pobres en variedades de chiles.

El mayor número de especies silvestres de *Capsicum* se presenta en Brasil y disminuye conforme se aleja de esta región de la siguiente manera: once en Brasil; ocho en Bolivia y Argentina; siete en Perú y Ecuador; seis en Colombia y cuatro en México (Pickersgill, 1984).

Con base en los patrones de variabilidad observados en la enzima GOT (glutamato oxaloacetato transaminasa) McLeod *et al.* (1982) proponen como centro de origen del género *Capsicum* la región central de Bolivia. Ellos encontraron que algunos alelos mostraron un patrón común para los taxa de flores púrpura *C. pubescens* y *C. eximium* en el "área nuclear", mientras que otros alelos presentaron un patrón diferente en los taxa de flores blancas *C. baccatum* y *C. chacoense*.

No se sabe con certeza cuáles son las características más primitivas en *Capsicum*, por lo que no se puede saber qué especie es la ancestral. Sin embargo, puede pensarse por la gran diversidad del género y porque en esta región se encuentran los taxa de flores blancas y los de flores púrpura, que su centro de origen fue en la parte oeste del Amazonas, en la región que comprende Bolivia y norte de Argentina y las regiones centro y sur de Brasil (Pickersgill, 1971, 1984; Pickersgill *et al.*, 1979).

Los chiles (Capsicum spp.) y sus parientes silvestres. Al tratar de establecer las relaciones entre las plantas cultivadas y sus parientes silvestres, Pickersgill (1971)

considera tres posibilidades: (i) que los materiales silvestres sean los progenitores de los cultivados, (ii) que los materiales silvestres sean un escape a la domesticación o bien, (iii), tanto el cultivo como los materiales silvestres se hayan derivado de un ancestro común.

Los resultados de estudios sobre variación morfológica, cromosómica y de hibridación sugieren que los materiales silvestres del género *Capsicum* son los ancestros de las variedades cultivadas (Heiser y Smith, 1953, 1958; Smith y Heiser, 1951, 1957; Eshbaugh, 1970, 1975; Pickersgill, 1971, 1979, 1984). En un estudio de taxonomía numérica efectuado con caracteres morfológicos en los materiales silvestres y cultivados de los taxa *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. baccatum*, Pickersgill *et al.* (1979) encuentran que no hay una separación tajante entre los chiles silvestres y cultivados de cada especie, sino una gran cantidad de tipos intermedios que forman un continuo.

Los estudios cariotípicos efectuados en materiales silvestres y cultivados de las diferentes especies de Chile indican que tienen doce pares de cromosomas pequeños y similares en cuanto a tamaño. Sin embargo, Pickersgill (1971) encuentra que hay variación en el número, tamaño y posición de los satélites de los cromosomas entre las formas silvestres y cultivadas, siendo esta variación mayor en las primeras, particularmente en *C. annuum*. Esta mayor variación en la morfología de los cromosomas en las formas silvestres puede interpretarse como una prueba de que éstos son los progenitores de las formas cultivadas. Ladinzky (1985) señala que debido al efecto fundador, la variación cromosómica, tanto en el número como en la forma y arreglos internos, es mayor en los progenitores silvestres que en su contraparte cultivada. Los cultivares modernos proceden de poblaciones pequeñas manejadas por los fitomejoradores, o de materiales semidomesticados que crecen en huertas pequeñas de los habitantes del campo. Pickersgill y Heiser (1976) han señalado que los huertos pequeños limitan severamente el número de individuos que puedan contener, los cuales por los efectos de "cuello de botella" tendrían una menor variabilidad.

Con respecto a la formación de híbridos infraespecíficos, las cinco especies de chiles domesticados son diploides y autocompatibles. Las cruces entre las diferentes especies domesticadas de *Capsicum* y sus progenitores silvestres son bastante exitosas. Eshbaugh (1975) reporta la formación de F_1 , F_2 y retrocruzas que producen una gran proporción de semillas viables. En algunos casos, ciertos cultivares de la misma especie son más difíciles de cruzar entre sí, que con sus parientes silvestres (Eshbaugh, 1970). Los híbridos

dos interespecíficos son más fértiles cuando se cruzan entre materiales silvestres que cultivados (Heiser y Smith, 1958; Pickersgill, 1971; Eshbaugh, 1982). Al parecer, la evolución independiente y acelerada producida por la domesticación ha aumentado el aislamiento reproductivo entre los distintos cultivares.

Domesticación del chile

La domesticación de un cultivo en diferentes regiones, produce un paralelismo, principalmente en las características de interés humano, como son el tamaño, color y forma de sus frutos; este es el caso de los chiles (Pickersgill *et al.*, 1979).

Debido a que en casi todos los materiales cultivados de chile se conoce su contraparte silvestre, no ha sido difícil encontrar cuáles han sido los cambios producidos por la domesticación. Es relativamente sencillo compararlos y cruzarlos entre sí para dilucidar

las bases genéticas de las diferencias encontradas (cuadro 4). El registro arqueológico, aunque incompleto, también ha proporcionado datos sobre el proceso de domesticación del chile (MacNeish, 1964).

Todos los chiles silvestres tienen en común frutos pequeños, rojos y picantes, los cuales pueden ser esféricos, ovalados, cónicos o alargados, son deciduos (se separan del cáliz y caen al llegar la madurez) y crecen erectos sobre las plantas. Las semillas probablemente son dispersadas por las aves que son atraídas por los colores brillantes de sus frutos (Vázquez-Dávila, 1996).

Dentro de los cambios producidos por el proceso de la domesticación se encuentran los relacionados con la pérdida de los mecanismos de dispersión, como son: *i*] el carácter no deciduo de sus frutos (Heiser y Smith, 1953) y *ii*] el cambio en la posición del fruto de erecto a pendiente (Pickersgill, 1969). El mutante de frutos pendientes ofrece la ventaja para los huma-

Cuadro 4. Base genética de algunas de las características más distintivas o de interés económico de los chiles silvestres y cultivados (modificado de Heiser y Smith, 1953)

Característica	Pares de genes	Expresión F ₁	Segregación F ₂
Color del fruto maduro			
Rojo - amarillo	1	Rojo	3 rojos : 1 amarillo
Café - amarillo	2	Rojo	9 rojos : 3 cafés : 3 amarillos : 1 verde
Color del fruto inmaduro			
Verde - amarillo	2	Verde	3 verdes : 1 amarillo y 15 verdes : 1 amarillo
Posición del fruto			
Pendiente - erecto	1	Pendiente	3 pendientes : 1 erecto
Forma del fruto			
Ápice romo - no romo	1	Intermedio	3 no romos : 1 romo
Base aguda - no aguda	1	No aguda	3 no agudas : 1 aguda
Permanencia del fruto maduro			
Deciduo - no deciduo	1	Deciduo	3 deciduos : 1 no deciduo
Sabor del fruto			
Picante - no picante	1	Picante	3 picantes : 1 poco picante
Inflorescencia			
Umbeliforme- no umbeliforme	1	No umbeliforme	3 no umbeliformes : 1 umbeliforme
Resistencia al virus del mosaico del tabaco			
Resistente - susceptible	1	Resistente	3 resistentes: 1 susceptible

los de que los frutos al estar ocultos entre el follaje son menos comidos por las aves.

Otro efecto de la domesticación en el chile ha sido un aumento de la autopolinización. Las plantas silvestres tienen estilos más largos que las anteras, lo cual facilita la polinización cruzada. En cambio, en las plantas cultivadas el estilo y las anteras son del mismo tamaño, lo que facilita la autopolinización y favorece el aumento de la endogamia. Pickersgill (1969) atribuye el aumento de la endogamia en las formas cultivadas a la selección humana en favor de una mayor producción de frutos, o al movimiento del cultivo hacia áreas donde los polinizadores naturales eran poco comunes. Otra posibilidad es que el cambio hacia la autopolinización se deba a un efecto de deriva génica producido por el reducido número de individuos que conforman las poblaciones de las que proceden los materiales semidomesticados y los cultivares modernos (Pickersgill y Heiser, 1976).

Centro de domesticación. La información obtenida de la arqueología, historia, lingüística, sistemática, genética y la biología molecular, junto con el patrón de distribución geográfica de los parientes silvestres de las plantas cultivadas, puede ayudar a determinar el lugar o centro de domesticación de las plantas cultivadas (Harlan, 1971; Pickersgill, 1984).

El chile (*Capsicum*), junto con el maíz, el frijol y la calabaza, es de las plantas más antiguamente cultivadas en América (MacNeish, 1964), la búsqueda del lugar o los lugares donde fue domesticado está unido al estudio de las culturas antiguas, a su centro de origen y sus mecanismos de dispersión.

A partir de los datos arqueológicos puede afirmarse que la agricultura fue una actividad desarrollada por diferentes culturas de América, África, Asia y Europa desde un tiempo estimado entre 10 000 a 15 000 años antes de nuestra era (Cowan y Watson, 1992).

Con base en la información obtenida a partir de la botánica, arqueología, historia y la geografía, De Candolle propuso en 1886, que la agricultura se había desarrollado en tres lugares distintos: China, Medio Oriente y América Tropical (Pickersgill, 1977a).

En 1926, Vavilov propuso que los centros de domesticación correspondían con las áreas donde la diversidad genética y el número de especies relacionadas con las plantas cultivadas eran mayores. Con este procedimiento él identificó ocho centros de origen independientes de la agricultura (Harlan, 1971, 1992).

Con la intención de distinguir entre el lugar donde la agricultura tuvo sus orígenes con las áreas de evolución y diversidad de las plantas cultivadas, Hawkes (1983) propuso cuatro centros nucleares donde la

agricultura inició por primera vez, acompañados de regiones de diversidad desarrolladas después de que la agricultura se dispersó fuera del área nuclear en donde se había originado. Los centros nucleares y las regiones de diversidad propuestos por Hawkes (1983) son: el norte de China, China, la India y el sureste de Asia como regiones de diversidad; el cercano oriente, como centro nuclear y Asia Central, el Mediterráneo, Etiopía y el oeste de África como región de diversidad; el sur de México como centro nuclear y Mesoamérica como región de diversidad; y la región centro y sur del Perú como centro nuclear y el norte de los Andes (Venezuela a Bolivia) como región de diversidad.

Harlan (1971) consideró que la agricultura se originó independientemente en tres áreas diferentes, cada una formando un sistema compuesto de una área nuclear relativamente pequeña donde existían suficientes evidencias del origen de la agricultura, y una región amplia de 5 000 a 10 000 kilómetros donde las actividades de domesticación se extendieron de manera difusa. Un sistema comprende al Cercano Oriente (Jordania, Siria, sur de Turquía y norte de Irán) como centro de origen, de donde las actividades de domesticación se extendieron hasta el África (desde el sur del Sahara hasta el norte del Ecuador, desde el Océano Atlántico, hasta el Océano Índico); otro sistema incluye como centro al norte de China a partir de donde la domesticación de las plantas se extendió hasta el sureste de Asia y el sur del Pacífico (sur de China, Indochina, Indonesia, Filipinas, Borneo y Nueva Guinea); y el tercer sistema lo conforman Mesoamérica como centro de origen y América del Sur (Perú, Bolivia, Venezuela, Brasil y Argentina) como la región donde las actividades de domesticación se extendieron ampliamente. Posteriormente, Harlan (1992) observa que conforme los datos arqueobotánicos procedentes de varias regiones del mundo se han ido acumulando, las áreas que él originalmente propuso como centros de domesticación de las plantas cultivadas se han ido erosionando, por lo cual considera que es tiempo de abandonar el concepto de centro de origen y en su lugar se refiere a las regiones, como las áreas geográficas donde la agricultura tuvo sus inicios.

Independientemente si el concepto de centro de domesticación se sigue manteniendo, es indudable que Mesoamérica fue uno de los lugares donde se llevó a cabo la domesticación de varios cultivos importantes.

Las plantas cultivadas pueden ser producto de una sola domesticación seguida por la evolución y divergencia bajo cultivo, o proceder de distintas especies que existían en estado silvestre antes del desarrollo de la agricultura. Con base en que todas las especies

cultivadas de *Capsicum*, excepto *C. pubescens*, tienen su contraparte silvestre y presentaron barreras para el intercambio de genes (Smith y Heiser, 1951, 1957; Heiser y Smith, 1953), Pickersgill (1969) propuso que cada una de las especies cultivadas fue domesticada de manera independiente en diferentes lugares por grupos humanos distintos. El cuadro 5 muestra la probable distribución de las especies cultivadas de Chile antes de la conquista. Sobresalen por sus patrones de distribución diferentes las siguientes especies: *C. annuum*, *C. baccatum* y *C. pubescens*, las cuales son claramente discernibles morfológicamente y están aisladas reproductivamente entre sí. *C. chinense* está limitada a América del Sur, pero coincide en parte de su intervalo de distribución con *C. baccatum*. *C. frutescens* comparte su intervalo de distribución con *C. annuum* en Mesoamérica y con *C. chinense* en América del Sur. Puede observarse que esta distribución en América no es muy diferente a la actual.

Restos arqueobotánicos. Los restos arqueobotánicos son evidencias del origen y desarrollo de la agricultura. Se han encontrado restos de Chile en sitios de México y de América del Sur. En México, se han encontrado semillas de Chile en el Valle de Tehuacán, Puebla (MacNeish, 1964), y en Ocampo, Tamaulipas (Mangelsdorf *et al.*, 1964), con una antigüedad estimada de 7000 a 5000 años antes de nuestra era (a.n.e.). En Guilá Naquitz, Oaxaca, McClung de Tapia (1992) registra restos de Chile con una antigüedad de 8900

a 6700 a.n.e. Estas semillas son pequeñas, muy parecidas a los de los Chile silvestres actuales. En 1970, Flannery *et al.* reportan restos de Chile amarillo, junto con frijol, maíz y calabaza con una antigüedad aproximada de 1000 años (Long-Solís, 1986).

Reyna y González (1978) encontraron semillas de Chile carbonizadas en las excavaciones de Loma de Terromote, Cuautitlán, México, fechadas entre los años 2950 a 2250 a.n.e. En Tehuacán, Puebla, se han reportado vestigios de Chile (semillas carbonizadas) pertenecientes a diferentes secuencias cronológicas (McClung de Tapia, 1992). Las semillas aumentan de tamaño gradualmente, pero no es sino hasta el año 900 a.n.e. que puede afirmarse que se trata de Chile domesticados posiblemente pertenecientes a *C. annuum* (Pickersgill, 1969, 1984).

En 1948, Bird reporta restos de Chile en Ancón, sobre la costa central de Perú y en Huaca Prieta, sobre la costa norte, fechados en el año 2000 a.n.e. (Pickersgill, 1969). Debido a que los frutos son de colores rojo y naranja, con el cáliz unido a ellos y el tamaño de las semillas más parecido al de los Chile cultivados que a los silvestres, Pickersgill (1969) considera que estos restos proceden de materiales domesticados de *C. baccatum*. En la Cueva de Guitarrero, Perú, se encontró un fruto pequeño, intacto, fechado aproximadamente del año 6500 a.n.e. (Smith, 1980).

Todos estos datos indican que las diferentes culturas americanas conocían y usaban diferentes especies de Chile, y apoyan la propuesta de que este cultivo

Cuadro 5. Distribución de las principales especies cultivadas de Chile antes de la conquista (modificado de Pickersgill, 1969)

Especie	Condición	Distribución probable antes de la conquista
<i>C. annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i>	Silvestre	Sur de los Estado Unidos, México, América Central, Colombia. México, América Central
<i>C. annuum</i> L. var. <i>annuum</i>	Cultivado	Sur de los Estado Unidos, México, América Central, Colombia. México, América Central
<i>C. frutescens</i> L.	Silvestre y cultivado	México, América Central, hasta las partes de baja altitud de Bolivia y Brasil
<i>C. chinense</i> Jacq.	Cultivado	Partes de baja altitud de América del Sur, Bolivia y el sur de Brasil
<i>C. baccatum</i> L. var. <i>baccatum</i> <i>C. baccatum</i> L. var. <i>pendulum</i>	Silvestre Cultivado	Sur de Perú, Bolivia. Sur de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, sur de Brasil, norte de Chile, Argentina
<i>C. pubescens</i> Ruiz y Pavón	Cultivado	Sitios de elevada altitud de América del Sur.

fue domesticado independientemente en lugares diferentes (Pickersgill, 1969).

Análisis de la distribución de la diversidad biológica. El estudio de la distribución de la diversidad biológica de las plantas cultivadas y de sus parientes silvestres contribuye a determinar el lugar donde ha ocurrido el proceso de domesticación. En el caso del Chile, se han hecho estudios sobre la distribución de la diversidad de caracteres morfológicos, cromosómicos y moleculares entre las formas silvestres y domesticadas de las distintas especies cultivadas que han complementado la información disponible a partir de la arqueología y la biogeografía. Todos los resultados apoyan la propuesta de que diferentes especies de Chile fueron domesticadas por distintos grupos culturales.

C. baccatum fue posiblemente domesticado en las partes altas del sur de Perú o Bolivia. En esta región se distribuyen sus materiales silvestres, y los cultivados exhiben la mayor diversidad morfológica. No se conoce la forma silvestre de *C. pubescens*, pero sus parientes cercanos, *C. cardenasii* y *C. eximium* se encuentran en las tierras de elevada altitud del sur de Perú, Bolivia y Argentina por lo que se considera que esta especie fue domesticada en la región Andina (Pickersgill, 1971, 1984).

A partir de estudios cromosómicos y de la distribución de la variabilidad morfológica Pickersgill (1971, 1984) considera que el lugar de domesticación de *C. annuum* ocurrió en México, *C. chinense* al este de los Andes y en las tierras de baja altitud del Amazonas, y *C. frutescens* en Costa Rica. Loaiza-Figueroa *et al.* (1989) afirman que *C. frutescens* también podría ser considerado nativo de México por la diversidad observada en este país.

De lo anterior puede concluirse que el género *Capsicum* es originario de América del Sur, de donde proceden las diferentes especies silvestres. Durante su radiación por el Continente Americano, algunas especies fueron domesticadas de manera independiente en distintos lugares: *C. annuum* en México; *C. frutescens* en Costa Rica y posiblemente en México; *C. chinense* en las tierras de baja altitud del Amazonas; *C. baccatum* en Bolivia y *C. pubescens* en los Andes.

Especies de *Capsicum* presentes en México

Varios estudios sobre *Capsicum* en México han reconocido un número diferente de especies cultivadas. Muñoz y Pinto (1966) consideraron las cinco especies citadas anteriormente; Pickersgill (1984) excluye de estas cinco especies a *C. baccatum*; Laborde-Cansino y Pozo-Campodónico (1982) reconocieron en un inicio sólo tres especies cultivadas comercialmente (*C.*

annuum, *C. chinense* y *C. pubescens*) y posteriormente (Pozo-Campodónico *et al.*, 1991) agregaron a la lista a *C. frutescens*.

Además de las cuatro especies cultivadas, Pickersgill (1984) señala la presencia en México de dos especies silvestres: *C. ciliatum*, la única especie del género *Capsicum* con $n=13$ cromosomas, y *C. lanceolatum*. La existencia de estas especies en México fue corroborada por una revisión de herbario del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU, J.B. UNAM) (S. Hernández-Verdugo, datos sin publicar) donde no se encontró a *C. baccatum*. Esto significa que en México se encuentran en condiciones de cultivo las especies *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. pubescens* y en condiciones silvestres *C. ciliatum*, *C. lanceolatum*, *C. annuum* y *C. frutescens* (cuadro 6). En el Apéndice II se presenta la descripción de las especies silvestres y cultivadas presentes en México.

Discusión general y conclusiones

El género *Capsicum* ha sido ampliamente estudiado y aunque hay avances importantes en la comprensión de su taxonomía, origen, evolución y procesos de domesticación, aún faltan aspectos importantes por resolver. Todos los estudios se han limitado a las especies cultivadas y a sus parientes silvestres más cercanos.

Los estudios para estimar la variación morfológica, cromosómica y molecular (Eshbaugh, 1970; Pickersgill 1977b, 1988, 1991; Pickersgill *et al.*, 1979; McLeod *et al.*, 1979a, b, 1982, 1983; Jensen *et al.*, 1979; Panda *et al.*, 1986; Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989; Prince *et al.*, 1992) también se han limitado a 11 especies que de una u otra manera son utilizadas por el hombre (cuadro 1), sin embargo, han excluido al resto de las especies que conforman el género. Con estos estudios parciales es difícil establecer con precisión los límites genéricos de *Capsicum* y las relaciones evolutivas de los distintos taxa que lo conforman.

Los estudios de la variación morfológica y molecular efectuados en el complejo *C. annuum* - *C. chinense* - *C. frutescens*, con la intención de esclarecer los límites de estas especies no han logrado resultados consistentes y definitivos (McLeod *et al.*, 1979a, b, 1983; Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989; Prince *et al.*, 1992). El estudio de taxonomía numérica con caracteres morfológicos produce resultados ambiguos; mientras que las formas cultivadas de los tres taxa pueden ser distinguidas, los materiales silvestres forman un continuo poco diferenciado que hace difícil clasificarlos como especies distintas (Pickersgill *et al.*, 1979).

Los resultados de Loaiza-Figueroa *et al.* (1989) coinciden con los de McLeod *et al.* (1979a, 1983) en

Cuadro 6. Distribución de las especies de *Capsicum* silvestres y cultivadas en la República Mexicana

Especie	Condición	Distribución
<i>C. annuum</i> L.	Silvestre y cultivado	En todo el país
<i>C. chinense</i> Jacq.	Cultivado	Campeche ¹ y Yucatán ¹
<i>C. frutescens</i> L.	Silvestre y cultivado	Yucatán, Quintana Roo, Campeche, Chiapas, Tabasco, Oaxaca, Veracruz, Michoacán y San Luis Potosí
<i>C. pubescens</i> Ruiz y Pavón	Cultivado	Chiapas, Guerrero ² , Michoacán ¹ , Querétaro ¹ , Veracruz y el Estado de México
<i>C. ciliatum</i> (H. B. K.)	Silvestre	Chiapas, Veracruz, Oaxaca, Guerrero, Querétaro, Guanajuato, Durango, Nuevo León y Tamaulipas
<i>C. lanceolatum</i> (Greenm.) Morton et Standley	Silvestre	Chiapas y Veracruz

¹Tomado de Laborde-Cansino y Pozo-Campodónico (1982), (2) de Long-Solís (1986).

la baja variación observada (medida con el índice de heterocigosis H) dentro de cada uno de estos taxa, lo cual es diferente a los resultados obtenidos con isoenzimas en poblaciones silvestres de *C. annuum* del noroeste de México (Hernández-Verdugo *et al.*, 1988).

Lo anterior sugiere que las diferencias en los resultados, por ambos grupos de investigadores, con respecto a la diferenciación entre los tres taxa del complejo *C. annuum* - *C. chinense* - *C. frutescens* no se debe tanto al número de accesiones o poblaciones por ellos analizadas (Eshbaugh, 1993), sino que esto puede estar dado por el origen y las características genéticas de los materiales por ellos analizados.

La procedencia sudamericana del género *Capsicum* está firmemente establecida (Pickersgill, 1971, Pickersgill *et al.*, 1979; MacLeod *et al.*, 1983). Su centro de origen puede ubicarse en una área que comprende Bolivia, el norte de Argentina y el sur de Brasil.

Las evidencias disponibles de la arqueología, biogeografía, citogenética, sistemática morfológica y molecular indican que las especies cultivadas de *Capsicum* fueron domesticadas por culturas diferentes. Así, puede afirmarse que *C. annuum* fue domesticado en México; *C. frutescens* en Costa Rica y posiblemente también en México (Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989); *C. chinense* en las partes bajas del Amazonas, en Bolivia y el sur de Brasil; *C. baccatum* en Bolivia y *C. pubescens* en los Andes (Pickersgill, 1971, 1984).

En México se encuentran bajo cultivo las especies *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. pubescens*. De éstas, *C. annuum* es la más importante económicamen-

te y se cultiva en todas las regiones agrícolas del país, mientras que las otras tres especies restantes se cultivan en la región sureste.

En condición silvestre están *C. annuum*, *C. frutescens*, y dos especies que nunca se han utilizado por el hombre: *C. ciliatum* y *C. lanceolatum*. *C. ciliatum* está ampliamente distribuida, con excepción de la región noroeste, se encuentra en casi todos los estados de México. En cambio, *C. lanceolatum* se encuentra sólo en los estados de Chiapas y Veracruz.

Las perspectivas de investigación en este género son bastante amplias e interesantes: no hay estudios ecológicos o genéticos de poblaciones naturales, por lo que es importante iniciar proyectos con estas características para conocer las condiciones en que se encuentra este recurso biológico en la naturaleza.

Los trabajos de McLeod *et al.* (1979a, b, 1983) y Loaiza-Figueroa *et al.* (1989), utilizando materiales provenientes de bancos de germoplasma conducen a subestimar los niveles de variación genética presentes, por lo que para obtener un mejor conocimiento sobre la estructura y la variabilidad genética de las poblaciones de *Capsicum*, es importante efectuar investigaciones con materiales obtenidos de poblaciones silvestres.

Los niveles de endogamia juegan un papel importante en la organización de la variabilidad genética de las poblaciones naturales de plantas (Allard, 1975). Los sistemas de apareamiento y la tasa de entrecruzamiento determinan el modo de transmisión de genes de una generación a otra (Brown, 1990). En el gé-

nero *Capsicum* es posible encontrar diferencias en los niveles de entrecruzamiento como resultado de la diferenciación y domesticación de las poblaciones silvestres, por ejemplo, las plantas silvestres de Chile tienen estilos más largos que las anteras, lo cual dificulta la autopolinización e incrementa la polinización cruzada. En contraste, en los materiales cultivados, el estilo y las anteras son del mismo tamaño (Pickersgill, 1969), lo que aparentemente facilita la autopolinización e incrementa la endogamia. Sin embargo, se desconocen los niveles de endogamia y el efecto que éstos puedan tener sobre la variabilidad y estructura genética de las poblaciones silvestres y semicultivadas del Chile.

Faltan por estudiarse la mayoría de las especies que conforman el género. En México se encuentran poblaciones silvestres de *C. ciliatum* y *C. lanceolatum*, la primera algunas veces excluida del género *Capsicum* y la última endémica de la región del sureste de México y Guatemala y de distribución geográfica muy restringida (D'Arcy y Eshbaugh, 1974). Estas dos especies silvestres mexicanas han recibido poca atención por lo que sería importante conocer las relaciones que guardan con el resto de las especies del género *Capsicum*.

Los parientes silvestres de las plantas cultivadas albergan la diversidad genética potencial para la solución de problemas de control de plagas y enfermedades que afectan la mayoría de los cultivos (Harlan, 1976; Stalker, 1980; Burdon y Jarosz, 1989). Es importante coleccionar y estudiar estos materiales silvestres con el propósito de encontrar individuos resistentes contra patógenos y herbívoros que reducen la producción agrícola. En el caso del Chile, en los últimos años, se ha visto afectado por el ataque de un geminivirus el cual es transmitido por la "mosquita blanca" (*Bemisia* spp.). Estudios recientes en poblaciones silvestres del estado de Sinaloa han detectado poblaciones potencialmente resistentes a este patógeno (Hernández-Verdugo *et al.*, 1988).

Agradecimientos

Los autores agradecemos a Alejandro Casas los valiosos comentarios hechos al presente trabajo.

Literatura citada

- Allard R.W. 1975. The mating system and macroevolution. *Genetics* 79:115-126.
- Andrews J. 1995. *Peppers: The domesticated Capsicum*. University of Austin Texas Press.
- Anónimo 1990. *Chile serrano*. Publicado por la Coordinación General de Abasto y Distribución del D. D. F., Servicio Nacional de Información de Mercados y el Banco Nacional del Pequeño Comercio. México.
- Bravo H. 1934. Estudio botánico acerca de las Solanáceas mexicanas del género *Capsicum*. *Anales del Instituto de Biología*. UNAM 5:303-321.
- Brown A.H.D. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. y Weir B.S. Edrs. *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, pp.145-162.
- Burdon J.J. y Jarosz A.M. 1989. Wild relatives as sources of disease resistance. En: Brown A.H.D., Frankel O.H., Marshall D.R. y Williams J.T. Edrs. *The use of plant genetic resources*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 280-296.
- Cowan C.W. y Watson P.J. 1992. Some concluding remarks. En: Cowan C.W. y Watson P.J. Edrs. *The origins of agriculture. An international perspective*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 207-211.
- D'Arcy W.G. 1973. Flora of Panama. *Annals of Missouri Botanical Garden* 60:573-780.
- D'Arcy W.G. y Eshbaugh W.H. 1973. The name for the common pepper. *Phytologia* 25:350.
- D'Arcy W.G. y Eshbaugh W.H. 1974. New World peppers (*Capsicum*-Solanaceae) north of Colombia. *Baileya* 19:93-103.
- De Wet. J.M.J. 1981. Species concepts and systematics of domesticated cereal. *Kulturpflanze* 29:177-198.
- Eshbaugh W.H. 1968. A nomenclatural note on the genus *Capsicum*. *Taxon* 17:51-52.
- Eshbaugh W.H. 1970. A biosystematic and evolutionary study of *Capsicum baccatum* (Solanaceae). *Brittonia* 22:31-43.
- Eshbaugh W.H. 1975. Genetical and biochemical systematic studies of Chile peppers (*Capsicum*-Solanaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 102:396-403.
- Eshbaugh W.H. 1980a. The taxonomy of the genus *Capsicum* (Solanaceae). *Phytologia* 47:153-166.
- Eshbaugh W.H. 1980b. Chile peppers in Bolivia. *Plant Genetic Resources Newsletters* 43:17-19.
- Eshbaugh W.H. 1982. Variation and evolution in *Capsicum eximium* Hunz. *Baileya* 21:193-198.
- Eshbaugh W.H. 1993. Peppers: history and exploitation of a serendipitous new crop discovery. En: Janic J. y Simpson J.E. Edrs. *New Crops*. Proceedings of the Second National Symposium. New Crops: Exploration, Research, and Commercialization. Indianapolis, Indiana. John Wiley and Sons, pp. 132-139.
- Eshbaugh W.H. 1997. A world view of pepper. *American Journal of Botany* 84:113.
- Evans L.T. 1993. *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harlan J.R. 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science* 174:468-474.
- Harlan J.R. 1976. Genetic resources in wild relatives of crops. *Crop Science* 16:329-333.

- Harlan J.R. 1992. *Crops and man*. Second edition. American Society Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin.
- Harlan J.R. y De Wet J.M.J. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20:509-517.
- Hawkes J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press.
- Hazenbus V.L. 1958. Peppers-*Capsicum* Tourn. *Flora of cultivated plants of the USSR* 10:394-487.
- Heiser C.B. 1964. Los chiles y ajíes de Costa Rica y Ecuador. *Ciencia y Naturaleza* 7:50-57.
- Heiser C.B. 1969. Systematics and the origin of cultivated plants. *Taxon* 18:36-45.
- Heiser C.B. y Pickersgill B. 1969. Names for the cultivated *Capsicum* species (Solanaceae). *Taxon* 18:277-283.
- Heiser C.B. y Pickersgill B. 1975. Names for the bird peppers (*Capsicum*-Solanaceae). *Baileya* 19:151-153.
- Heiser C.B. y Smith P.G. 1953. The cultivated *Capsicum* peppers. *Economic Botany* 7:214-226.
- Heiser C.B. y Smith P.G. 1958. New species of *Capsicum* from South America. *Brittonia* 10:194-201.
- Hernández-Verdugo S., Guevara-González R.G., Rivera-Bustamante R.F., Vázquez-Yanes C. y Oyama K. 1998. Los parientes silvestres del chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62:171-181.
- Hunziker A.T. 1950. Estudios sobre Solanaceae. I. Sinopsis de las especies silvestres de *Capsicum* de Argentina y Paraguay. *Darwiniana* 9:225-247.
- Hunziker A.T. 1961. Noticia sobre el cultivo de *Capsicum baccatum* L. (Solanaceae) en Argentina. *Kurtziana* 1:303.
- Hunziker A.T. 1979. South American Solanaceae: a synoptic survey. En: Hawkes J.K., Lester R.L. y Skelding A.D. Edrs. *Biology and taxonomy of Solanaceae*. Linnean Society Symposium, Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 49-85.
- Jeffrey C. 1968. Systematic categories for cultivated plants. *Taxon* 17:109-114.
- Jensen R.M., McLeod M.J., Eshbaugh W.H. y Guttman S.I. 1979. Numerical taxonomic analysis of allozymic variation in *Capsicum* (Solanaceae). *Taxon* 28:315-327.
- Jirásek V. 1961. Evolution of the proposals of taxonomic categories for the classification of cultivated plants. *Taxon* 10:34-45.
- Jirásek V. 1966. The systematics of cultivated plants and their classification categories. *Presalia* 38:267-284.
- Laborde-Cansino J.A. y Pozo-Campodónico O. 1982. Presente y pasado del chile en México. Publicación especial No. 85. INIA-SARH, México.
- Ladizinsky G. 1985. Founder effect in crop-plant evolution. *Economic Botany* 39:191-199.
- Loaiza-Figueroa F., Ritland K., Laborde-Cansino J.A. y Tanksley S.D. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 165:159-188.
- Long-Solis J. 1986. *Capsicum y cultura: la historia de Chile*. Fondo de Cultura Económica, México.
- MacNeish R.S. 1964. Ancient Mesoamerican civilization. *Science* 143:531-537.
- MacNeish R.S. 1967. A summary of subsistence. En: Byers D. Ed. *The prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol. 1 University of Texas, Austin, pp. 3-13.
- Mangelsdorf P.C., MacNeish R.S. y Willey G.R. 1964. Origins of agriculture in middle America. En: West R.C. Ed. *Handbook of Middle American Indians, Vol. 1. Natural environment and early cultures*. University of Texas Press, Austin, pp. 427-445.
- McClung de Tapia E. 1992. The origins of agriculture in Mesoamerica and Central America. En: Cowan C.W. y Watson P.J. Edrs. *The origins of agriculture: An international perspective*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 143-171.
- McLeod M.J., Eshbaugh W.H. y Guttman S.I. 1979a. Preliminary biochemical systematic study of the genus *Capsicum*-Solanaceae. En: Hawkes J.G., Lester R. N. y Skelding A.D. Edrs. *Biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linnean Society Symposium Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 701-714.
- McLeod M.J., Eshbaugh W.H. y Guttman S.I. 1979b. An electrophoretic study of *Capsicum* (Solanaceae): the purple flowered taxa. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 106:326-333.
- McLeod M.J., Guttman S.I. y Eshbaugh W.H. 1982. Early evolution of chili peppers (*Capsicum*). *Economic Botany* 36:361-368.
- McLeod M.J., Guttman S.I., Eshbaugh W.H. y Rayle R.E. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* 37:562-574.
- Morton C.V. 1938. *Capsicum*. En: *Flora of Costa Rica*. Field Museum of Natural History, Botanical Series. Chicago, pp. 1038-1045.
- Muñoz F.Y. y Pinto C.B. 1966. Taxonomy and geographical distribution of the peppers grown in Mexico. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* 10:131-147.
- Murry L.E. y Eshbaugh W.H. 1971. A palynological study of Solaninae (Solanaceae). *Grana* 11:65-78.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283-292.
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- Panda R.C., Kumar O.A. y Raja R. 1986. The use of protein electrophoresis in the study of phylogenetic relationships in chili peppers (*Capsicum*). *Theoretical and Applied Genetics* 72:665-670.
- Pickersgill B. 1969. The domestication of chili peppers. En: Ucko P. J. y Dimbleby G.W. Edrs. *The domestication and exploration of plants and animals*. Duckworth, London, pp. 443-450.
- Pickersgill B. 1971. Relationships between weedy and cul-

- tivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25:683-691.
- Pickersgill B. 1977a. Taxonomy and the origin and evolution of cultivated plants in the New World. *Nature* 268: 591-595.
- Pickersgill B. 1977b. Chromosomes and evolution in *Capsicum*. En: Poachard E. Ed. Comptes Rendus du III Congrès sur la Genetique et la Selection du Piment, Avignon Montfavet, Francia, pp. 27-37.
- Pickersgill B. 1984. Migration of chili peppers, *Capsicum* spp. in the Americas. En: Stone D. Ed. *Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology*, vol. 76. Harvard University Press, pp. 105-123.
- Pickersgill B. 1986. Evolution of hierarchical variation patterns under domestication and their taxonomic treatment. En: Styles B. T. Ed. *Infraespecific classification of wild and cultivated plants*. Syst. Assoc. No. 29. Clarendon Press, Oxford, pp. 191-209.
- Pickersgill B. 1988. The genus *Capsicum*: a multidisciplinary approach to the taxonomic of cultivated and wild plants. *Biologisches Zentralblatt* bland 107:381-389.
- Pickersgill B. 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. En: Tsuchiya T. y Gupta P.K. Edrs. *Chromosome engineering in plants: Genetics, breeding and evolution*. Part B. Elsevier, Amsterdam, pp. 139-160.
- Pickersgill B., Heiser C.B. y McNeill. J. 1979. Numerical taxonomy studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. En: Hawkes J.G., Lester R.N. y Skelding A. D. Edrs. *The biology and taxonomy of Solanaceae*. Linnean Society Symposium Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 679-700.
- Pickersgill B. y Heiser C.B. 1976. Cytogenetics and evolutionary change under domestication. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London* 275:55-69.
- Polhill R.M. y Van Der Maesen J.G. 1985. Taxonomy of grain legumens. En: Summersfield R.J. y Roberts E.H. Edrs. *Grains legume crops*. Collins, London, pp.3-36.
- Pozo-Campodónico O., Montes H.S. y Redondo J.E. 1991. El chile (*Capsicum* spp.). En: *Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México*. Publicado por la Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C. México, pp. 217-238.
- Prince J.P., Loaiza-Figueroa F. y Tanksley S.D. 1992. Restriction fragments length polymorphism and genetic distance among Mexican accessions of *Capsicum*. *Genome* 35:726-732.
- Reyna R.M. y González L. 1978. Resultado del análisis botánico de formaciones tronco-cónicas en Lomas de Terromote, Cuautitlán, México. *Arqueobotánica, Colección Científica*. No. 63.
- Scott B.P. 1981. *Historical plant geographic*. Allen and Unwin, London.
- Shinners L.H. 1956. Technical names for the cultivated *Capsicum* peppers. *Baileya* 4:81-83.
- Smith C.E. 1980. Plant remains from Guitarrero Cave. En: Linch T.F. Ed. *Guitarrero Cave: early man in the Andes*. Academic Press, New York, pp. 87-119.
- Smith P.G. y Heiser C.B. 1951. Taxonomic and genetic studies on the cultivated peppers, *C. annuum* L. and *C. frutescens* L. *American Journal of Botany* 38:362- 368.
- Smith P.G. y Heiser C.B. 1957. Taxonomy of *Capsicum sinense* Jacq. and the geographic distribution of cultivated *Capsicum* species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 34:413- 420.
- Stalker H.T. 1980. Utilization of wild species for crop improvement. *Advances in Agronomy* 33:717-724.
- Stebbins G.L. 1972. Ecological distribution of centres of major adaptative radiation in angiosperms. En: Valentine D.H. Ed. *Taxonomy, phyto geography and evolution*. Academic Press, London, pp. 7-34.
- Terpó A. 1966. Kritische revision der wildwachsenden arten und der kultivierten sorden gattung *Capsicum* L. *Feddes Reperit* 72:155-191.
- Vázquez-Dávila M.A. 1996. El amash y el pistoqué: un ejemplo de la etnoecología de los chontales de Tabasco, México. *Etnoecológica* 3:59-69.
- Vavilov N.Y. 1931. Preliminary report on the result of an expedition to Central America in 1930. Reimpreso en: Dorofeyev V.F. Ed. 1992. *Origin and geography of cultivated plants*. Cambridge University Press, pp. 207-238.

Apéndice I.

Descripción de las especies cultivadas de *Capsicum* y sus probables progenitores o parientes silvestres más cercanos

C. annuum Linneo, Species Plantarum, 188. 1753. Todos los autores recientes han aceptado a esta especie y ha habido también bastante acuerdo en reconocer sus límites, aunque en un tiempo fue confundida con *C. frutescens* (Heiser y Pickersgill, 1969). Los materiales cultivados de esta especie son conocidos como *C. annuum* var. *annuum* y los silvestres como *C. annuum* var. *glabriusculum*. Estos son considerados los progenitores de los cultivados (Pickersgill, 1971, 1984).

C. annuum var. *annuum*. Con este nombre se reconocen todos los materiales domesticados de esta especie. Se distingue de las otras especies cultivadas por la presencia de un cáliz dentado y una flor blanca grande en cada nudo. Su diagnóstico taxonómico se presenta a continuación:

Plantas herbáceas o arbustivas de 1.5 m de alto, perennes o anuales cuando son cultivadas, principalmente glabras: flores solitarias, raramente en pares, sin constricción en la base del cáliz y pedicelo; cáliz

dentado, ausente o rudimentario; corola de color blanco a azul, raramente violeta; anteras normalmente de color azul a violeta, filamentos cortos; frutos inmaduros de color verde y rojos, cuando maduros de color naranja y púrpura-amarillo, persistentes, pendientes, raramente erectos, variables en su tamaño y forma; semillas de color crema a amarillo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

De todas las especies domesticadas, ésta es la más ampliamente distribuida. Se cultiva en los lugares templados, tropicales y subtropicales de América, Europa, Asia y África y es la más importante desde el punto de vista económico.

C. annuum var. *glabriusculum*. Ha habido gran desacuerdo para nombrar la forma silvestre de esta especie (ver cuadro 2). Shinnars (1956) propuso el nombre de *C. annuum* var. *minus* y Smith y Heiser (1957) aceptaron que los materiales silvestres de *C. annuum* deberían ser considerados como una variedad y no como una especie distinta, denominándola así *C. annuum* var. *baccatum*. Heiser (1964) le asignó el nombre de *C. annuum* var. *minimum*, y D'Arcy y Eshbaugh (1973) la llamaron *C. annuum* var. *aviculare*. En la actualidad se le conoce con el nombre de *C. annuum* var. *glabriusculum* (Heiser y Pickersgill, 1975). Se le conoce con el nombre común de "chile piquín" o "chiltepín". Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Herbáceas o trepadoras, que pueden alcanzar los 4 m de altura (S. Hernández-Verdugo *et al.*, datos sin publicar), perennes o de vida corta, glabras o raramente pubescentes; una flor por nudo, raramente 2-3; pedicelos delgados y alargados; cáliz con dientes ausentes o rudimentarios; corola de color blanco, raramente verdosa; anteras de color violeta a azul, filamentos cortos; frutos verdes con coloraciones púrpura oscuro a negro cuando están inmaduros, y rojos cuando maduros, erectos, deciduos, pequeños, globosos u ovoides, de 5-10 mm de diámetro, raramente excediendo 15 mm en longitud; semillas de color crema a amarillo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

Se le encuentra desde el sur de los Estados Unidos hasta las regiones de baja altitud del Perú (Pickersgill, 1971; D'Arcy & Eshbaugh 1974). Es raro que se encuentre por arriba de los 1000 m de altitud (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

C. baccatum Linneo. *Mantisa Plantarum*, 47. 1767. Frecuentemente se ha usado el nombre de *C. pendulum* para referirse a esta especie, la cual se caracteriza por la presencia de una corola blanca con manchas amarillas. En 1958 Hazembus propuso cambiar el nombre de esta especie al de *C. angulosum* (Heiser y Pickersgill, 1969). Heiser y Smith (1953) señalaron que

los caracteres florales más distintivos que distinguen a *C. pendulum* de las demás especies cultivadas son compartidos por dos especies silvestres, *C. microcarpum* y *C. schottianum*, que se encuentran en América del Sur, y que era probable que *C. pendulum* fuera la forma cultivada de alguna de estas dos especies. Hunziker (1961) propuso a *C. pendulum* y *C. microcarpum* como sinónimos de *C. baccatum*. Eshbaugh (1968) mostró que la propuesta de Hunziker (1961) era correcta y propuso formalmente la clasificación de estos dos taxa como variedades de la especie *C. baccatum*: *C. baccatum* var. *pendulum* para la forma cultivada y *C. baccatum* var. *baccatum* para la forma silvestre, la cual es considerada como progenitora de la forma cultivada (Eshbaugh, 1970).

C. baccatum var. *pendulum*. Es conocido como "ají escabeche" en Perú y "asta de toro" en Bolivia (Eshbaugh, 1975). Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Hierbas o pequeños arbustos extendidos de 1-1.5 m de alto, principalmente glabros, algunas veces pubescentes; una flor por nudo, raramente dos o más; cáliz ciatiforme con distintos dientes de 0.5-1.5 mm de largo; corola rotada, radio de 7.4-12 mm, de color crema a blanco, con manchas amarillas a verdes en la base de cada lóbulo; anteras amarillas, filamentos muy largos de 2.6-4.2 mm; frutos de color café, rojo, naranja, o amarillo limón, pendientes, muy raramente erectos, persistentes, de pulpa firme, de varias formas, normalmente alargados, muy raramente globosos; semillas de color crema a amarillo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

Crece desde el nivel del mar hasta los 1500 m de altitud (Eshbaugh, 1975). Se encuentra principalmente en Brasil, Ecuador, Perú, Bolivia y Chile (Smith y Heiser, 1957) y ha sido introducido a Costa Rica, Europa, Japón y la India (Eshbaugh, 1970, 1975).

C. baccatum var. *baccatum*. Es conocido como "arivivi". Parece una réplica en miniatura de *C. baccatum* cultivado. Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Hierbas o arbustos extendidos de 0.5-3.0 m de alto, principalmente glabros, algunas veces pubescentes: dos o una flor por nudo; cáliz ciatiforme con distintos dientes de 0.3 a 0.9 mm de largo; corola rotada, radio de 3.5-7.0 mm, de color crema a blanco con un par de manchas amarillentas a verdosas en la base de cada lóbulo, anteras amarillas, filamentos de 1.2-3.1 mm de largo; frutos rojos, erectos, muy raramente pendiente, deciduos, globosos a oblongos, de 4-13 mm de largo y 3-7 mm de ancho; semillas de color crema a amarillo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

Se encuentra en Bolivia, Argentina, centro-sur de Perú, Paraguay y sur de Brasil. (Eshbaugh, 1975).

C. frutescens Linneo. Species Plantarum 189.1753. Este nombre se ha usado muchas veces para referirse a materiales que hoy se consideran dentro de *C. annuum* o *C. baccatum* (Heiser y Pickersgill, 1969). El concepto de *C. frutescens* que se acepta es el propuesto por Heiser y Smith (1953) y Smith y Heiser (1957). Esta especie está muy relacionada con *C. chinense*. Pickersgill (1971) indica que ningún carácter aislado es suficiente para distinguir entre ambas especies, sin embargo, es posible hacerlo mediante una combinación de caracteres (cuadro 2). Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Hierbas o arbustos pequeños, de hasta 2 m de alto, glabros a pubescentes, en su mayor parte finamente pubescentes; con dos o más flores por nudo, raramente una, erectas; no tiene constricción en la base del cáliz y el pedicelo; cáliz dentado o ausente; corola blanco verdosa; anteras azul a violeta raramente amarillas; fruto inmaduro verde sin pigmentación oscura, fruto maduro pendientes y deciduos, con pulpa frecuentemente blanda; semillas de color crema a amarillo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

Esta especie se cultiva en las regiones tropicales y subtropicales de América (México, Costa Rica, Guatemala, Colombia, Venezuela y Puerto Rico). No existe un nombre que designe los materiales silvestres de esta especie, los cuales se distribuyen desde México hasta Colombia.

C. chinense Jacquin, Hortus botanicus vindobonensis, 1: 38, pl. 67. 1776. Smith y Heiser (1957) fueron quienes caracterizaron a esta especie refiriéndose a ella como *C. sinense*. Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Arbustos pequeños de hasta 1.5 m de alto, glabros pubescentes; dos o más flores por nudo, pendientes raramente erectas; cáliz del fruto maduro carece de dientes y presenta una marcada constricción anular en su base; corola blanca o verde-amarillenta (ocasionalmente blanca lechosa o púrpura); anteras de color violeta a azul, raramente amarillas (Smith y Heiser, 1957); frutos pendientes, persistentes, de pulpa firme, de colores café rojo, melocotón, amarillo naranja, amarillo limón, o crema, de varias formas; semillas de color crema a amarillo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

Se cultiva en México, América Central, la región del Amazonas y en el sur de Brasil. No hay un nombre que designe a los materiales silvestres de esta especie, los cuales se encuentran en Perú, Ecuador y las partes bajas de la cuenca del Amazonas.

C. pubescens Ruiz & Pavón, Flora peruviana et chilensis, 2:30. 1797. Esta especie es claramente distinta del resto de las especies cultivadas por lo que no ha habido problemas para su clasificación. Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Plantas herbáceas o arbustos de hasta 3 m de alto, planta y follaje glabros a densamente pubescentes, tallos frecuentemente estriado, nudos frecuentemente de color púrpura oscuro; hojas ovaladas, frecuentemente rugosas, margen suave o ciliado; flores normalmente solitarias; cáliz con 5 ó 6 dientes conspicuos, deltoides, de alrededor de 1 mm de largo; corola rotada a raramente semicampanulada, violeta con el centro blanco; anteras púrpura a violeta, estilo frecuentemente con estigma verde; fruto rojo, naranja, anarillo naranja, amarillo limón, o café, globoso o alargado, pendiente, raramente erecto, y en algunos casos con un cuello prominente; semillas negras o café oscuro (amarillas cuando están inmaduras), prominentemente reticuladas (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

Se le conoce como "rocoto" en América del Sur y como "chamboroto" en Guatemala. Está ampliamente distribuida en América del Sur y comúnmente crece en altitudes entre 1500 a 3000 m (Eshbaugh, 1975). No se conoce con exactitud cuál es el ancestro silvestre de esta especie, pero se considera que está estrechamente relacionado con *C. cardenasii* y *C. eximium*, dos especies silvestres de América del Sur (D'Arcy y Eshbaugh, 1974; Eshbaugh, 1975).

C. cardenasii Heiser & Smith, Brittonia, 10:194-201. 1958. El color púrpura de sus flores y la corola campanulada distinguen a esta especie de las demás del género *Capsicum*. Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Arbustos de 1 m de alto; hojas con láminas ovado-lanceoladas de 5 cm de largo y 2.5 cm de ancho; flores solitarias de color púrpura, con anteras azulosas; cáliz con 5 ó 6 dientes; corola campanulada; frutos globosos, de 4-6 mm de diámetro, picante y al madurar puede ser rojo o amarillo naranja; semillas color pajiso.

Se vende en los mercados de La Paz, donde se le conoce como "ulupica" (Heiser y Smith, 1958). Se distribuye desde Bolivia hasta Argentina.

C. eximium A. T. Hunz., Darwiniana, 9:225-247. 1950. El carácter distintivo de esta especie es la gran variabilidad en el color de las flores. También es conocida como "ulupica". Su diagnosis taxonómica es la siguiente:

Arbustos trepadores que pueden alcanzar los 3 m de altura (Eshbaugh, 1982); hojas con láminas ovado-acuminadas, de 2.5 a 5.2 cm de largo y 1.6 a 3 cm de ancho, o, a veces ovado-lanceoladas y entonces de 4.3 a 8 cm de largo por 1.6 a 3.3 cm de ancho; flores solitarias o geminadas, o raramente forman grupos de tres, anteras amarillas; cáliz de 5 dientes; corola rotada, de color púrpura (Hunziker, 1950), blanca,

crema o magenta (Eshbaugh, 1982); frutos erectos, globosos, de 7-9 mm de diámetro (Hunziker, 1950).

Se distribuye desde el centro de Bolivia hasta el norte de Argentina, en altitudes entre los 1300 a 2800 m (Eshbaugh, 1982).

Apéndice II.

Descripción de la especie de *Capsicum* presentes en México

Especies cultivadas

C. annuum L. Los materiales cultivados de *C. annuum* son los de mayor importancia económica, presentan una gran variación morfológica y se siembran en todas las regiones agrícolas de México. De un total de 301.4 miles de hectáreas sembradas de hortalizas en el país en el año de 1985, la superficie correspondiente al chile fue de 79.3 miles de hectáreas (26.3 %). De esa superficie se cosecharon 663.1 miles de toneladas de las cuales 29.3 (3.2 %) fueron dedicadas a la exportación. Los principales estados productores de chile son: Chihuahua, Sinaloa, San Luis Potosí, Guanajuato, Veracruz y Nayarit, que en 1987 aportaron aproximadamente el 70 % de la producción nacional. Sinaloa es el principal estado productor de chiles de exportación, en él se cosecha alrededor del 95% de los chiles dulces o "Bell Peppers" que se exportan (Anónimo, 1990).

Los materiales cultivados de esta especie presentan una gran variabilidad en la forma, tamaño y color de los frutos. Los hay alargados, cónicos o redondos; pequeños de unos cuantos centímetros, o grandes de 25 a 30 cm. Sus frutos inmaduros son de color verde o amarillo, y cuando maduran pueden ser rojos, amarillos, anaranjados o café. A ella pertenecen al menos once tipos de importancia económica que se cultivan en las principales regiones hortícolas de México y seis más de trascendencia regional (Pozo-Campodónico *et al.*, 1991). De los tipos de chiles más comunes de esta especie están los "pimientos", "jalapeños", "anchos", "serranos", "pasilla", "cora", "costeños" y "de árbol".

Los materiales silvestres de *C. annuum* se encuentran en todos los estados de la República Mexicana. Es posible encontrarlos en las orillas de los caminos, huertas y potreros, así como en lugares no perturbados. Normalmente se encuentran en lugares de poca elevación y raramente exceden los 1000 m de altura (D'Arcy y Eshbaugh, 1974). Se han encontrado por arriba de los 1000 m de altitud en Coahuila (1300 m) y en Querétaro (1 100 m). Pueden crecer en forma

herbácea o bien, como arbustos trepadores hasta de 4 m de altura.

C. chinense Jacq. Su tipo más representativo en México es el chile "habanero", que se siembra exclusivamente en Campeche y Yucatán (Pozo-Campodónico *et al.*, 1991). No se encuentran materiales silvestres de esta especie en México, estos se encuentran en Perú, Ecuador y Brasil (Pickersgill, 1984).

C. frutescens L. Este chile se cultiva en las regiones cálidas de México, el tipo más representativo de esta especie es el conocido como chile "tabasco" del cual se hacen las famosas salsas "Tabasco". Este tipo de chile aparentemente se originó en el estado de Tabasco, México (Smith y Heiser, 1951). Otros tipos de chiles originarios de México son el "piquinata" y el "uvilla grande". Se cultiva en los estados de Quintana Roo, Chiapas, Tabasco y Veracruz. En Tabasco se siembra un tipo conocido como chile "amashito" de frutos de aproximadamente 3.5 cm de largo por 0.5 a 1 cm de ancho de color amarillo rojizo.

Sus materiales silvestres se distribuyen en los estados del centro y sureste de México. Se encuentra en vegetación secundaria y en lugares sin perturbar de la selva baja caducifolia a una baja altitud. Su forma de crecimiento puede ser herbácea o arbustiva con capacidad de trepar. Puede alcanzar de 2 a 3 m de altura.

C. pubescens Ruiz y Pavón. Laborde y Pozo-Campodónico (1982) y Pozo-Campodónico *et al.* (1991) señalan que esta especie se encuentra en lugares fríos con temperaturas de 5 a 15° C, y a una altitud superior a los 2000 m, principalmente en Pátzcuaro, Michoacán; Pinal de Amoles, Querétaro; y en la Sierra de Chiapas. En el Herbario del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU) se encontraron colecciones procedentes de Chiapas (1 000 a 2000 msnm), Veracruz (1 100 a 1 790 msnm) y de Texcoco, Estado de México. Los chiles de esta especie son conocidos en Veracruz como chile "cera". En Texcoco son sembrados con fines de ornato. El tipo de chile más común es el llamado chile "manzano", "perón" o "ciruelo". Aún no se conoce el progenitor silvestre de esta especie.

Especies silvestres

C. allatum (HBK) Kuntze. Esta es una de las especies silvestres del género *Capsicum* que tiene una amplia distribución geográfica (Hunziker, 1979), equiparable con la forma silvestre de *C. annuum*. Se encuentra en los bosques secos o templados a una elevación de 500 a 2 000 msnm, desde México hasta el norte

de Perú. Está ampliamente distribuida en México, desde Durango, Nuevo León y Tamaulipas hasta Chiapas.

Dos de los rasgos distintivos de esta especie son sus frutos no picantes y su número de cromosomas básico de $n = 13$. Normalmente crece como un arbusto trepador de 0.5 a 3.5 m de altura, con ramas pubescentes. Sus hojas son también pubescentes, solitarias o en pares de desigual tamaño pero de forma similar, son de elípticas a ovaladas, su corola es de color amarillo, sus frutos son rojos, esféricos de 5 a 8 mm de diámetro, con 20 a 35 semillas amarillas de 2 a 2.5 mm de largo (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

C. lanceolatum (Greenman) Morton & Sanley. Es una especie poco conocida, con una distribución geográ-

fica restringida. Se ha reportado en la selva húmeda de Guatemala y el sureste de México, donde ha sido colectada en los estados de Chiapas y Veracruz. Es un arbusto trepador que puede alcanzar los 4.5 m de altura. Sus hojas normalmente son en pares de muy desigual tamaño y forma. Las hojas más grandes son de forma lanceoladas a elípticas, de 3.0 a 12.5 cm de largo por 1 a 2.5 cm de ancho, con peciolo de 0.5 a 1.5 cm de largo. Las hojas más pequeñas son de forma ovalada a redonda, de 1 a 5 cm de largo por 1 a 2.5 cm de ancho. Sus flores son solitarias, rara vez dos por nudo, su cáliz es dentado de 2.5 a 5.5 mm de largo; corola blanca a blanca amarillenta, de 6 a 10 mm de largo; fruto rojo, globoso de 7 a 10 mm de diámetro (D'Arcy y Eshbaugh, 1974).

CAPÍTULO 4.

VARIACIÓN EN LA GERMINACIÓN DE POBLACIONES SILVESTRES DE *CAPSICUM ANNUUM* DEL NOROESTE DE MÉXICO.

Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico

Sergio Hernández-Verdugo¹, Ken Oyama & Carlos Vázquez-Yanes²

Instituto de Ecología, UNAM. Apdo. Postal 70-275, 04510 México, D.F., México

¹ Present address: Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa, Km 27, carretera Culiacán-El Dorado, Sinaloa, México.

² Corresponding author: Instituto de Ecología, UNAM. Apdo. Postal 70-275, 04510 México, D.F., México. cvazquez@miranda.ecologia.unam.mx.

Floppy disk information:

File: Germ text and germ table. Figures are not included.

Operating system: Macintosh SO

Word processor: Word 6.0

Key words: Light, chile pepper, domestication, population differentiation, temperature fluctuation

Abstract

To investigate variation in germination capability of wild *Capsicum annuum* seeds, the effects of light, fluctuating temperature, gibberellic acid (GA), soaking and sulfuric acid were analyzed in samples from 14 populations from northwest Mexico. Germination was inhibited by darkness in all populations studied, suggesting the presence of dormancy mechanisms in seeds. Darkness-induced dormancy was overcome by fluctuating temperature and GA, factors which also increased germination percentage but not germination rate. Soaking treatments did not significantly increase germination of *C. annuum* seeds, while sulfuric acid treatments had negative effects on the process. Populations showed high variation in germination response in all treatments, except for continuous darkness. Germination patterns among some populations showed considerable difference. Principal component analysis differentiated some populations with high germination percentage and slow germination rate. Such differences did not correlate with climatic variables from collection sites. Given the variation in germination patterns observed, some of these totally contrasting, we are advised to be cautious when considering the results of studies based on a single wild population.

Introduction

Seed germination is a crucial process for seedling establishment and survival in nature, which depends on habitat conditions and life history traits (e.g., Silvertown 1981; Venable & Brown 1988). Natural selection has favored the mechanisms by which seeds identify those environmental conditions which are adverse for seedling development after the onset of germination (Angevine & Chabot 1979). Variation in the mechanisms which regulate germination, both within and between species, has been interpreted as adaptations to specific habitat conditions at local and regional scales (Thompson 1975; Jain 1982; Pegtel 1985; Meyer & Kitchen 1994; Meyer et al. 1995, 1997). Additionally, maternal environment has to be considered to account for observed differences in germination requirements among conspecific populations (Roach & Wulff 1987; Gutterman 1992; Wulff 1995).

Temperature fluctuation may overcome dormancy in seeds from several species, and may replace light requirements (Probert 1992). In experimental conditions, temperature fluctuation increases the germination capability and the germination rate of seeds, both with and without light (Naylor & Abdalla 1982; Probert et al. 1985). Treatment with gibberellic acid (GA) overcomes seed dormancy, accelerates germination of seeds without dormancy mechanisms, and, frequently, replaces the need for environmental stimuli such as light or temperature (Popay & Roberts 1970; Hilton 1983; Karseen et al. 1989; Ren & Abbott 1991). It has been reported that soaking seeds prior to their sowing results in an increase in their germination capability (Tesfaye 1992). Short term exposure of seeds to sulfuric acid may also stimulate germination (Bewley & Black 1982), which is thought to be due to the fact that this treatment simulates acid conditions met by seeds inside the digestive tract of seed-dispersing birds (Murray et al. 1994).

Capsicum annuum is the species of chile pepper (pepper) with most economic importance. It is cultivated worldwide and in the main agricultural regions of Mexico. Wild populations of *C. annuum* have a distribution range which extends from southern U.S.A. to Peru. In general, it prefers sites at low altitude, rarely exceeding 1000 masl (Pickersgill 1971; D'Arcy & Eshbaugh 1974). Wild *C. annuum* populations are widespread within Mexico in dry tropical

forests, in desert scrubs, along roadsides, in pastures and in cultivated grounds (Hernández-Verdugo et al. 1998b).

Recent surveys revealed that wild populations of *C. annuum* from northwest Mexico preserve high genetic, morphologic and pathogen resistance variation (Hernández-Verdugo et al. 1998a). Contrasting with previous reports of low genetic variability in isozymes (heterozygosity values range = 0.012 - 0.025) from *C. annuum* accessions (McLeod et al. 1983; Loaiza-Figueroa et al. 1989), Hernández-Verdugo et al. (1998a), using similar methods, observed high levels of heterozygosity (range 0.255 - 0.325) in wild populations of *C. annuum* from northwest Mexico. These same populations also showed high variation in phenotypic traits such as fruit length (range 0.30 - 0.98 cm) and seed number (range 1 - 34). In addition, a study of resistance to the PHV ("pepper huasteco virus") geminivirus in these populations demonstrated high variation in this trait, two populations having high resistance to this virus (Hernández-Verdugo et al. in prep.).

The existence of this variability in populations with different ecological and geographical origins supports the assumption that variability may also exist in physiological characteristics, such as in the germination pattern of seeds. Little is known about the germination of seeds of wild *C. annuum*. However, the study of this aspect is important for the management of this genetic resource when attempting to incorporate potentially useful genes from wild populations into commercial varieties, such as those involved in disease resistance (Hernández-Verdugo et al. 1998a).

In this study, seed germination of wild populations of *C. annuum* from northwest Mexico was investigated under experimental conditions, to determine the levels of differentiation in this physiological aspect. The objectives of this research were: i) to ascertain the effects of different conditions of light, temperature fluctuation, gibberelic acid (GA), soaking, and sulfuric acid scarification on the germination of wild *C. annuum* seeds; ii) to quantify the variability in seed germination among different populations; and, iii) to evaluate whether this variability is correlated with the main climatic factors of the collection sites.

Methods

Species

Wild *C. annuum* is a perennial, erect or climbing herb, up to 4 m tall. Its reproduction is by seeds, never asexual. It bears small, red fruits, which are pungent. The seeds are dispersed by birds eating the fruits (Vázquez-Dávila 1996).

Plant material

Seeds were collected from plants from 14 wild populations of *C. annuum* distributed along a latitudinal gradient encompassing about 600 km in northwest Mexico. Altitudes of collection sites ranged from 3 to 390 masl. Collections were made during September and October of 1995 (Table 1). In each population, seeds were obtained from mature fruits from about 20 plants. Seeds were stored at room temperature (20 °C) prior to the germination experiments. Variation in seed weight was determined by individually weighting 100 randomly-chosen seeds per population.

Germination experiments

Germination experiments were made during May and June 1996. For each experiment, four replicates of 25 seeds were sown for each wild population of *C. annuum* studied. As a control, seeds of a domestic variety pepper “Jalapeños” were used. Seeds were sown in 5 cm diameter Petri dishes containing 1% agar in distilled water as a substrate. This substrate provides stable humidity with little microorganism contamination during the prolonged time periods of the germination trials (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1996). Prior to soaking, seeds were floated in water to eliminate empty or poorly developed seeds (Berrie & Drennan 1971; Tesfaye 1992).

In fluctuating temperature experiments seeds were subjected to a daily cycle (12-12 h) of fluctuating temperature of 25-35 °C, with either a 12-12 h photoperiod or in continued darkness.

Treatments with GA consisted in sowing seeds in agar medium containing 250, 500, and 1000 ppm of GA. Seeds treated with 250 and 1000 ppm GA were subjected to a temperature of

25 °C and a 12 h photoperiod. Seeds treated with 500 ppm GA were kept at 25 °C, and either a 12 h photoperiod or in constant darkness.

In soaking treatments seeds were placed in water for 24 h prior to being sown, subjecting them to a 25 °C temperature and a 12-12 h photoperiod.

For acid scarification treatments seeds were submerged in 50 % sulfuric acid during 2 minutes. After this, seeds were washed and rinsed in water in order to remove acid remains, sown and kept at 25 °C and a 12-12 h photoperiod.

To study the effect of darkness, Petri dishes containing the agar medium and the seeds were covered with aluminum foil and placed inside boxes made of black acrylic.

All germination trials were conducted inside growth chambers (model 884, Lab-Line Instruments Inc., Melrose Park, IL).

Germinating seeds were counted daily during the first four days, and since then, every two days until the end of the experiment. Counting stopped after two weeks elapsed since zero germination was observed in all populations. The germination criterion consisted in scoring as germination when the radicle reached about 1 mm in length.

Data analysis

For all treatments, with the exception of constant darkness, two germination variables were considered: final seed germination cumulative percentage; and, half germination time (T_{50}), which is the number of days needed for germination of half the total number of germinated seeds.

Statistical analyses of differences in germination percentage were made with arcsine transformed values, but results were reported as percentages. Differences between treatments were calculated by one, two and three way analysis of variance. Means were ranked by the Tukey-Kramer test ($p = 0.05$).

Variations of germination percentages and germination rates between wild populations of *C. annuum* for each treatment were analyzed by univariate ANOVA and means of germination percentages and germination rates were ranked by Tukey-Kramer tests ($p = 0.05$).

The correlation between germination percentages and germination rates with climatic variables of collection sites and with mean seed weight for each population was analyzed by linear correlation.

The germination percentage and germination rate for each population were used in Principal Component Analysis (PCA) based on a correlation matrix. The purpose of this analysis was to detect separation trends of populations based on the variables analyzed. Sixteen variables were included in the analysis: the cumulative germination percentage in all ten treatments, and the value of T_{50} for all treatments, except for those in which constant darkness was involved.

Results

Germination experiments

All the factors analyzed, except for soaking for 24 h, produced significant differences in the cumulative germination percentage in relation to the control treatment. In the case of the latter treatment, in general, germination percentages were low for most populations studied (Figure 1A), with an average value of 14.9% and a germination range of 0 - 48%. In eight out of 14 populations germination percentage was less than 10% (Figure 1A).

Constant darkness inhibited the germination of seeds of *C. annuum* of all populations studied (Figure 1B). In relation to the control treatment, the fluctuating temperature and 12-12 h photoperiod treatment significantly increased the germination capability in almost all populations studied ($F = 416.8$; $p < 0.001$) (Figure 1C). Average germination for all populations in this treatment was 53.1%. The germination percentage range was 8 - 93%. One population exceeded 90% germination, four exceeded 70% germination and eight exceeded 50% germination. Fluctuating temperature overcame the dormancy induced by darkness (Figure 1D). Interaction between the effects of fluctuating temperature and photoperiod was significant ($F = 103.594$, $p < 0.05$).

Application of 250, 500 and 1000 ppm of GA significantly increased the germination percentage in all populations in relation to the control treatment (Figures 1E to G). Of these, treatment with 500 ppm GA was most effective. The average across populations of the germination percentage with 500 ppm GA was 48.1%, with a range of 14 - 79%. In this treatment two populations exceeded 75% germination, and seven populations exceeded 50% germination (Figure 1F). In addition, GA treatments also overcame the dormancy induced by constant darkness in nearly all wild populations of *C. annuum* studied (Figure 1H). The interaction between GA and photoperiod was not significant ($F = 0.584$, $p > 0.05$).

Soaking for 24 h did not significantly increase germination capability of seeds from all populations (Figure 1I). In this treatment, average germination across populations was 19%, and the range, 0 - 80%; two populations exceeded 50% germination. In contrast, scarification with

50% sulfuric acid for 2 minutes significantly decreased the germination capability of nearly all populations studied (Figure 1J): nonetheless, one population reached a germination percentage of 77%. Average germination for all populations in this treatment was 12.4%.

As to germination rate, none of the treatments significantly increased the velocity of germination in the studied populations of wild *C. annuum*, compared to the control treatment. In the control trail, the average value of T_{50} for all populations was 9.5 days, and the range, 3.7 - 27.3 days. Eight populations reached 50% germination in less than 10 days, three, before 20 days, and one, before 30 days (Figure 2A).

In most populations, fluctuating temperature treatment produced slower germination rates compared to the control (Figure 2B). In this treatment, average T_{50} across populations was 23.4 days, with a range of 9 - 39.1 days. A single population reached 50% germination in less than 10 days. Most populations required more than 20 days to achieve T_{50} (Figure 2B).

Respect to control treatments, the addition of 250, 500 and 1000 ppm GA resulted in slower germination rates in all populations (Figures 2C to E). Of the three concentrations of GA used, 500 ppm produced the fastest germination rates in most populations. In this latter case, the average T_{50} range was 7.1 - 26.5 days; five populations needed less than 10 days to reach the T_{50} value (Figure 2D).

Similarly, soaking seeds during 24 h prior to being sown did not increase the germination rate in most populations in relation to the control treatment (Figure 2F). Average T_{50} across populations in this treatment was 14.9 days with a range of 5.8 - 40.6 days. Most populations needed more than 10 days to achieve their corresponding T_{50} values (Figure 2F).

Scarification with sulfuric acid resulted in slower germination rates compared to control treatments in all populations studied (Figure 2G). In this treatment, the average across populations value of T_{50} was 25.4 days. The average time needed for 50% of seeds to germinate ranged from 10 to 47.4 days across populations; most of these requiring over 20 days to reach their T_{50} values (Figure 2G).

Variation among populations

All populations of wild *C. annuum* studied differed significantly in their seed germination capability in all germination trials, except that of constant darkness in which case germination was sparse or null. The variety “Jalapeños” had nearly 100% germination in all treatments (data not shown). Similarly, germination rates varied significantly among populations in all treatments, except scarification with sulfuric acid and addition of 250 ppm GA.

Overall, the population “Pajaritos” (Population 1) had the greatest germination capability in all treatments, with an average across treatment germination of 61.6%. Seeds from this population had 90% germination in the fluctuating temperature treatment, and surpassed 75% germination in five treatments (Figures 1C, 1F to H and 1J). The germination rate of seeds from this population was among the fastest (average across treatments T_{50} was of 10.3 days). In the trials using 500 and 1000 ppm GA these seeds reached 50% germination in less than 10 days (Figures 2D and E).

The populations “Tehuecos” (Population 4) and “Dimas” (Population 11) had both a relatively intermediate germination percentage and a slow germination rate. Seeds from population “Tehuecos” had an average across treatment germination of 36%. In the GA and soaking trials these seeds exceeded 50% germination (Figures 1E to G and 1I). Seeds from this population showed the lowest germination rate of all populations (average across treatment T_{50} of 29.4 days). In five of the trials, they required more than 20 days to reach the corresponding T_{50} values (Figures 2A and B, 2D to F).

Seeds from population “Dimas” had an average across treatment germination of 34%. In the fluctuating temperature and GA (250 ppm and 500 ppm) trials, these seeds had a germination percentage above 50% (Figures 1C, 1E and F). Seeds from this population were among the slowest to germinate of all populations studied, with an average across treatments of 18.8 days to reach T_{50} . In the fluctuating temperature trial its T_{50} was of 30 days (Figure 2B), and in the sulfuric acid scarification trial its T_{50} exceeded 45 days (Figure 2G).

Seeds from the remaining populations had low germination percentages and either fast or slow germination rates. Population “Compeal” (Population 6) displayed an extremely low germination capability, with an average for all treatments germination percentage of 8.8. These

seeds had less than 10% germination in seven treatments (Figures 1A to D, and 1H to J). However, the germination rate of these seeds was relatively fast, with an average T_{50} value of 13.6 days. Its T_{50} was of 5 days in the control treatment (Figure 2A), and of 13.2 days in the GA 500 ppm trial (Figure 2D). Likewise, population “Alcoyonqui” (Population 8) showed a low germination capability (average across treatments of 10.8%). Seeds from this population did not exceed 10% germination in five of the treatments (Figures 1A, 1B, 1D, 1I and 1J). However, the germination rate of the seeds from this population was relatively slow (average across treatment T_{50} of 16.5 days), requiring 40 days to reach 50% germination in the soaking treatment (Figure 2F), and over 20 days in the GA 250 ppm and in the sulfuric acid treatments (Figures 2C and 2G).

Principal Component Analysis based on 17 germination variables allowed to separate some of the populations and to identify those treatments which account for most of this separation. The first three components explained 72.5% of the observed variation. The first principal component (PC1) accounted for 34.7% of the variation. In this component, the most relevant eigenvectors were the germination percentage in the sulfuric acid, GA 1000 ppm, constant darkness, GA-darkness, GA 500 ppm and control trials. The second principal component (PC2) accounted for 22.4% of the observed variation. In this component, the most relevant eigenvectors were average germinating time in GA 500 ppm, GA 1000 ppm and control trials, and the germination percentage in the GA 250 ppm trial. The third principal component (PC3) explained 15.5 % of the observed variation. The eigenvectors with most relevance in this third component were the average germination time in the sulfuric acid, fluctuating temperature and soaking trials, and the germination percentage in the GA 250 ppm trial.

The first two components separate populations “Pajaritos” (Population 1) and “Tehuecos” (Population 4) from the remaining populations (Figure 3A). The PC1 clusters population “Pajaritos” towards the region of greater germination percentage, while population “Tehuecos” is clustered by PC2 towards the region of slow germination rate (Figure 3A). The remaining populations appear scattered along PC1.

Populations “Alcoyonqui” (Population 8) and “Dimas” (Population 11) are separated by PC3 (Figure 3B). Population “Alcoyonqui” clusters within the region of slow germination rate in the soaking trial, and fast germination rate in the fluctuating temperature and sulfuric acid trials and with low germination percentage in the GA 250 ppm trial. Conversely, population “Dimas” clusters in the opposite region, in conformity with its contrasting behavior in these same trials (Figure 3B).

Correlation analysis

Out of 80 correlation analyses performed between cumulative germination percentages and germination rates with wild *C. annuum* collection site’s altitude, mean annual temperature, mean monthly temperature for July and mean annual rainfall, only two were statistically significant. Significant correlations were found between mean annual rainfall and both the T_{50} observed in the control treatment ($R^2 = 0.525$, $p < 0.01$), and the T_{50} of the sulfuric acid treatment ($R^2 = 0.384$, $p < 0.05$).

In addition, 16 correlation analysis were performed between average seed weight per population with germination percentages and germination rates for all treatments. Positive correlations were found between average seed weight and the germination percentage of the GA 250 ppm treatment ($r = 0.569$, $p < 0.05$), and between average seed weight and the T_{50} values observed in the fluctuating temperature trials ($r = 0.594$, $p < 0.05$).

Discussion

The results of this study showed that all the seeds from wild populations of *C. annuum* investigated were unable to germinate in constant darkness, while the domestic variety did germinate in darkness. This suggests that the seeds from wild *C. annuum* have dormancy mechanisms and that they require of light and fluctuating temperature to germinate. Such dormancy mechanisms are characteristic of the wild relatives of the cultivated plants, and have been lost during the process of their domestication (Ladizinsky 1987), as is the case of *Carica papaya* (Paz & Vázquez-Yanes 1998).

Light and temperature are among the most important factors which regulate the dormancy and germination of seeds in natural conditions (Pons 1992). The regulation of seed germination by these factors is considered to be an adaptation towards the establishment of a permanent seed bank, which ensures that the seeds of a given species will germinate close to the soil surface of vegetation clearings (Pons 1992). In this study of *C. annuum* the seed dormancy induced by darkness was overcome by fluctuating temperatures of 25-34 °C, and this significantly increased the seed germination capability when compared with the control treatment at a constant temperature of 25 °C.

It has been demonstrated that temperature fluctuations are greater near or at the soil surface, and in places where the vegetation canopy has been cleared (Thompson et al. 1977; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1982). Wild populations of *C. annuum* from northwest Mexico are subjected during their germination period to daily temperature differences of up to 30 °C between day and night temperatures. Thus it is likely that the germination of the seeds of this species is regulated by light and by this temperature fluctuations.

In addition to this, seed dormancy was overcome by endogenous application of GA, which also significantly increased the germination percentage of the seeds of wild *C. annuum* studied. Of the three concentrations of GA investigated, 500 ppm was most effective in promoting higher germination percentages of these seeds. These results agree with other studies showing that application of GA is an effective method to overcome dormancy and to increase the

germination capability of the seeds of several other species (e.g., Popay & Roberts 1970; Pérez-García & Durán 1990; Ren & Abbot 1991; Upreti & Dhar 1996; Khan & Ungar 1998).

It has been claimed that soaking seeds prior to sowing has a positive effect over their germination capability (Ren & Abbot 1991; Tesfaye 1992). However, in this study soaking seeds during 24 h prior to their sowing did not significantly increase the germination percentage nor the germination rate of seeds from most populations of wild *C. annuum* studied. This may suggest that the low capability to germinate of the seeds of wild *C. annuum* is not due to chemical inhibitors of germination which can be removed during the soaking period (Bewley & Black 1985).

Chemical scarification by 50% sulfuric acid during two minutes significantly decreased both the germination percentage and the germination rate in nearly all the populations of wild *C. annuum* studied. This was probably due to the fact that acid permeated the seed coat and damaged the embryo (Tefsaye 1992; Upreti & Dhar 1996). Nonetheless, in one population sulfuric acid treatment had a positive effect suggesting this treatment had a stimulatory effect over the germination capability of the seeds of *C. annuum*. This results do not discard that the seeds of wild *C. annuum* may be stimulated to germinate by scarification caused by passing through the digestive tract of birds which eat the fruits and disperse the seeds in natural conditions.

Variation of germination capability among populations

In this study we found significant differences in germination capability among populations of wild *C. annuum* studied for all treatments, except that of constant temperature in which no germination occurred. Likewise, significant differences were found in germination rates among all populations studied for all treatments, with the exceptions of those of constant darkness and sulfuric acid scarification. Some populations showed contrasting germination patterns (c.f., "Pajaritos," "Compeal," "Alcoyonqui," and "Dimas").

Intraspecific variation in germination responses has frequently been interpreted as an adaptation correlated with habitat characteristics, particularly with local climatic factors (Thompson 1975; Meyer et al. 1989, 1990, 1997; Meyer & Monsen 1991; Meyer 1992; Meyer

& Kitchen 1994). However, since we observed few correlations between germination capability and rate of seeds from the studied populations with the main climatic and geographic variables of the collection sites, it would be unwarranted to interpret such differences as adaptations to local ecological conditions. With the exception of the mean annual rainfall, the remaining climatic and geographic variables of the collection sites considered in this study seem to have no influence over the germination capability or rate of the populations of wild *C. annuum* studied. Mean annual rainfall was the only ecological variable which positively correlated with germination rates in the control and sulfuric acid treatments. Given that in northwest Mexico most of the rainfall occurs during the period when the germination, growth, flowering and fruit maturation of wild *C. annuum* populations studied take place, it is likely that the availability of water, together with the daily temperature fluctuations, are the main regulatory factors acting upon the germination of seeds of these populations.

In this study the average seed weight showed significant differences among the populations investigated. Average seed weight was correlated with the germination percentage in the GA 250 ppm trials, and with the number of days needed to reach T_{50} values in the fluctuating temperature trials. It has been reported that seeds of different sizes in the same species differ in their germination percentage and germination rate (Wulff 1973; Weis 1982; Hendrix 1984; Stamp 1990).

Because all germination trials were carried out in uniform, controlled, laboratory conditions, it is likely that the differences in germination capability observed have a genetic basis. However, it may not be discarded that such differences are based upon the effect of the maternal environment acting during seed development (Roach & Wulff 1987; Gutterman 1992; Wulff 1995; Schütz & Milberg 1997; Pérez-García 1997). Microenvironmental conditions in the different collection sites, such as temperature, photoperiod, light quality and nutrient availability may be sufficiently distinct to have caused the observed differences in the germination patterns of the seeds of wild *C. annuum*.

Since in some populations the sulfuric acid treatment was non-lethal, it is likely that differences exist in the permeability of the seed coat among wild *C. annuum* populations studied.

Additionally, these differences in the seed coat may have an influence upon the responses of the seeds of wild *C. annuum* to other environmental factors which may also be important in the regulation of seed germination, such as temperature or light.

The high variation observed in the germination patterns of seeds of wild *C. annuum* from northwest Mexico is coincident with the high levels of morphological, genetical and pathogen susceptibility variation found in these plants (Hernández-Verdugo et al. 1998a, b; in preparation). The observed differences in seed germination patterns among the populations of wild *C. annuum* studied, together with the capability of response to fluctuating temperature, even in the absence of light, may be part of a mechanism which allows these plants to colonize different habitats ranging from sites in the understory of dry tropical forests to highly disturbed localities such as pastures and road sides. Additionally, this variability may have aided wild *C. annuum* to reach the ample geographic range it presently occupies, spanning a large part of the American Continent from southern U.S.A. to southern Peru (Pickersgill 1971; D'Arcy & Eshbaugh 1974).

In conclusion, given the variation in germination patterns observed, some of these totally contrasting, we are advised to be cautious when considering the results of studies based on a single wild population (Naylor & Abdalla 1982; Shütz & Milberg 1997).

Acknowledgments

We thank L. Paz, R. Luna and B. Morales for their assistance during experiments, and to A. Orozco for her comments to a preliminary draft.

References

- Angevine, M. W. & Chabot, B. F. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. pp. 188-206. In: Solbrig, O. T., Jain, S., Johnson, G. B. & Raven, P. H. (eds.), Topics in plant population biology. Columbia University, New York.
- Berrie, A. M. M. & Drennan, D. S. H. 1971. The effect of hydration – dehydration on seed germination. *New Phytologist* 70: 135-142.
- Bewley, J. D. & Black, M. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. 2. Viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag, Berlin.
- Bewley, J. D. & Black, M. 1985. Seeds. Physiology of development and germination. Plenum Press, New York.
- D' Arcy, W. G. & Eshbaugh, W. H. 1974. New World peppers (*Capsicum* - Solanaceae) of north of Colombia. *Baileya* 19: 93-103.
- Gutterman, Y. 1992. Maternal effects on seeds during development. pp. 27-59. In: Fenner M. (ed.), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. CAB. International, Wallingford.
- Hendrix, S. D. 1984. Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). *American Journal of Botany* 71: 795-802.
- Hernández-Verdugo, S., Guevara-González, R. G., Rivera-Bustamante, R. F., Vázquez-Yanes, C., & Oyama, K. 1998a. Los parientes silvestres del chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62: 171-181.
- Hernández-Verdugo, S., Dávila, P. & Oyama, K. 1998b. Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63 (in press).
- Hilton, J. R. 1983. The influence of light on the germination of *Senecio vulgaris* L. *New Phytologist* 94: 29-37.
- Jain, S. K. 1982. Variation and adaptative role of seed dormancy in some annual grassland species.

Botanical Gazette 143: 101-106.

- Karssen, C. M., Zagórski, S., Kepeczynsky, J. & Groot, S. P. C. 1989. Key role for endogenous gibberellins in the control of seed germination. *Annals of Botany* 63: 71-80.
- Khan, M. A. & Ungar, I. A. 1998. Seed germination and dormancy of *Polygonum aviculare* L. as influenced by salinity, temperature, and gibberellic acid. *Seed Science and Technology* 26: 107-117.
- Ladizinsky, G. 1987. Pulse domestication before cultivation. *Economic Botany* 41: 60-65.
- Loaiza-Figueroa, F., Ritland, K., Laborde-Casino, J. A. & Tanksley, S. D. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 165: 159-188.
- McLeod, M. J., Guttman, S. Y., Eshbaugh, W. H. & Rayle, R. E. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* 37: 562-574.
- Meyer, S. E. 1992. Habitat correlated variation in firecracker penstemon (*Penstemon eatonii* Gray: Scrophulariaceae) seed germination response. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 268-279.
- Meyer, S. E. & Monsen, S. B. 1991. Habitat-correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisa tridentata* ssp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* 72: 739-742.
- Meyer, S. E. & Kitchen, S. G. 1994. Life history variation in blue flax (*Linum perenne*: Linaceae): seed germination phenology. *American Journal of Botany* 81: 528-535.
- Meyer, S. E., McArthur, E. D. & Jorgensen, G. L. 1989. Variation in germination response to temperature in rabbitbrush (*Charysothamnus nauseosus*: Asteraceae) and its ecological implications. *American Journal of Botany* 76: 981-991.
- Meyer, S. E., Monsen, S. B. & McArthur, E. D. 1990. Germination response of *Artemisa tridentata* (Asteraceae) to light and chilli patterns of between-population variation. *Botanical Gazette* 151: 176-183.
- Meyer, S. E., Kitchen, S. G. & Carlson, S. L. 1995. Seed germination timing patterns in intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 82: 377-389.
- Meyer, S. E., Allen, P.S. & Beckstead, J. 1997. Seed germination regulation in *Bromus tectorum*

- (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* 78: 474-485.
- Murray, K. G., Russel, S., Picone, C. M., Winnett-Murray, K., Sherwood, W. & Kuhlmann, M. L. 1994. Ecology fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 985-994.
- Naylor, R. E. L. & Abdalla, A. F. 1982. Variation in germination behaviour. *Seed Science and Technology* 10: 67-76.
- Paz, L. & Vázquez-Yanes, C. 1998. Comparative seed ecophysiology of wild and cultivated *Carica papaya* trees from a tropical rain forest region in Mexico. *Tree Physiology* 18: 277-280.
- Pegtel, D. M. 1985. Germination in populations of *Solanum dulcamara* L. from contrasting habitats. *New Phytology* 100: 671-679.
- Pérez-García, F. 1997. Germination of *Cistus ladanifer* seeds in relation to parental material. *Plant Ecology* 133: 57-62.
- Pérez-García, F. & Durán, J. M. 1990. The effect of gibberellic acid on germination of *Onopordum nervosum* Boiss. *Seed Science and Technology* 18: 83-88.
- Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chilli peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25: 683-691.
- Pons, T. L. 1992. Seed responses to light. Pp. 258-284. In: Fenner M. (ed.). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB. International, Wallingford.
- Popay, A. I. & Roberts, E. H. 1970. Factors involved in the dormancy and germination of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. and *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology* 58: 103-122.
- Probert, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. pp. 285-325. In: Fenner, M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB. International, Wallingford.
- Probert, R. J., Smith, R. D. & Birch, P. 1985. Germination responses to light and alternating temperatures in European populations of *Dactylis glomerata* L. I. Variability in relation to origin. *New Phytology* 99: 305-316.

- Ren, Z. & Abbott, R. J. 1991. Seed dormancy in Mediterranean *Senecio vulgaris* L. *New Phytology* 117: 673-678.
- Roach, D. A. & Wulff, R. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209-223.
- Schütz, W. & Milberg, P. 1997. Seed dormancy in *Carex canescens*: regional differences and ecological consequences. *Oikos* 78: 420-428.
- Silvertown, J. W. 1981. Seed size, lifespan and germination date as coadapted features of plant life history. *The American Naturalist* 118: 860-864.
- Stamp, N. E. 1990. Production and effect of seed size in a grassland annual *Erodium brachycarpum* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 77: 872-882.
- Tesfaye, M. 1992. The effect of soaking, temperature and other pretreatments on the germination of "enset" seed. *Seed Science and Technology* 20: 533-538.
- Thompson, K., Grime, J. P. & Mason, G. 1977. Seed germination in responses to diurnal fluctuations in temperature. *Nature* 267: 147-148.
- Thompson, P. A. 1975. Characterization of the germination responses of *Silene dioica* (L.) Clairv., populations from Europe. *Annals of Botany* 39: 1-19.
- Upreti, J. & Dhar, U. 1996. Study on seed germination of a leguminous liana – *Bauhinia vahlii* Wight & Arnot. *Seed Science and Technology* 25: 187-194.
- Vázquez-Dávila, M. A. 1996. El *amash* y el *pistoqué*: un ejemplo de la etnoecología de los chontales de Tabasco. México. *Etnoecológica* 3: 59-69.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1982. Seed germination in a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiological Plantarum* 56: 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1996. Comparative longevity of seeds of five tropical rain forest woody species stored under different moisture conditions. *Canadian Journal of Botany* 74: 1635-1639.
- Venable, D. L. & Brown, J. S. 1988. The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*

131: 360-384.

Weis, I. M. 1982. The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Canadian Journal of Botany* 60: 1868-1874.

Wulff, R. D. 1973. Intrapopulation variation in the germination of seeds in *Hiptis suaveolens*. *Ecology* 54: 646-649.

Wulff, R. 1995. Environmental maternal effects on seed quality and germination. pp.491-505. In: Kigel, J. & Galili, G. (eds.), *Seed development and germination*. Marcel Dekker Inc.

Figure legends

Figure 1. Germination percentage of fourteen populations (1 to 14) of *Capsicum annuum* to control (A), darkness (B), fluctuating temperature (C), fluctuating temperature in darkness (D), gibberellic acid (250 ppm) (E), gibberellic acid (500 ppm) (F), gibberellic acid (1000 ppm) (G), gibberellic acid in darkness (500 ppm) (H), soaking (I), and sulfuric acid (J) trials. Population names are indicated in Table 1.

Figure 2. Germination rate of fourteen populations (1 to 14) of *Capsicum annuum* to control (A), fluctuating temperature (B), gibberellic acid (250 ppm) (C), gibberellic acid (500 ppm) (D), gibberellic acid (1000 ppm) (E), soaking (F), and sulfuric acid (G) trials. Population names are indicated in Table 1.

Figure 3. Correlations between (A) principal component 1 (PC1) and principal component 2 (PC2), and between (B) PC1 and principal component 3 (PC3) for fourteen populations of *Capsicum annuum*. Principal component analysis included all germination trials. Population numbers are indicated in Table 1.

FIGURE 1

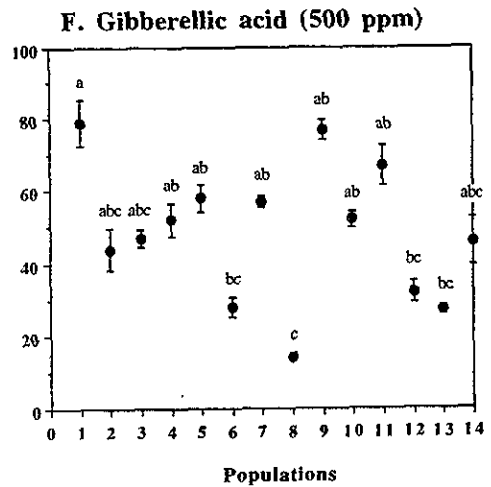
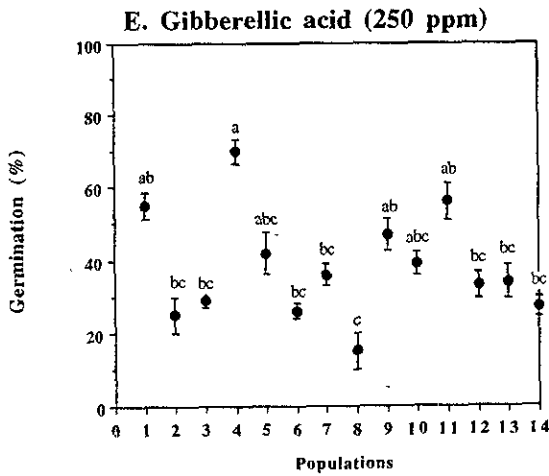
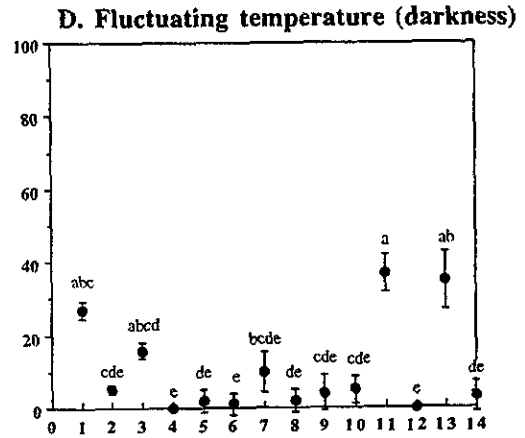
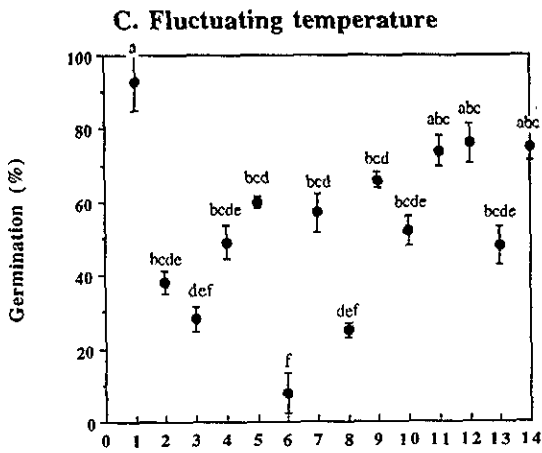
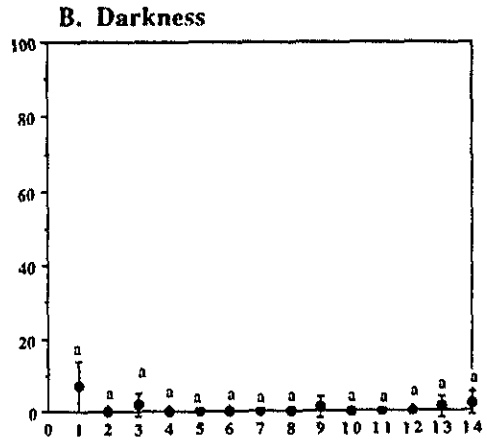
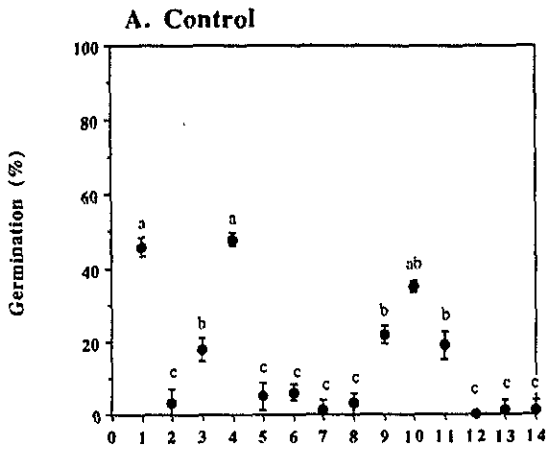


FIGURE 1 (cont.)

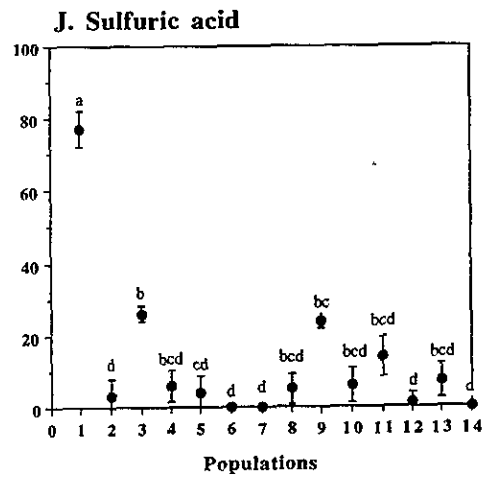
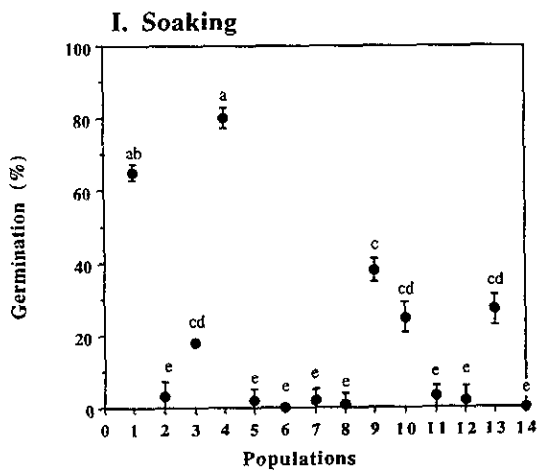
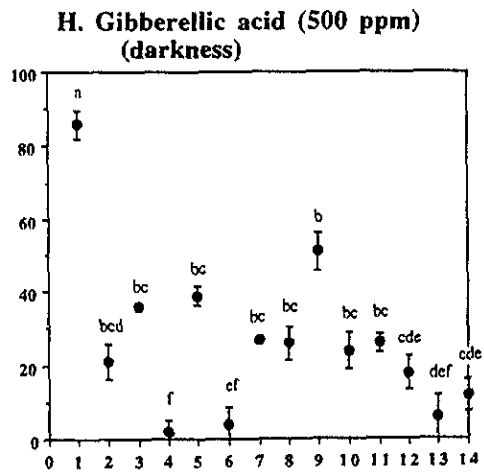
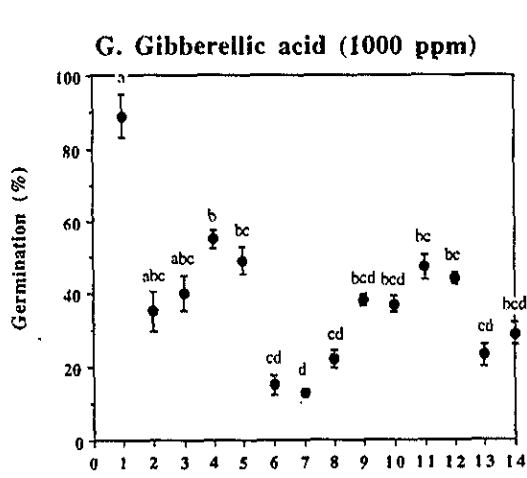


FIGURE 2

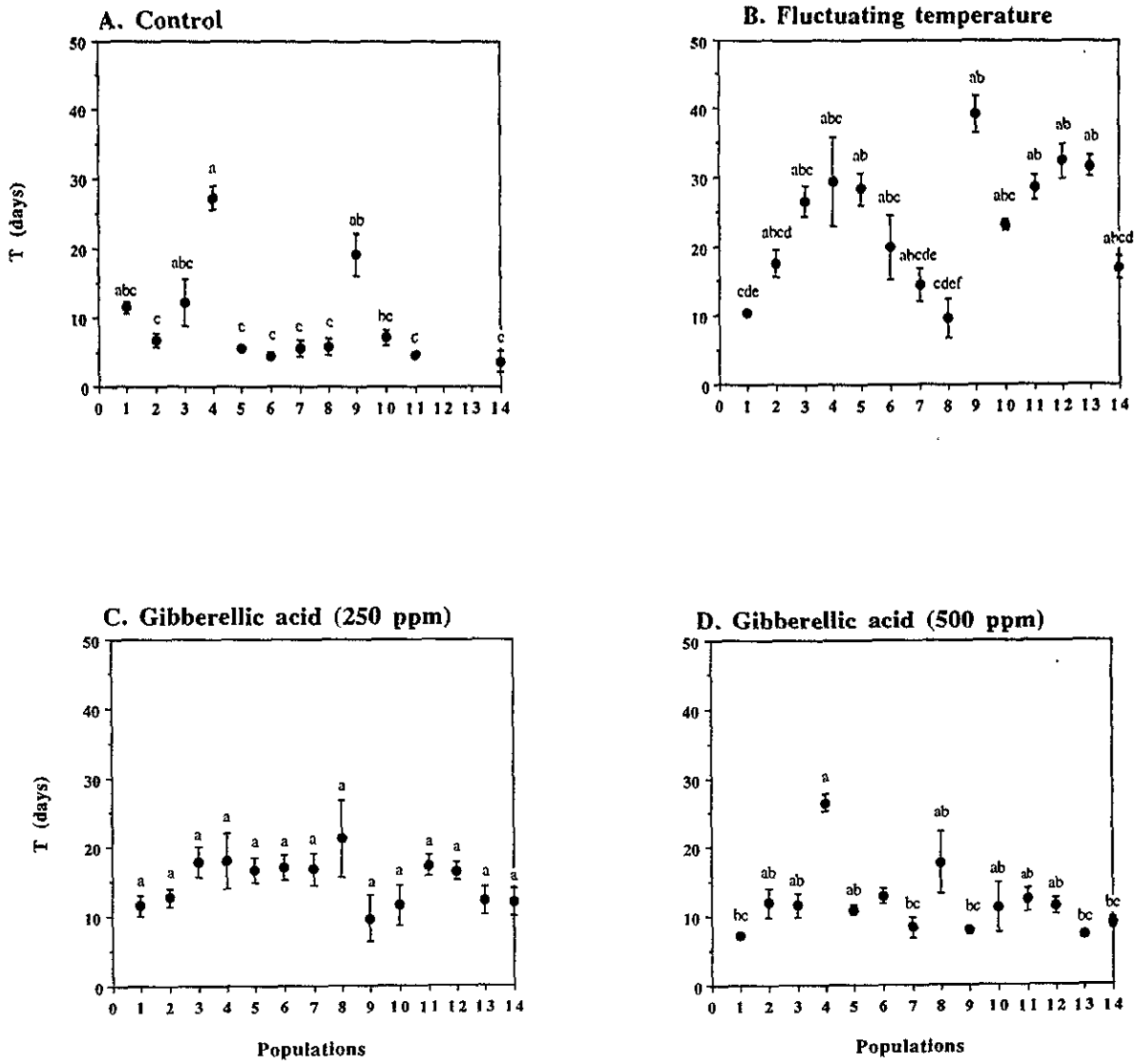
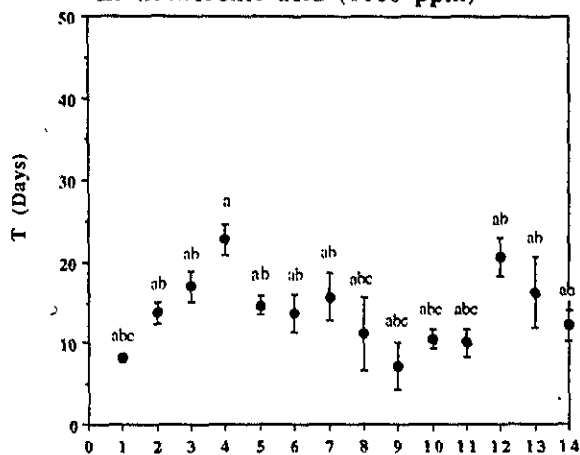
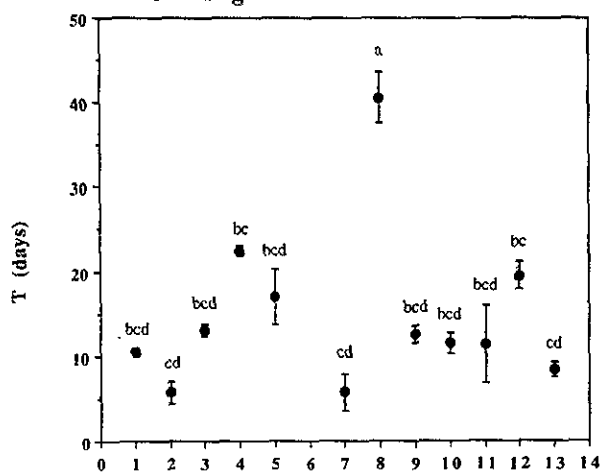


FIGURE 2 (cont.)

E. Gibberellic acid (1000 ppm)



F. Soaking



G. Sulfuric acid

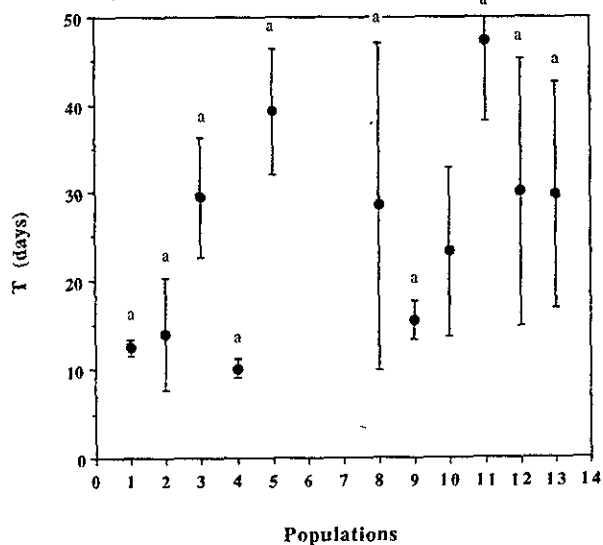


FIGURE 3

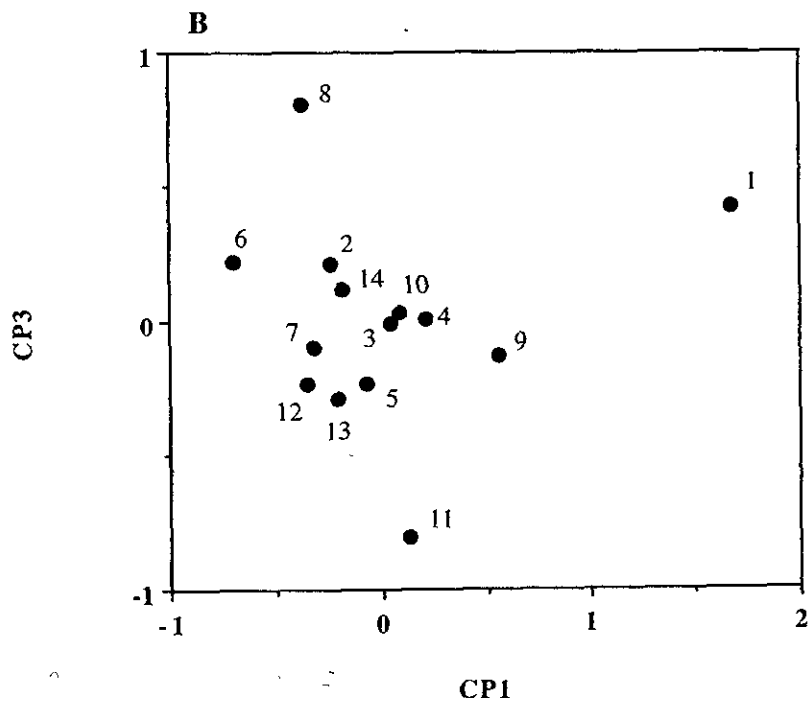
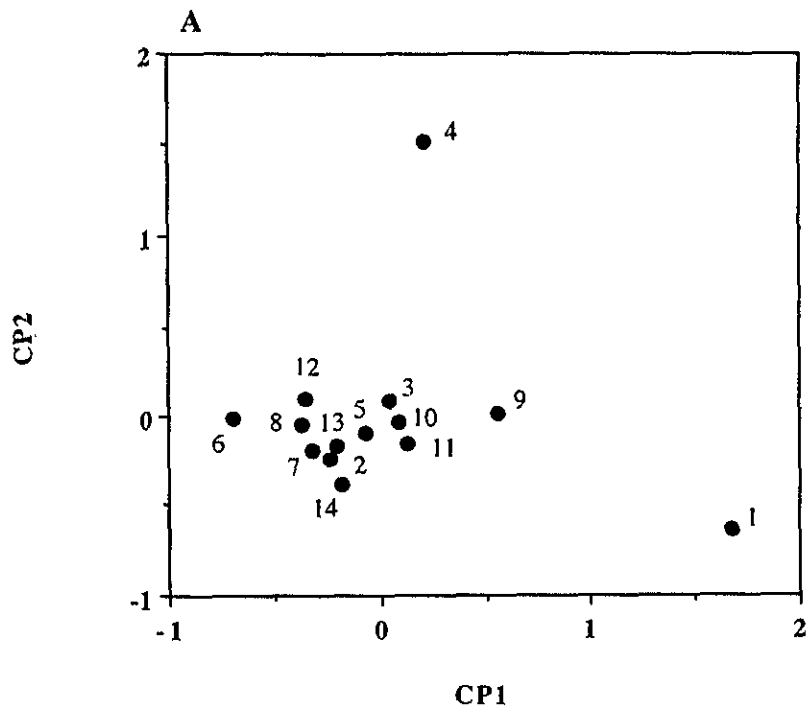


Table 1. Seed weight, ubication and climatic conditions for the 14 populations of *Capsicum annuum* studied in Mexico.

Population	Seed weight (mg)	Latitude (North)	Longitud (West)	Altitude (masl)	Annual Mean Precipitation (cm)	Annual Mean Temperature ($^{\circ}$ C)	Mean Temperature in July ($^{\circ}$ C)
1- Pajaritos	2.217	26 $^{\circ}$ 41'	108 $^{\circ}$ 33'	200	705.1	25.5	29.2
2- Buyubampo	2.078	26 $^{\circ}$ 37'	108 $^{\circ}$ 36'	195	709.2	24.4	30.1
2- Yecorato	2.499	26 $^{\circ}$ 29'	108 $^{\circ}$ 15'	390	779.7	24.7	30.3
4- Tehuecos	2.714	26 $^{\circ}$ 20'	108 $^{\circ}$ 45'	50	605.2	24.8	31.3
5- Texcalama	3.557	25 $^{\circ}$ 43'	108 $^{\circ}$ 03'	380	883.7	24.4	29.3
6- Compeal	2.401	24 $^{\circ}$ 57'	107 $^{\circ}$ 21'	160	727.6	25.1	30.2
7- Aguas Blancas	2.107	24 $^{\circ}$ 54'	107 $^{\circ}$ 19'	80	671.4	24.9	29.2
8- Alcoyonqui	2.082	24 $^{\circ}$ 43'	107 $^{\circ}$ 12'	85	846.6	24.5	29.4
9- Chapeteadó	2.838	24 $^{\circ}$ 29'	107 $^{\circ}$ 26'	3	437.4	25.3	30.2
10- Tabalá	2.412	24 $^{\circ}$ 24'	107 $^{\circ}$ 05'	50	958.4	24.3	28
11- Dimas	3.181	23 $^{\circ}$ 42'	106 $^{\circ}$ 47'	25	861.2	25.2	28.9
12- Concordia	2.701	23 $^{\circ}$ 17'	106 $^{\circ}$ 05'	22	830	24.5	29.0
13- Otates	2.153	23 $^{\circ}$ 02'	105 $^{\circ}$ 55'	120	842.8	25.4	29.0
14- Walamo	2.591	22 $^{\circ}$ 57'	105 $^{\circ}$ 45'	150	922.3	25.5	29.2

Dr. C. Vazquez-Yanes
Instituto De Ecologia
UNAM
Apdo. Postal 70-275
Mexico 04510
Mexico

Date: 23 February 1999

Tel.no. (direct): (0)78 6392.546
E-mail address : Naomi.Roest@WKAP.NL

Our ref.: VEGE11192 A1AUT1 820696
Differentiation in seed germination among populations of
Capsicum annuum along a latitudinal gradient in Mexico
HERNANDEZ-VERDUGO/OYAMA/VAZQUEZ-YANES

Dear Dr. Vazquez-Yanes,

Your manuscript has been received in good order and will be considered for publication in Plant Ecology

You are kindly requested to complete the enclosed 'Consent to Publish & Transfer of Copyright' form and return it to us at your earliest convenience. In the event that your manuscript is NOT accepted for publication, the signed form will be returned to you.

We will contact you again as soon as a final decision has been reached by the Editorial Board.

Please remember to quote the manuscript number VEGE11192 in all future correspondence.

Thank you for your interest in our journal.

Sincerely yours,
Kluwer Academic Publishers



Naomi M. Roest/Agnes van Vliet
Editorial Office VEGE

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

CAPÍTULO 5.

**ESTRUCTURA Y DIFERENCIACIÓN GENÉTICA DE
POBLACIONES SILVESTRES Y DOMESTICADAS DE
CAPSICUM ANNUUM DE MÉXICO.**

Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* from Mexico

S. HERNÁNDEZ-VERDUGO, R. LUNA-REYES and K. OYAMA

Key words: *Capsicum annuum*, population genetic structure, genetic differentiation, domestication.

Abstract: Genetic variation and structure of ten wild, three domesticated and one semidomesticated populations of pepper (*Capsicum annuum*) from northwest Mexico were estimated to know if the domestication process has reduced the genetic variation of the modern cultivars of this species. Estimates were based on 13 loci belonging to nine isozyme systems. Wild populations were sampled in different habitats along a latitudinal gradient measuring about 500 Km. All populations showed high genetic variation (wild: $A = 2.72$; $P = 90.76\%$; $He = 0.445$) (domesticated: $A = 2.60$; $P = 84.60$; $He = 0.408$) (semidomesticated: $A = 2.50$; $P = 92.3$; $He = 0.465$), denoting little genetic erosion in modern cultivars of pepper. Genetic diversity (by Nei's method) showed that most genetic variation is found within, rather than among populations. However, genetic differentiation is greater among cultivated ($G_{ST} = 0.167$), than among wild ($G_{ST} = 0.056$) populations. Wild populations had an average Nei's genetic identity (I) of 0.952, indicating little differentiation and large gene flow value ($Nm = 4.21$) among these populations. Average genetic identities among wild and domesticated populations was of $I = 0.818$, revealing that the domestication process has modified the genetic composition of commercial varieties of pepper. These changes in genetic composition among commercial varieties seem to have occurred along different directions, as indicated by the average value of I among these populations of 0.817. The high levels of diversity found in wild populations of *C. annuum*—including the genetical variation reported here, previously studied variation in morphology, physiology of seed germination, and resistance to the "Pepper Huasteco Virus"— suggest that the wild relatives of cultivated peppers are a valuable genetic resource which must be conserved.

The capability of a species for evolutionary change will depend on the amount of genetic variation it presents, and on how this variation is allocated among and within populations. The non-random distribution of genetic variation in conspecific populations is known as the genetic structure of these populations. The population genetic structure is determined by factors such as mutation rate, random genetic drift, natural selection and gene flow (WRIGHT 1949, 1951), and by ecological factors including the species' life history, mating system, geographic distribution and dispersion mechanisms (HAMRICK & al. 1979, LOVELESS & HAMRICK 1984, HAMRICK & GODT 1990).

During their process of domestication, cultivated plant species are dispersed beyond their centers of origin and are obliged to adapt to different ecological settings (HARLAN 1992). Likewise, populations of cultivated plants are subjected to strong selective pressures (DOGGET & MAJISU 1968) which result in modifications of their natural mating systems and mechanisms for dispersal (PICKERSGILL 1969), as well as in changes in their morphology, their physiology (HARLAN & al. 1973, PICKERSGILL & al. 1979, LADIZINSKY 1985), and in their genetic composition and structure (DOEBLEY 1989).

All these changes cause cultivated populations to differentiate respect to their wild progenitors and their closest relatives. Changes in morphology are more perceptible in the characteristics of parts which are of human interest due to their usefulness; such as the size, color and form of fruits (PICKERSGILL & al. 1979), or the number and size of seeds (HARLAN 1992).

In the case of seed-propagated plants, the physiological characteristics which have been most modified by artificial selection are the loss of natural mechanisms for dispersal, and the loss or decrease of seed dormancy (LADIZINSKY 1985).

In general, the populations of the wild relatives of cultivated plants maintain high levels of genetic variation (KAHLER & ALLARD 1981, ELLSTRAND & MARSHALL 1985, DOEBLEY 1989). The genetic variation of the populations of cultivated plants, compared to that of their wild progenitors, is more frequently found among, rather than within

populations (DOEBLEY 1989). The comparison of levels of allozyme variation between wild and cultivated populations of approximately 21 different species indicated that, with the exception of cultivated *Cucurbita pepo* and its putative wild relative *C. texana* (DEKER & WILSON 1987), cultivated populations have less genetic variation than their respective wild counterparts (DOEBLEY 1989).

The genus *Capsicum* (Solanaceae) originated in South America (HUNZINKER 1979) and it includes nearly 30 species, ranging from southern United States of America (USA) to northern Argentina (ESHBAUGH 1980, PICKERSGILL 1984). The species of the genus which have been domesticated are *C. annuum*, *C. frutescens*, *C. chinense*, *C. baccatum* and *C. pubescens* (PICKERSGILL 1984). *Capsicum annuum* is the cultivated species with most economic importance, both worldwide and in Mexico, where it was putatively domesticated (PICKERSGILL 1971, 1984). This species is also the pepper with more variation in size, form and color of its fruits. Some of the most important types are, among others, the pungent “serranos” and “jalapeños”, and the sweet “morrones” or “bell peppers”.

Studies of isozymes in the genus *Capsicum* have shown that domesticated species and their close relatives maintain low levels of genetic variation (MCLEOD & al. 1983, LOAIZA-FIGUEROA & al. 1989). Nevertheless, these results were based on a small number of individuals from each accession studied, thus it is possible that the genetic variation present in populations of these species was underestimated. The first step towards the conservation, use, and management of the genetic resources present in wild relatives of cultivated plants, is to know the genetic variation they contain and the pattern of distribution of such variation (VIDA 1994).

Genetic resources present in wild relatives of cultivated plant species represent a gene reservoir which may be utilized in the breeding of commercial varieties, and in the solution of agricultural problems such as by conferring pest and disease resistance, or increasing quality and yield (WATSON 1970, HARLAN 1976, STALKER 1980, HAWKES 1983, BURDON & JAROSZ 1988).

A study of the resistance to the PHV geminivirus (“Pepper Huasteco Virus”) of

wild populations of *C. annuum* from northwest Mexico revealed high levels of variation, and two populations with high resistance to the virus were detected (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al. in preparation). Plants from these populations also exhibited high levels of morphological variation in characteristics such as tallness and width of plants, length and width of leaves, length and width of fruits, number and weight of seeds per fruit, and others (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al. 1998a). Additionally, these same populations showed high variation in their responses to germination factors, differing from seeds of cultivated populations in having dormancy mechanisms, which was evidenced by their inability to germinate in the dark (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al. 1998a).

The present isozyme survey attempts to know the genetic structure and differentiation of wild and cultivated populations of *C. annuum*, aiming at the management and conservation of the genetic resources present in wild pepper populations. The objectives of this study are: 1) to assess genetic variation of wild, semidomesticated and domesticated populations; 2) to compare the levels of genetic variation present in naturally-grown, wild populations of *C. annuum* with previous results derived from agronomic accessions of this species (MCLEOD & al. 1983, LOAIZA-FIGUEROA & al. 1989); 3) to address the question of knowing if the domestication process has eroded the level of genetic variation of the cultivated populations of *C. annuum*; 4) to describe the distribution of genetic variation within and among populations of wild, semidomesticated and domesticated populations of *C. annuum*; 5) to assess the amount of population differentiation between wild, semidomesticated and domesticated populations of this species; 6) to make estimates of the amount of gene flow between wild populations of *C. annuum*.

Materials and methods

Plant material and collection sites. *Capsicum annuum* plants are perennial, erect or climbing herbs (D' ARCY & ESHBAUGH 1974) up to 4 m tall (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al., unpublished). Generally, it bears a single white flower per node; the calyx may have rudimentary indentations or these be absent. Its fruits are small, erect, deciduous, red and

pungent (D' ARCY & ESHBAUGH 1974), and these are eaten and dispersed by birds (LABORDE & POZO-CAMPODÓNICO 1982. POZO-CAMPODÓNICO & al. 1991, VÁZQUEZ-DÁVILA 1996).

Wild populations of *C. annuum* are found throughout Mexico. They may be found in undisturbed sites of low deciduous tropical forests, in orchards, in pasture grasslands, and along roads (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al. 1998b). These localities rarely exceed 1000 m above sea level (D' ARCY & ESHBAUGH 1974).

Samples were collected in northwest Mexico from ten wild, three domesticated, and one semidomesticated populations. Wild populations are located in northwest Mexico along a latitudinal gradient measuring about 500 Km, from 108° 33' N to 105° 55' N, at altitudes ranging from 3 to 390 m above sea level (masl) (Table 1). The nearest collection sites of wild populations (ABL and ALC) were 24.4 Km apart; the most distant (PAJ and OTA) were 476.8 Km apart. The semidomesticated population (FUE) was collected in a home garden in the town of El Fuerte, Sinaloa, Mexico. Cultivated samples belong to the pungent types "serrano" (PON) and "jalapeño" (BJA), and to a sweet pepper, "morrón" or "bell pepper" (CBA), which was collected in a field measuring over 100 Ha. The average number of plants sampled per wild population was 47.2, with a range of 35-60. Forty plants were sampled in each cultivated population studied, and 12 plants were screened from the single semidomesticated population. In every population studied, 9-15 leaves were collected per individual to be used for electrophoresis. Leaf samples were transported to the laboratory in liquid nitrogen at a temperature of -196°C , and were stored in an ultrafreezer at -80°C until electrophoresis.

Protein electrophoresis. Leaf samples of all plants screened were ground in extraction buffer, which was prepared with three parts YO buffer (YEH & MALLEY 1980) and one part Veg II buffer (CHELIAK & PITEL 1984). The resulting grindate was absorbed in wicks of filter paper (Whatman No. 17), which were inserted in horizontal starch (Sigma, S4501) gels. Starch gels had a concentration of 11.5 % for maize system C (STUBER & al. 1988), 12.0 % for maize system D (STUBER & al. 1988), and 12.5 % for the PP system of

MITTON & al. (1979). Nine enzymes resolved in these three gel systems. The electrode buffer of maize system C was prepared with 0.19 M boric acid, 0.04 M lithium hydroxide, and the pH was adjusted to 8.3; the gel buffer for this system was prepared mixing one part electrode buffer with nine parts of a 0.05 M Trizma Base and 0.007 M citric acid buffer, adjusting the pH to 8.3. Electrode buffer of the maize system D was made with 0.065 M L-histidine and 0.007 M citric acid, the pH adjusted to 6.5; the gel system was prepared diluting the electrode buffer with distilled water in a proportion of 1:4. The electrode buffer of the PP system contained 0.031 M sodium hydroxide and 0.295 M boric acid with the pH adjusted to 7.5; the gel buffer had 0.015 M tris and 0.295 citric acid, pH 7.5. Maize system C resolved glutamate oxaloacetate transaminase (*Got*, E.C.2.6.1.1), peroxidase (*Apx y Cpx*, E.C.1.1.1.7), malic enzyme (*Me*, E.C.1.1.1.40), and phosphoglucoseisomerase (*Pgi*, E.C.5.3.1.9). Maize system D resolved isocitrate dehydrogenase (*Idh*, E.C.1.1.1.42); malate dehydrogenase (*Mdh*, E.C.1.1.1.37), and 6-phosphogluconate isomerase (*6-Pgd*, E.C.1.1.1.44). System PP resolved acid phosphatase (*AcpH*, E.C.3.1.3.2) and menadione reductase (*Mnr*, E.C.1.6.9.2).

Statistic analyses. The level of genetic variation in all populations studied was assessed using the program BIOSYS-1 (SWOFFORD & SELANDER 1981). Estimates were computed of the average number of alleles per locus (A), the proportion of polymorphic loci (P), the average observed heterozygosity (H_o), and the average expected heterozygosity (H_e) under Hardy-Weinberg equilibrium. A chi-square test was made to test for statistical significance of the deviations between observed and expected gene frequencies under Hardy-Weinberg equilibrium. The fixation index (F) (WRIGHT 1921) was estimated for each polymorphic loci and population, which measures the decrease in number of heterozygous plants due to non-random mating between individuals. The significance of the differences from zero of F values was tested by $X^2 = NF^2(k - 1)$, with $df = [k(k - 1)]/2$, where N = sample size, and k = number of alleles per locus (LI & HORVITZ 1953).

Genetic diversity, defined as the frequency of heterozygous individuals that is expected under Hardy-Weinberg equilibrium, was divided within and among population

levels (NEI 1973, 1987). Total (H_T), within population (H_S), and between population (D_{ST}) genetic diversity, and the genetic differentiation coefficient (G_{ST}) are related by: $H_T = H_S + D_{ST}$ y $G_{ST} = D_{ST} / H_T$.

Wright's F -statistics, F_{IS} , F_{IT} and F_{ST} (WRIGHT 1951), were estimated following WEIR & COCKERHAM's (1984) method. These F -statistics relate by: $1 - F_{IT} = (1 - F_{IS}) (1 - F_{ST})$. F_{IS} and F_{IT} are the correlations between allele pairing in an individual, relative to, respectively, the subpopulations, and the total population. Both indexes measure the reduction in the number of heterozygous individuals within subpopulations and in the total population, which is due to non-random matings between individuals. F_{ST} measures the correlation between two alleles picked at random from each population, and it assesses the amount of population differentiation. F_{IS} y F_{IT} may have negative values, while F_{ST} is always positive (WRIGHT 1951). Mean values of F -statistics and their variances were estimated by jackknifing over populations, and a summary value for each one was estimated by jackknifing over all loci. Significance of the difference from 0 of the "jackknifed" means was assessed by a t test. The 95% confidence intervals (CI) for the summary F -statistic values were estimated by the bootstrap procedure with 1000 iterations (WEIR 1990).

Indirect estimates of the amount of gene flow between wild populations were made from G_{ST} values (NEI 1973, 1987) by the formula: $Nm = (1 / G_{ST} - 1) / 4$ (WRIGHT 1951), where Nm is the number of migrants per generation. Nei's method was used to estimate Wright's F_{ST} values, because computer simulations (SLATKIN & BARTON 1989) have shown that this method is less biased than that of WEIR & COCKERHAM (1984). Average genetic identities and distances (NEI 1972) were estimated for all pairwise-comparisons of subpopulations, and a dendrogram was made from this values by the unweighed pair group method with arithmetic averaging (UPGMA) (SNEATH & SOKAL 1973).

Results

Thirteen polymorphic loci from ten enzyme were analyzed in all populations of *C. annuum*: *AcpH-2*, *Apx-1*, *Apx-2*, *Cpx-1*, *Cpx-2*, *Got-1*, *Idh-2*, *Mdh-2*, *Mdh-3*, *Mdh-4*, *Mnr-1*, *inrd-2*, and *Pgi-1*. The loci *Cpx-1* and *Cpx-2* were monomorphic in one cultivated population (CBA), while locus *Mdh-3* was fixed in all populations studied. Nine additional loci did not consistently resolve in all populations and were not analyzed.

Genetic variation. A total of 36 alleles were recorded in the 13 loci of the nine enzyme analyzed in the wild populations; 38 alleles in the cultivated populations; and, 34 in the semidomesticated population. More alleles were found in cultivated populations, which was due to the exclusive alleles these populations do not share with the other populations (Appendix).

The average number of alleles per locus (A) in studied populations of *C. annuum* was 2.7, ranging from 2.5 to 2.8 in the wild, and from 2.6 to 2.8 in cultivated populations. The average number of polymorphic loci (P) was 90.7 in wild, and 84.6 in cultivated populations, ranging, respectively, from 84.6 to 92.3, and from 76.9 to 92.3. Average observed (H_o) and expected heterozygosity (H_e) was 0.296 (0.234-0.336), and 0.445 (0.385-0.494) for wild; and of 0.254 (0.199-0.315), and 0.408 (0.351-0.466) for cultivated populations (Table 2). In all populations, H_e exceeded H_o , which indicates a deficiency of heterozygous individuals. The semidomesticated population (FUE) had an average of 2.5 alleles per locus, 92.2% of the loci were polymorphic, and estimates of H_o and H_e were respectively of 0.245 and 0.461 (Table 2).

Fixation indexes. The fixation index (F) measures the proportional reduction of heterozygosity in a population, in relation with that expected under Hardy-Weinberg equilibrium. Values of F which do not significantly differ from zero indicate that the population is in Hardy-Weinberg equilibrium at that loci, i.e., that mating among individuals is occurring at random. Values of F which are significantly larger than zero indicate heterozygous deficiency, and those significantly smaller than zero, heterozygous excess. Out of 119 estimates of F made for the 12 polymorphic loci recorded in the wild

populations, 63 (52.9%) were positive and significantly different from zero, suggesting an excess of homozygous individuals (Table 3), and one (*Acph-2*), negative and significantly different from zero in population YEC, in which $H_e = 13.679$ and $H_o = 20$ ($F = 12.965$; $P < 0.01$) (Table 3). Of the 34 estimates of F made from the cultivated populations, 19 (55.8%) were positive and significantly different from zero, pointing to an excess of homozygous individuals in these populations. However, all negative estimates were not significantly different from zero (Table 3). Out of the 12 estimates of F made from the semidomesticated population (FUE), 5 (45.8%) were positive and significant, suggesting an excess of homozygous individuals in those loci. All negative estimates of F for this population were not significantly different from zero (Table 3).

Population differentiation. The observed total genetic diversity was high in the wild ($H_T = 0.500$), and cultivated ($H_T = 0.526$) populations of *C. annuum* studied (Table 4). The largest value of H_T recorded in wild populations was 0.681, for the *Cpx-2* locus, the smallest, 0.291, for *Mdh-4*. In cultivated populations, the largest estimates of H_T corresponded to the *Got-1* ($H_T = 0.605$) and the *Cpx-2* ($H_T = 0.603$) loci, the smallest being that for locus *6-Pgd-2* ($H_T = 0.318$) (Table 4).

Most genetic diversity was found within populations, both in the wild ($H_S = 0.474$) and in the cultivated ($H_S = 0.434$) populations. In the wild populations, the largest estimate of H_S was recorded for locus *Cpx-2* ($H_S = 0.656$), and the smallest in *Mdh-4* ($H_S = 0.227$). In contrast, in the cultivated population the smallest value of H_S was recorded in the locus *Cpx-2* ($H_S = 0.241$), and the largest in the locus *Acph-2* ($H_S = 0.533$) (Table 4).

Between population diversity (D_{ST}) was smaller among wild ($D_{ST} = 0.027$), than among cultivated ($D_{ST} = 0.093$) populations (Table 4). In wild populations, the estimates of genetic diversity within populations (H_S) were higher for all loci than those for genetic diversity among populations (D_{ST}), while in cultivated populations the locus *Cpx-2* had a larger value of D_{ST} (0.362), than of H_S (0.241).

The estimated coefficient of genetic differentiation was also smaller in wild ($G_{ST} = 0.056$) than in cultivated populations ($G_{ST} = 0.167$) (Table 4). Among wild populations,

about 6 % of the genetic variation was found between populations, and the remaining 94 %, within populations. In cultivated populations 17 % of the genetic variation was observed among, and 83 % within populations. Estimates of Wright's F_{ST} agree with Nei's measurements of total (D_{ST}) and relative (G_{ST}) genetic differentiation, suggesting that most genetic variation of the populations of *C. annuum* studied is allocated within, rather than between populations (Table 5). Estimates of F_{ST} were quite small, but for most loci (except *Got-1*) these were significantly different from zero ($P > 0.05$) (Table 5). The summary value for all loci of F_{ST} was 0.036, indicating that 3.6 % of the total variance in allelic frequencies is due to genetic differences among populations. Estimates of F_{IS} were significantly different from zero in 11 loci, revealing a deficiency in heterozygous individuals, while that for the loci *Acph-2* did not significantly differ from zero. Average across loci values of F_{ST} and F_{IS} estimated were highly significant ($P < 0.001$), and their corresponding CI values did not overlap with zero. Cultivated populations registered much higher estimates of F_{ST} than wild populations, but these estimates were not significant, except those for loci *Idh-2* and *Mdh-4* which were significant at $P < 0.05$. The average for all polymorphic loci summary estimate of F_{ST} was 0.210, i.e., 21 % of the total variance was due to genetic differences between populations. Four of the loci for which estimates of F_{IS} were recorded in cultivated populations were significantly greater than zero (*Cpx-1*, *Mdh-2*, *Mnr-1* and *Pgi*), indicating an excess of homozygous individuals was observed, while for loci *Apx-1* and *Cpx-2* a slight, but not significant, excess of heterozygous individuals was measured. The average for all polymorphic loci summary estimates of F_{ST} and F_{IS} were significant ($P < 0.05$), having CI which did not overlap with zero. These results suggest that the wild populations of *C. annuum* studied have higher levels of homozygous excess and of genetic differentiation than the screened cultivated populations.

NEI's (1972) genetic identities (I), estimated for the allelic frequencies of all loci, and for all 91 pairwise-comparisons (Table 6) were used to build an UPGMA dendrogram, in which wild, cultivated, and semidomesticated populations are clearly resolved (Fig. 1). Wild populations displayed high values of genetic identity (average $I = 0.952$, ranging from 0.917

to 0.983), splitting from cultivated populations at an average level of $I = 0.818$, and from the semidomesticated population (FUE), at an average level of $I = 0.921$. In contrast, cultivated populations had low levels of similarity among them (average $I = 0.817$, ranging from 0.709 to 0.833), and did not cluster together but nest independently from each other. Indirect estimates of gene flow (Nm) calculated from G_{ST} (NEI 1973) values was 4.21 for the wild populations, suggesting high levels of allele exchange among these. No correlation was found between genetic identities and geographical distances ($r = 0.126$; $P = 0.411$).

Discussion

The studied wild and domesticated populations of *C. annuum* from northwest Mexico maintain high levels of genetic variation, a finding that contrasts with previous reports for other species of *Capsicum*, including *C. annuum* (MCLEOD & al. 1983. LOAIZA-FIGUEROA & al. 1989). Moreover, the levels of genetic variation in wild and domesticated populations of *C. annuum* recorded here were also high in comparison with the genetic diversity reported for other species of cultivated plants and of their closest wild relatives (DOEBLEY 1989). The high genetic variation observed in the cultivated populations of *C. annuum* studied here may be due to the provenance of the seeds studied, which came from commercial hybrids produced by USA plant breeding companies.

Observed estimates of $P = 90.8$ in wild; and $P = 84.6$ in cultivated populations, were higher than those previously known for wild ($P = 30.7$) and cultivated ($P = 26.9$) populations of *C. annuum* (MCLEOD & al. 1983); and were also larger than the values reported for other cultivated plant species and for their wild counterparts (wild, $P = 32.0$; cultivated, $P = 25.5$) (DOEBLEY 1989). The estimates of $A = 2.7$ for wild, and $A = 2.6$ for cultivated populations of *C. annuum*, are larger than the previously reported values for this same species (wild, $A = 1.5$; cultivated, $A = 1.4$) (MCLEOD & al. 1983). They are also slightly larger than those reported for other cultivated ($A = 2.5$) plant species and their closest wild relatives ($A = 2.2$) (DOEBLEY 1989). Average expected heterozygosity reported here for wild ($He = 0.445$) and cultivated ($He = 0.408$) populations of *C. annuum*

is much higher than that previously reported for wild ($He = 0.012$) and cultivated ($He = 0.003$) populations of this same species (MCLEOD & al. 1983) and also higher than the reported average estimates for 28 species of cultivated ($He = 0.117$) and their closest wild-relative ($He = 0.093$) plant populations (DOEBLEY 1989). Similarly, the expected heterozygosity under Hardy-Weinberg equilibrium within the wild ($H_S = 0.474$), and cultivated ($H_S = 0.434$) populations of *C. annuum* studied here, were larger than the reported average estimates for the five species of cultivated peppers of $H_S = 0.012$ for cultivated, and $H_S = 0.025$ for their closest wild-relatives (LOAIZA-FIGUEROA & al. 1989).

The low level of genetic diversity found in wild and cultivated populations of *C. annuum* by MCLEOD & al. (1983), and by LOAIZA-FIGUEROA & al. (1989) may have been caused by a sampling bias. These authors studied plants from accessions derived from one or a few mother-plants, occasionally even from a single fruit, which will result in an underestimation of the genetic diversity represented in a species. Additionally, the analysis of inbred plants, which are derived from matings among related individuals, will cause that the proportion of homozygous individuals recorded will be higher, at the expense of a reduction in the observed number of heterozygous plants.

The level of genetic diversity of a wild plant species has been related with its life form, geographic range, mating system, seed-dispersal mechanisms, and with other ecological factors (HAMRICK & al. 1979, LOVELESS & HAMRICK 1984, HAMRICK & GODT 1990). It has been established that perennial, herbaceous plant species which have a broad geographic range, a mixed mating system, are pollinated by wind, and have seeds which are ingested and dispersed by animals, have high levels of allozyme variation (HAMRICK & GODT 1990). Accordingly, since *C. annuum* is a herbaceous, perennial plant species, which has a broad geographic distribution, is cross-pollinated (PICKERSGILL 1969), and has fruits which are dispersed by birds (LABORDE & POZO-CAMPODÓNICO 1982, POZO-CAMPODÓNICO & al. 1991, VÁZQUEZ-DÁVILA 1996), it is possible that this combination of characteristics may be responsible for the high levels of genetic variation observed in the wild populations of the species studied here.

As noticed above, most genetic variation observed in the wild and cultivated populations of *C. annuum* studied here was allocated within populations. However, estimated genetic differentiation was larger among cultivated than among wild populations. In cultivated populations, 16.7 % of the total genetic variation detected was allocated between populations ($G_{ST} = 0.167$), while in wild populations, this same proportion was of 5.6 % ($G_{ST} = 0.056$). This means that, despite that similar levels of genetic variation were found in wild and in cultivated populations of *C. annuum*, the domestication process has had an effect in the allocation of such variation among the different types of cultivated peppers.

Observed levels of genetic differentiation in wild ($G_{ST} = 0.056$) and cultivated ($G_{ST} = 0.167$) populations of *C. annuum* are smaller than the reported average for other 406 plant species (HAMRICK & GODT 1990), These estimates are also smaller than the average values reported for cultivated plant species ($G_{ST} = 0.370$) and for their wild closest relatives ($G_{ST} = 0.495$) (DOEBLEY 1989). The estimates of G_{ST} presented here are also much smaller than the values previously reported for the five cultivated species of *Capsicum* ($G_{ST} = 0.909$) and for the wild relatives of these species ($G_{ST} = 0.903$) (LOAIZA-FIGUEROA & al. 1989). The high level of genetic differentiation found by LOAIZA-FIGUEROA & al. (1989) may obey to the fact that these researchers pooled together individuals of all five cultivated species of *Capsicum* and of their wild relatives, in the categories of wild and cultivated. By this procedure, total diversity estimates appear to be greater (wild, $H_T = 0.282$; cultivated, $H_T = 0.176$); likewise, the analysis of plants from a single mother-plant underestimates the genetic variation found within populations (wild, $H_S = 0.025$; cultivated, $H_S = 0.012$). Given the relations: $D_{ST} = H_T - H_S$, and, $G_{ST} = D_{ST} / H_T$, an increase in total genetic diversity, H_T , together with a decrease in within-population genetic diversity, H_S , there will be an increase in the total, D_{ST} , and in the relative, G_{ST} , genetic differentiation between populations.

The estimated average NEI's (1972) genetic identity of $I = 0.952$ for wild samples is reinforcing the relatively low level of differentiation that exists among these populations. Theoretical studies have established that, for neutral alleles, small amounts of gene flow

($Nm > 1$) are enough to restrain population differentiation (WRIGHT 1943, 1951, SLATKIN & MARUYAMA 1975, SLATKIN & BARTON 1989).

The estimated level of gene flow in wild populations of 4.21 average migrants per generation ($Nm = 4.21$), would be large enough to hinder population differentiation. The estimated average $I = 0.818$ between wild and cultivated populations is evidencing changes produced by the domestication process in the genetic composition of modern pepper cultivars. The value obtained from domesticated populations of average $I = 0.817$ (0.709 - 0.833) is indicating that these changes brought about by modern breeding have occurred in different directions.

The high genetic variation found in populations of *C. annuum* from northwest Mexico is very similar to that previously observed in five of the populations studied here using 22 isozyme loci (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al. 1988a). Also these same populations have been shown to have high levels of diversity, both morphological and in the physiology of seed germination (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al. 1988a, in preparation). In addition, two of the populations included in the present analysis were found to be resistant to the geminivirus PHV, a pathogen for which none of the available commercial varieties has resistance (HERNÁNDEZ-VERDUGO & al., in preparation). Thus, the conclusion may be that the wild relatives of cultivated *C. annuum* are a valuable genetic resource which needs to be conserved.

References

- ANÓNIMO, 1990: Chile serrano.- Publicado por la Coordinación General de Abasto y Distribución del D.D.F., Servicio Nacional de Información de Mercados y el Banco Nacional del Pequeño Comercio. Mexico City
- BURDON, J. J., JAROSZ, A. M., 1989: Wild relatives as source of disease resistance.- In BROWN, A. D. H., FRANKEL, O. H., MARSHALL, D. R., WILLIAMS, J. T., (Eds): The use the plant genetic resources, pp. 280-296.- Cambridge: Cambridge University Press.
- CHELIAK, W. M., PITEL, J. A., 1984: Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. - Information Report PI-X-42. Berkeley: Petawa National Forestry Institute.
- D' ARCY, W. G., ESHBAUGH, W. H., 1974: New world peppers (*Capsicum-Solanaceae*) north of Colombia. – *Baileya* **19**: 93-103.
- DOEBLEY, J., 1989: Isozymic evidence and evolution of crop plants. – In SOLTIS, E. D., SOLTIS, P. M., (Eds): Isozymes in plant biology, pp. 165-191. – Portland, Oregon: Dioscorides.
- DOGGETT, H., MAJISU, B. N., 1968: Disruptive selection in crop development. – *Heredity* **23**: 1-23.
- ELLSTRAND, N. C., MARSHALL D. L., 1985: The impact of domestication on distribution of allozyme variation within and among cultivars of radish, *Raphanus sativus* L. – *Theor. Appl. Genet.* **69**: 393-398.
- ESHBAUGH, W. H., 1980: The taxonomy of the genus *Capsicum* (*Solanaceae*). *Phytologia* **47**: 153-156
- HAMRICK, J. L., GODT, M. J. W., 1990: Allozyme diversity in plant species. In BROWN, A. H. D., CLEGG, M. T., KAHLER, A. L., WEIR, B. S., (Eds): Plant population genetics, breeding, and genetics resources, pp. 43-63. – Sunderland, MA: Sinauer.
- LINHART, Y. B., MITTON, J. B., 1979: Relationships between life history characteristics

- and electrophoretically detectable genetic variation in plants. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 173-200.
- HARLAN, R. J., 1976: Genetics resources in the wild relatives of crops. – *Crop Sci.* **16**: 329-336.
- 1992: *Crops and man* (Second edition): Madison, Wisconsin, USA: American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc.
- de WET, J. M. J., STUART DAVIS, M., 1973: Comparative evolution in cereals. *Evolution* **27**: 311-325.
- HEISER, C. B., PICKERSGILL, B., 1975: Names for bird peppers (*Capsicum-Solanaceae*). – *Baileya* **19**: 151-156.
- HERNÁNDEZ-VERDUGO, S., GUEVARA-GÓNZALEZ, R. G., RIVERA-BUSTAMANTE, R. F., VÁZQUEZ-YANES, C., OYAMA, K., 1998a: Los parientes silvestres del Chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos.- *Bol. Soc. Bot. México* **62**: 171-181.
- DÁVILA, S., OYAMA, K., 1989b: Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. – *Bol. Soc. Bot. México* **63** (in press).
- HUNZIKER, A. T., 1979: South American Solanaceae: a synoptic survey. – In HAWKES, J. K., LESTER, R. N., SKELDING, A. D., (Eds): *Biology and taxonomy of Solanaceae*, pp. 49-85. – New York: Academic Press.
- KAHLER, A. L., ALLARD, R. W., 1981: Worldwide patterns of genetic variation among four esterase loci in barley (*Hordeum vulgare* L.). – *Theor. Appl. Genet.* **59**: 101-111.
- LI, C. C., HORVITZ, D. C., 1953: Some methods of estimating the inbreeding coefficient. – *Am. J. Hum. Gen.* **5**: 107-117.
- LABORDE, C. J. A., POZO-CAMPODÓNICO, O., 1982: Presente y pasado del Chile en México. – *Publicación Especial Num. 85. SARH-INIA. Mexico City.*
- LOAIZA-FIGUEROA, F., RITLAND, K., LABORDE CANCINO, J. A., TANKSLEY, S. D., 1989: Patterns of genetic variation of genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico.- *Plant Syst. Evol.* **165**: 159-188.

- LOVELESS, M. D., HAMRICK, J. L., 1984: Ecological determinants of genetic structure in plant populations. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 65-95.
- MACNEISH, R. S., 1964: Ancient Mesoamerican civilitation. – *Science* **143**: 531-537.
- 1967: A summary of subsistence. – In BYERS, D., (Ed): *The prehistory of Tehuacán Valley*, Vol 1, pp. 3-13.- Austin: University of Texas.
- MCLEOD, M. J., GUTTMAN, S. I., ESHBAUGH, W. H., RAYLE, R. E., 1983: An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (*Solanaceae*).- *Evolution* **37**: 562-574.
- MITTON, J. B., LINHART, Y. B., STURGEON, K. B., HAMRICK, J. L., 1979: Allozyme polymorphism detected in mature tissue of ponderosa pine. - *J. Hered.* **70**: 86-89.
- NEI, M., 1972: Genetic distance between populations.- *Amer. Nat.* **106**: 283-292.
- 1973: Analysis of gene diversity in subdivided populations. – *Proc. Natl. Acad. Sc. U.S.A.* **70**: 3321-3323.
- 1977: F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. – *Ann. Human Genet.* **41**: 225-233.
- 1987: *Molecular evolutionary genetics*. – New York: Columbia University Press.
- PICKERSGILL, B., 1969: The domestication of peppers. – In UCKO, P. J. DIMBLEY, G. W., (Eds): *The domestication and exploration of plants and animals*, pp. 443-450. – London: Duckwor.
- 1971: Relationships between weedy and cultivated forms in some species of peppers (genus *Capsicum*). – *Evolution* **25**: 683-691.
- 1984: Migration of peppers, *Capsicum* spp. in the Americas.- In STONE, D., (Ed): *Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology*, vol. 6, pp. 105-123. Harvard University Press.
- HEISER, C. B., MCNEILL, J., 1979: Numerical taxonomy studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. – In HAWKES, J. G., LESTER, R. N., SKELDING, A. D., (Eds): *The biology and taxonomy of Solanaceae*, pp. 679-700. New York: Academic Press.

- POZO-CAMPODÓNICO, O., MONTES, H. S., REDONDO, J.E., 1991: Chile (*Capsicum* spp.). – In Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México, pp. 217-238. Sociedad Mexicana de Fitogenética, A. C. Mexico City.
- SLATKIN, M., 1994: Gene flow and population structure.- In REAL, L. A., (Ed): Ecological genetics, pp. 3-17. Princeton, N J: Princeton University Press.
- BARTON, N. H., 1989: A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. – *Evolution* **43**: 1349-1369.
 - MARUYAMA, T., 1975: The influence of gene flow on genetic distance. – *Am. Nat.* **109**: 597-601.
- SNEATH, P. H., SOKAL, R. R., 1973: Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification . San Francisco: Freeman.
- STALKER, H. T., 1980: Utilization of the wild species for crop improvement. – *Adv. Agron.* **33**: 717-724.
- STUBER, C. W., WENDEL, J. M., GOODMAN, M. M., 1988: Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays*). – Technical Bulletin 286. NC: North Caroline State University.
- VÁZQUEZ-DÁVILA, M. A., 1996: El amash y el pistoqué: un ejemplo de la etnoecología de los chontales de Tabasco, México. – *Etnoecológica* **3**: 59-63.
- VIDA, G., 1994: Global issues of genetic diversity. – In LOESCHCKA, V., TOMIUK, J., JAIN, S. K., (Eds): Conservation genetics, pp. 9-19. – Basel: Birkhäuser Verlag.
- WATSON, I. A., 1970: The utilization of wild species in the breeding of cultivated crops resistant to plant pathogens. – In FRANKEL, O. H., BENNET, E., (Eds): Genetic resources in plant – Their exploration and conservation, pp. 441-457. Oxford and Edinburg: Blackwell Scientific Publications.
- WEIR, B. S., 1990: Genetic data analysis. – Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- COCKERHAM, C. C., 1984: Estimating F-statistics for the analysis of population structure. – *Evolution* **38**: 1358-1370.
- WRIGHT, 1921: Systems of mating. – *Genetics* **6**: 111-178.

- 1943: Isolation by distance. – *Genetics* **28**: 114-138.
 - 1949: Population structure in evolution. – *Proc. Am. Phil. Soc.* **93**: 471-478.
 - 1951: The genetics structure of populations. – *Ann. of Eugen.* **15**: 322-354.
- YEH, F. CH. H., MALLEY, D. O., 1980: Enzyme variations in natural populations of Douglas-fir, *Pseudotsuga menziessi* (Mirb.) Franco, from British Columbia. 1. Genetic variation patterns in coastal populations. – *Silvae Genetica* **29**: 83-92.

Table 1. Collection data for the populations of *C. annuum* studied: Locality; abbreviation; sample size; status (wild, semidomesticated, domesticated); latitude (N); longitude (W); and, elevation above sea level (m).

Population	Abbreviation	Sample size	Status	Latitude (N)	Longitude (W)	Elevation (masl)
Pajaritos	PAJ	39	Wild	26° 41'	108° 33'	200
Yecorato	YEC	45	Wild	26° 29'	108° 15'	390
Tehueco	TEH	48	Wild	26° 20'	108° 45'	50
Texcalama	TEX	40	Wild	25° 43'	108° 03'	380
El Reparo	REP	60	Wild	25° 31'	107° 51'	200
Aguas Blancas	ABL	45	Wild	24° 54'	107° 19'	80
Alcoyonqui	ALC	60	Wild	24° 43'	107° 12'	85
Chapeteado	CHP	35	Wild	24° 29'	107° 26'	3
Tabalá	TAB	50	Wild	24° 24'	107° 05'	50
Otates	OTA	50	Wild	23° 02'	105° 55'	120
El Fuerte	FUE	12	Semidomesticated	26° 48'	108° 37'	80
Ponce	PON	40	Domesticated	22° 59'	105° 51'	20
Benito Juárez	BJU	40	Domesticated	26° 48'	109° 00'	10
Campo Bátiz	CBA	40	Domesticated	24° 48'	107° 23'	60

Table 2. Genetic variation parameters estimated for wild, semidomesticated and domesticated populations of *C. annuum* studied: Sample size (*N*); number of alleles per locus (*A*); percentage of polymorphic loci (*P*); observed heterozygosity (*H_o*); and, expected heterozygosity (*H_e*). SE is given in parentheses.

Populations	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>
Wild					
PAJ	36	2.8	92.3	0.309 (± 0.060)	0.406 (± 0.058)
YEC	33	2.7	92.3	0.286 (± 0.060)	0.440 (± 0.054)
TEH	33	2.7	92.3	0.257 (± 0.041)	0.401 (± 0.055)
TEX	23	2.5	84.6	0.234 (± 0.041)	0.385 (± 0.056)
REP	34	2.8	92.3	0.310 (± 0.054)	0.465 (± 0.059)
ABL	37	2.8	92.3	0.336 (± 0.061)	0.494 (± 0.051)
ALC	41	2.8	92.3	0.316 (± 0.044)	0.453 (± 0.045)
CHP	26	2.7	84.6	0.308 (± 0.051)	0.459 (± 0.056)
TAB	34	2.6	92.3	0.288 (± 0.064)	0.463 (± 0.057)
OTA	33	2.8	92.3	0.316 (± 0.059)	0.484 (± 0.052)
Average	33.0	2.72	90.76	0.296	0.445
Semidomesticated					
FUE	10	2.5	92.3	0.245 (± 0.074)	0.461 (± 0.057)
Domesticated					
PON	24	2.8	92.3	0.315 (± 0.066)	0.466 (± 0.052)
BJU	33	2.6	84.6	0.262 (± 0.050)	0.407 (± 0.054)
CBA	33	2.4	76.9	0.199 (± 0.051)	0.351 (± 0.061)
Average	30.0	2.60	84.60	0.259	0.408

Table 3. Fixation indexes (F) for each polymorphic loci estimated for the populations of *C. annuum* studied. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; $P < 0.001$.

Locus	Populations													
	PAJ	YEC	TEH	TEX	REP	ABL	ALC	CHP	TAB	OTA	FUE	PON	BJA	CBA
<i>AcpH-2</i>	-.049	-.490**	-.130	-.097	-.040	-.354	.085	.157	-.300	.136	0.432	-.103	.676***	.760***
<i>Apx-1</i>	-.180	.262	-.057	-	-.111	.000	.595 **	-.050	.607**	.067	1.00***	-.255	-.288	1.000***
<i>Cpx-1</i>	-.086	-.190	.683***	.537*	.496**	-.028	.091	.073	.203	.190	-0.100	.822***	1.000***	-
<i>Cpx-2</i>	-.043	.122	.384*	.291*	.514***	.262	.606***	.754***	.220	.135	1.000***	-.221	-.040	-
<i>Got-1</i>	-.048	.631**	.118	.356	.250	.280	.026	-.097	.666***	.300	-0.416	-.111	.069	-.025
<i>Idh-2</i>	.35*	.878***	.272*	-.159	.697***	.671***	.221	.624**	.758***	.563***	-0.333	.669***	.067	-.185
<i>Mdh-2</i>	.523***	.284*	.232*	.175	-.084	.269	.225	.512**	.078	.506***	0.445	.421*	.388**	.161
<i>Mdh-4</i>	.690***	.544***	-.095	.083	.465***	.448***	.252	.090***	.844***	.921***	0.010	.262	.135	.432**
<i>Me-1</i>	.536*	.677***	.538***	.717***	.672***	.403**	.634**	.384	.387**	.410**	0.525	.674***	-.041	.418**
<i>Mnr-1</i>	.599***	.230*	.693***	.387*	.498***	.397**	.388**	.644***	.472**	-.024	1.000***	.492**	.584***	.687**
<i>6-Pgd-2</i>	.372*	.447**	.423**	.717*	-.059	.924***	-.235	.238	.768**	1.000***	1.000*	.628***	.469**	.071
<i>Pgi-1</i>	.131	.549***	.344**	.651***	.302	.524***	.500***	.155	.433 *	.240	0.645*	.621***	.474***	.761***

Table 4. NEI's (1972) genetic identity for wild and cultivated populations of *C. annuum*.

Locus	Wild				Cultivated			
	H_S	H_T	D_{ST}	G_{ST}	H_S	H_T	D_{ST}	G_{ST}
<i>AcpH-2</i>	0.592	0.609	0.017	0.028	0.533	0.561	0.028	0.050
<i>Apx-1</i>	0.303	0.342	0.034	0.114	0.339	0.555	0.216	0.389
<i>Apx-2</i>	0.403	0.429	0.026	0.061	0.323	0.469	0.146	0.311
<i>Cpx-2</i>	0.656	0.681	0.025	0.037	0.241	0.603	0.362	0.600
<i>Got-1</i>	0.520	0.534	0.014	0.026	0.551	0.605	0.054	0.089
<i>Idh-2</i>	0.510	0.551	0.041	0.074	0.356	0.582	0.226	0.388
<i>Mdh-2</i>	0.500	0.520	0.020	0.040	0.474	0.487	0.023	0.027
<i>Mdh-4</i>	0.277	0.291	0.014	0.048	0.555	0.585	0.030	0.051
<i>Me-1</i>	0.483	0.529	0.046	0.087	0.496	0.508	0.012	0.024
<i>Mnr-1</i>	0.496	0.516	0.020	0.039	0.495	0.508	0.013	0.026
<i>6-Pgd-2</i>	0.373	0.401	0.028	0.070	0.308	0.318	0.010	0.031
<i>Pgi</i>	0.576	0.607	0.031	0.051	0.532	0.540	0.008	0.015
Mean	0.474	0.500	0.027	0.056	0.434	0.526	0.093	0.167

Table 5. F -statistics (means \pm SE) of wild and domesticated *C. annuum* populations. Single locus values were obtained by jackknifing over populations and summary values jackknifing over loci. Significance levels were determined by t-test. Confidence intervals were calculated by bootstrap. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Locus	Wild			Cultivated		
	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
<i>AcpH-2</i>	-0.025 \pm 0.066**	-0.011 \pm 0.060	0.013 \pm 0.012**	0.534 \pm 0.233	0.549 \pm 0.211*	0.045 \pm 0.065
<i>Apx-1</i>	0.174 \pm 0.122***	0.249 \pm 0.104***	0.089 \pm 0.040***	-0.038 \pm 0.323	0.598 \pm 0.629	0.500 \pm 0.391
<i>Cpx-1</i>	0.226 \pm 0.103***	0.267 \pm 0.104***	0.053 \pm 0.032***	0.904 \pm 0.098**	0.928 \pm 0.056**	0.306 \pm 0.345
<i>Cpx-2</i>	0.356 \pm 0.071***	0.369 \pm 0.069***	0.020 \pm 0.018**	-0.291 \pm 0.125	0.476 \pm 0.439	0.555 \pm 0.365
<i>Got-1</i>	0.193 \pm 0.079***	0.193 \pm 0.080***	0.001 \pm 0.007	0.014 \pm 0.040	0.030 \pm 0.105	0.018 \pm 0.116
<i>Idh-2</i>	0.555 \pm 0.084***	0.581 \pm 0.081***	0.059 \pm 0.022***	0.283 \pm 0.278	0.752 \pm 0.207*	0.712 \pm 0.352*
<i>Mdh-2</i>	0.285 \pm 0.067***	0.301 \pm 0.064***	0.023 \pm 0.010***	0.341 \pm 0.077*	0.349 \pm 0.083*	0.012 \pm 0.037
<i>Mdh-4</i>	0.430 \pm 0.104***	0.445 \pm 0.094***	0.030 \pm 0.025**	0.322 \pm 0.128	0.424 \pm 0.114*	0.156 \pm 0.086*
<i>Me-1</i>	0.533 \pm 0.045***	0.569 \pm 0.039***	0.079 \pm 0.031***	0.345 \pm 0.184	0.345 \pm 0.177	0.004 \pm 0.029
<i>Mnr-1</i>	0.402 \pm 0.071***	0.415 \pm 0.076***	0.020 \pm 0.022*	0.629 \pm 0.055**	0.628 \pm 0.044**	0.000 \pm 0.027
<i>6-Pgd-2</i>	0.562 \pm 0.114***	0.575 \pm 0.106***	0.032 \pm 0.028**	0.298 \pm 0.188	0.318 \pm 0.195	0.023 \pm 0.023
<i>Pgi</i>	0.402 \pm 0.051***	0.421 \pm 0.044***	0.033 \pm 0.018***	0.603 \pm 0.091*	0.605 \pm 0.098**	0.014 \pm 0.022
Summary values	0.335 \pm 0.055***	0.359 \pm 0.056***	0.036 \pm 0.008***	0.353 \pm 0.081*	0.490 \pm 0.062**	0.210 \pm 0.074*
95 % CI	0.237 to 0.434	0.259 to 0.457	0.023 to 0.052	0.213 to 0.513	0.373 to 0.610	0.0705 to 0.341

Appendix. Allelic frequencies for the twelve polymorphic loci resolved in populations of *C. annum*. Locus *Mdh-3* was monomorphic in all populations. Sample size is given in parentheses.

Alleles	Populations													
	PAJ	YEC	TEH	TEX	REP	ABL	ALC	CHP	TAB	OTA	FUE	PON	BJU	CBA
<i>AcpH-2</i>	(38)	(27)	(34)	(26)	(28)	(26)	(38)	(31)	(27)	(26)	(9)	(27)	(35)	(39)
1	.487	.593	.485	.327	.464	.327	.395	.425	.333	.462	.500	.056	.129	.038
2	.303	.389	.426	.615	.375	.481	.421	.403	.519	.365	.389	.389	.629	.513
3	.211	.019	.088	.058	.161	.192	.184	.145	.148	.173	.111	.556	.243	.449
<i>Apx-1</i>	(36)	(24)	(37)	(15)	(24)	(25)	(31)	(21)	(22)	(24)	(11)	(27)	(38)	(18)
1	.153	.271	.054	.000	.250	.400	.274	.048	.364	.375	.091	.204	.224	.000
2	.847	.729	.946	1.000	.750	.600	.726	.952	.636	.625	.909	.796	.776	.222
3	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.778
<i>Cpx-1</i>	(38)	(39)	(38)	(22)	(31)	(37)	(49)	(31)	(36)	(35)	(11)	(24)	(20)	(15)
1	.079	.346	.474	.432	.339	.243	.214	.419	.347	.229	.091	.625	.500	.000
2	.921	.654	.526	.568	.661	.757	.786	.581	.653	.771	.909	.375	.500	1.000
<i>Cpx-2</i>	(20)	(33)	(34)	(22)	(35)	(34)	(41)	(26)	(30)	(28)	(11)	(24)	(13)	(15)
1	.400	.545	.588	.500	.386	.309	.523	.538	.350	.375	.636	.417	.000	1.000
2	.325	.197	.088	.295	.300	.412	.293	.250	.250	.321	.273	.229	.962	.000
3	.250	.197	.059	.091	.214	.235	.134	.115	.267	.214	.091	.000	.000	.000
4	.025	.061	.265	.114	.100	.044	.049	.096	.133	.089	.000	.354	.038	.000
<i>Got-1</i>	(39)	(16)	(38)	(15)	(21)	(27)	(46)	(31)	(24)	(17)	(9)	(15)	(32)	(39)
1	.256	.313	.197	.400	.28	.204	.196	.258	.146	.176	.222	.067	.219	.244
2	.590	.625	.658	.567	.476	.593	.652	.677	.667	.735	.611	.367	.625	.577
3	.154	.063	.145	.033	.286	.204	.152	.065	.188	.088	.167	.567	.156	.179
<i>Idh-2</i>	(38)	(37)	(36)	(26)	(39)	(43)	(47)	(20)	(38)	(39)	(6)	(22)	(38)	(32)
1	.039	.324	.139	.019	.013	.081	.117	.125	.053	.103	.500	.023	.026	.000
2	.737	.365	.625	.846	.538	.512	.670	.625	.421	.462	.500	.182	.000	.000
3	.224	.311	.236	.135	.449	.407	.213	.250	.526	.436	.000	.091	.000	.000
4	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.636	.118	.844
5	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.068	.855	.156
<i>Mdh-2</i>	(39)	(40)	(42)	(26)	(40)	(43)	(51)	(31)	(41)	(42)	(11)	(27)	(40)	(39)
1	.154	.063	.083	.058	.087	.174	.049	.194	.073	.107	.045	.130	.112	.103
2	.538	.762	.750	.808	.563	.523	.559	.548	.598	.679	.636	.556	.712	.756
3	.308	.175	.167	.135	.350	.302	.392	.258	.329	.214	.318	.315	.175	.141
<i>Mdh-4</i>	(35)	(41)	(23)	(22)	(41)	(43)	(46)	(32)	(42)	(42)	(10)	(11)	(40)	(39)
1	.029	.122	.000	.182	.134	.151	.130	.297	.083	.155	.100	.318	.112	.436
2	.900	.878	.913	.818	.841	.826	.772	.625	.917	.821	.650	.500	.700	.462
3	.071	.000	.087	.000	.024	.023	.098	.078	.000	.024	.250	.182	.188	.103
<i>Me-1</i>	(38)	(39)	(34)	(27)	(37)	(42)	(40)	(26)	(40)	(40)	(11)	(27)	(28)	(39)
1	.276	.436	.132	.093	.284	.155	.18	.288	.225	.550	.409	.204	.107	.128
2	.684	.500	.853	.759	.649	.524	.688	.692	.525	.375	.500	.704	.589	.679
3	.039	.064	.015	.148	.068	.321	.175	.019	.250	.075	.091	.093	.304	.192
<i>Mnr-1</i>	(38)	(41)	(19)	(27)	(45)	(50)	(40)	(24)	(47)	(46)	(11)	(25)	(24)	(39)
1	.487	.293	.342	.204	.233	.130	.188	.104	.223	.228	.455	.120	.208	.103
2	.487	.634	.605	.685	.578	.700	.675	.792	.638	.630	.364	.760	.542	.667
3	.026	.073	.053	.111	.189	.170	.138	.104	.138	.141	.182	.120	.250	.231
<i>6-Pgd-2</i>	(35)	(17)	(25)	(17)	(21)	(28)	(10)	(16)	(18)	(16)	(9)	(25)	(34)	(37)
1	.200	.088	.180	.294	.024	.304	.150	.438	.139	.313	.444	.020	.191	.081
2	.771	.882	.680	.706	.929	.661	.750	.562	.861	.625	.556	.880	.794	.770
3	.029	.029	.140	.000	.048	.036	.100	.000	.000	.063	.000	.100	.015	.149
<i>Pgi-1</i>	(39)	(29)	(32)	(26)	(32)	(34)	(38)	(22)	(33)	(28)	(11)	(27)	(40)	(38)
1	.103	.362	.156	.096	.203	.191	.053	.432	.242	.286	.273	.17	.125	.066
2	.744	.483	.641	.577	.484	.500	.579	.341	.561	.411	.636	.556	.563	.711
3	.154	.155	.203	.327	.313	.309	.368	.227	.197	.304	.091	.278	.313	.224

CAPÍTULO 6.

**RESISTENCIA AL VIRUS HUATECO DEL CHILE EN
POBLACIONES SILVESTRES DE *CAPSICUM ANNUUM*.**

Screening Wild Plants of *Capsicum annuum* for Resistance to Pepper Huasteco Virus: Presence of Viral DNA and Differentiation Among Populations

S. Hernández-Verdugo, Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa, and Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Apdo. Postal 70-275, 04510 México, D.F. México; R. G. Guevara-González, Centro de Investigaciones de Estudios Avanzados (CINVESTAV-IPN), Unidad Irapuato. Apdo. Postal 629, 36500 Irapuato, Guanajuato, México; R. F. Rivera-Bustamante, CINVESTAV-IPN, Unidad Irapuato, and K. Oyama, Instituto de Ecología, UNAM.

ABSTRACT

Hernández-Verdugo, S., Guevara-González, R. G., Rivera-Bustamante, R. F., and Oyama, K. 1998. Screening Wild Plants of *Capsicum annuum* for Resistance to Pepper Huasteco Virus: Presence of Viral DNA and Differentiation Among Populations. Plant Dis. _____.

Plants collected in thirteen wild populations of *Capsicum annuum* from Northwest Mexico were tested for resistance to the Pepper Huasteco Virus (PHV). PHV belongs to the genus *Begomovirus* (formerly subgroup III) and it is transmitted by the whitefly *Bemisia tabaci* Genadius. Plants were inoculated using both grafting and biolistic methods. Presence of viral DNA were detected by dot blot hybridization and densitometry. Populations varied in their response to resistance to PHV. Plants of only two of the populations did not present disease symptoms or very light symptoms expression after the inoculation. In some cases, symptoms appear after several days after inoculation. Dot-blot hybridization assays detected viral DNA in plants of these populations but they appear to be a good source of resistance (symptomless) for use in breeding programmes.

Keywords: biolistic inoculation, domestication, geminivirus, graft-inoculation, Mexico.

High incidence of damage by geminiviruses has caused low yield production in the main crop-producing areas in the Western Hemisphere with serious economic impact (16). Crop damage by geminiviruses has been reported since 1970 in Northeast Mexico (6) with recurrent epidemics since 1988 (3, 16).

The pepper huasteco virus (PHV) is a whitefly transmitted geminivirus which provoke serious damage in pepper and tomato crops in Mexico and the southern United States (20). The PHV is a geminivirus belonging to the genus *Begomovirus* (formerly

subgroup III) of the Geminiviridae family (11, 12) isolated initially in samples collected in Tamaulipas, Mexico (7) and sequenced some years later (21). Symptoms of PHV infection in peppers include the following in various combinations: leaf distortion, yellow mosaic, leaf rolling, puckering the leaves, stunting in the infected plant and as a consequence, a low yield production.

The control of PHV is based on the frequent applications of highly toxic insecticides to limit vector population. However, pepper yields continue to decline and the levels of pollution by insecticides have increased in horticultural regions in Mexico. Alternative solutions to control this virus should include improved pepper cultivars that show resistance or tolerance to PHV. Wild relatives have been successfully used as resistance sources to geminiviruses such as the tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) (8, 14, 23) and the tomato yellow mosaic virus (ToYMV) (15).

The objective of this study was to identify resistance sources against PHV using wild plants of *Capsicum annuum* collected in Northwestern Mexico. To the best of our knowledge, there are no commercial cultivars resistant to this geminivirus. Wild relatives of pepper are an excellent alternative since they can easily breed with commercial pepper cultivars (5).

MATERIALS AND METHODS

Plant material. Seeds of *C. annuum* were collected from 13 populations under different environmental conditions distributed along a latitudinal gradient in Sinaloa state, Mexico (Table 1). The cultivar Sonora Anaheim 66 was used as control due to the known susceptibility to PHV infection (19).

All seeds were germinated in seedling trays in a germination chamber at Instituto de Ecología, UNAM. Germination chamber temperature was 25 °C. All experiments were conducted with 30 days-old seedlings in a greenhouse during 1997 and 1998 at CINVESTAV, Irapuato. Greenhouse temperatures ranged from 24 °C to 32 °C during the study period.

Virus source. PHV DNA virus was maintained as pIGV22 and pIGV21 plasmids with inserts of *ca.* 2.6 kb representing the A and B genomic components respectively.

Virus transmission. Biolistic method. Pepper plants at the four-leaf stage were inoculated with a biolistic procedure using a mixture of pIGV21 and pIGV22 plasmids (7). DNA of the pIGV21 and pIGV22 plasmids were extracted following the method proposed by Birnboim and Doly (2) and Birnboim (1). Plasmid DNA was deposited on the surface of tungsten microparticles (Sylvania No. 10) accordingly to a previously described procedure

(9, 17). Microparticles (50 L) were mixed with a 5 µl DNA solution (1 µg/L), 50 µl of 2.5 M CaCl₂, and 20 µl of 0.1 M spermidine. The suspension was vortexed and centrifuged at 10,000 g for 10 min. The pellet containing the microparticles was washed once with cold 70% ethanol and once with absolute ethanol and resuspended in absolute ethanol for bombardment. The tungstene particles were accelerated by helium pressures at 400 and 800 psi, using a Du Pont apparatus model (PDS-1000). The inoculated plants were transferred to a growth chamber maintained at 24 -32 °C for symptom expression during 21 days. Two series of experiments were assayed. In the first one, five pepper plants of each population were tested for resistance. In the second evaluation, 21 plants of the selected populations identified as the most “resistant” in the first evaluation were further tested with a larger sample to verify the initial results.

Grafting method. Twenty plants of each population were graft-inoculated using stem fragments already infected by the biolistic method. Infected plants were transferred to a growth chamber under 24-32 °C during 21 days to observe the development of disease symptoms.

Symptomatology assay. Symptom rating was done every day. Ratings of PHV infection were based on 10 point scale (0 to 9) proposed by Williams (22) for a nonmetric quantification of phenotypes resistance and susceptibility to pathogens. Each symptom scale was characterized using the criteria of Torres-Pacheco (19) used for PHV symptoms in peppers where 0 = absence of symptoms; 1 = slight distortion of apical leaves and visible yellow points on leaves exposed to light; 2 = visible yellow points in isolated patches in apical leaves; 3 = isolated patches of yellow points start to join forming a net on the leaf base of apical leaves; 4 = net of visible yellow pots is clearly formed; 5 = leaves curled in their middle part; 6 = slight curving of leaves; 7= crumpling leaves distorted slightly; 8 = complete leaf distortion; and 9 = leaves of infected plants smaller than control plants.

Detection of viral DNA. Plants inoculated with PHV using the biolistic procedure were analyzed by dot-blot hybridization method to detect viral DNA. DNA extraction was done as reported by Dellaporta *et al.* (4) protocol. Ten µl of the extracted DNA sample were dotted on a nylon membrane (Hybond-N, Amersham International plc, Arlington Heights, IL) and fixed by UV irradiation for 30 sec (Stratalinker 2400, Stratagene). Membrane with fixed DNA was incubated for 12 h at 60 °C in a pre-hybridization solution following the procedures indicated by the manufacturer (Amersham International Plc). As a probe in hybridization procedure 50 ng of cloned PHV capsid protein DNA radiolabeled with fluoresceine was used. The membranes were washed and exposed using manufacturer’s recommendations.

Quantification of viral DNA. Viral DNA was quantified by a densitometry method (IS-100 Digital Image System Alpha Innotech Corporation) and expressed as integrated density values (I.D.V.). This quantification was carried out on the two resistance populations to PHV, on the two of the most susceptible populations and on the cultivar Sonora Anaheim 66. Three plants mechanically infected of each population were measured.

Data analysis. Differences in resistance to PHV among populations of *C. annuum* were tested with Wilcoxon and Kruskal-Wallis non-parametric tests (18). Data of viral DNA were log-transformed and analyzed by an one-way ANOVA and means were compared with a MDS test. All statistics were done using JMP program (10).

RESULTS

Symptomatology distribution during the first evaluation by the biolistic method. In the first experiment, pepper plants at the four-leaf stage were inoculated with a biolistic procedure using a mixture of pIGV21 and pIGV22 plasmids. Most of the plants developed the symptoms of PHV infection. Symptom severity varied between populations although they were not statistically significant (Table 2). Symptoms ranged from moderate to severe. Plants from “El Reparó” showed the less severe symptoms with only a 20% of infected plants and an average index of 1.0. Five of the populations (“Tabalá”, “Tehuaco”, “Texcalama”, “Alcoyonqui” and “Chapeteado”) showed the most severe symptoms similar to those showed by the control, cultivar Sonora Anaheim 66. Between these two extremes, the populations of “Yecorato”, “Aguas Blancas” and “Dimas” showed a quite moderate symptoms while plants collected from “Otates”, “Pajaritos” and “Buyubampo” had intermediate levels of disease symptoms. PHV symptoms appeared at different times after inoculation in assayed plants and they ranged from 8 to 21 days. Plants from “Tabalá” showed the first symptoms after 21 days but plants of the cv. Sonora Anaheim 66 had the symptoms 8 days after the inoculation.

Symptomatology distribution during the second evaluation by the biolistic method. Plants with symptomless or moderate levels of PHV infection from the first experiment, were tested again using the same method described above but increasing the sample size. Plants from “El Reparó” showed a significant lower number of plants with symptoms that plants from “El Yecorato” and the cultivar Sonora Anaheim 66 (Table 3). Ten out of sixteen plants from “El Reparó” had moderate levels of PHV symptoms. Some plants from “El Reparó” and “Yecorato” lasted up to 21 days before the first symptoms appeared contrasting with the cultivar Sonora Anaheim in which plants presented PHV symptoms six days after inoculation.

Symptomatology distribution by the grafting method. Pepper plants of each population were graft-inoculated using stem fragments already infected by the biolistic method. Almost all the pepper plants assayed developed symptoms of disease although the severity varied between populations (Table 4) ($F = 5.055$; $P < 0.0001$). “El Reparó” population had again the lowest level of damage followed by plants collected at “Yecorato” and “Concordia”. The most damaged plants were from “Pajaritos” and “Aguas Blancas”. The other populations had intermediate levels of PHV damage. Plants from “El Reparó”, “Yecorato” and “Chapeteado” lasted more than three weeks before the first symptoms appeared.

Detection of viral DNA. The use of the dot-blot hybridization method to detect PHV nucleic acids in the pepper plants (Table 5) revealed that plants with disease symptoms were positive dot-blot and most of the symptomless plants were negative dot-blot. Few symptomless plants were also positive dot-blot.

Quantification of viral DNA. The pepper populations analyzed showed significant differences in the amount of viral DNA ($F = 9.5842$; $P < 0.001$). The most resistant populations (“El Reparó” and “Yecorato”) had the lowest amount of viral DNA; the susceptible populations (“Pajaritos” and “Alcoyonqui”) and the cv. Sonora Anaheim 66 had the highest amount of viral DNA (Table 5).

DISCUSSION

PHV infection causes severe yield losses in pepper crops in some regions of the Western Hemisphere (14). Screening and identification of potential resistance sources to diseases are the first step in a genetic improving breeding program in cultivars. In peppers, wild plants are a very important genetic source for resistance to pathogens (13). Here, we report results for the identification of wild plants with resistance to PHV infection collected in northwest Mexico. We conducted experiments to know the resistance level of wild plants, alongside commercial cultivars known to be susceptible to this virus. Particularly, plants from “El Reparó” showed a low levels of PHV symptoms in three experiments and low levels of viral DNA by a dot-blot hybridization assays. Plants of this population had the lowest value on the symptomatology scale used in this study. It should be made clear that in this population there were some symptomatic plants or symptomless plants with viral DNA. This could be obvious if we consider that wild populations are variable in many traits in nature including levels of resistance. However, plants from this population are very promising for future detailed studies on breeding and testing resistance against pepper geminivirus.

In general, the extent of differentiation between populations in resistance to PHV is rather in a gradient form. Most of the populations had intermediate values in the symptomatology scale used. It seems to be that wild populations harbor individual plants with different levels of resistance. This resistance level can also be expressed in symptoms appearance time or in the presence of viral DNA but without phenotypic expression of the disease. A combination of these expressions were very common in most of the wild populations studied.

The most promising resistant plants were obtained at “El Reparó” population. Viral DNA was detected in two of the five plants infected by the biolistic method (Table 2) although only a single plant showed the symptoms of the disease. The appearance of the symptoms lasted 12 days in the first biolistic assay and 21 days in the second one. In the mechanical (grafting) infected assay, two plants did not express disease symptoms during the experiment. This results suggest the presence of some unknown mechanisms of resistance against PHV. Plants from the “Yecorato” showed similar trends in the biolistic assays. In the mechanical (grafting) inoculation experiment, one out of 18 plants did not develop disease symptoms during the first three weeks, suggesting the presence of some genotypes with PHV resistance mechanisms that delay the appearance of symptoms of the disease.

The infection methods used in this study showed different pattern of results in most of the populations. Plants of “Aguas Blancas”, “Dimas”, “Otates” and “Pajaritos” populations were more susceptible when infection occurred with the grafting method. In contrast, “Concordia”, “Chapeteado”, “Tehueco” y “Alcoyonqui” showed higher levels of infection by the biolistic method.

We detected viral DNA in some symptomless plants in the dot-blot hybridization analysis. These results suggest that some wild plants of *Capsicum* populations (“Dimas”, “Pajaritos” and “El Reparó”) harbor an unknown resistance mechanism that retard the development of PHV in the plant.

In summary, the results obtained upon screening of the different populations of wild plants indicate that there are three possible types of response in peppers to PHV infection: 1) susceptible plants containing viral DNA and developing symptoms of the disease, 2) tolerant plants containing detectable amounts of viral DNA but are absent or delayed in symptomatology, and 3) resistant plants showing neither the presence of virus DNA nor the symptoms of the disease.

Finally, the detected wild plants of “El Reparó” and “Yecorato” are a very important potential genetic source for resistance against PHV. These results are supported by mechanical and biolistic inoculation experiments and assessed the viral DNA presence by dot-

blot hybridization analysis. Wild plants are a promising source for genetic breeding improving programmes. An extensive research on pepper wild plants throughout Mexico is now in progress and *in situ* conservation programmes are developing to preserve these important genetic materials in nature.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank J. T. Ascencio Ibañez, G. Acosta, A. García, Z. Peña and R. Peña for their advices in the lab. and V. Zarco, A. González, P. Cuevas and H. Luna for field work assistance. S. Hernández-Verdugo was granted by a CONACYT scholarship.

LITERATURE CITED

1. Birnboim, H. C. 1983. A rapid alkaline extraction method for the isolation of plasmid DNA. *Meth. Enzymol.* 100:243-245.
2. Birnboim, H. C., and Doly, J. 1979. A rapid alkaline extraction procedure for screening recombinant plasmid DNA. *Nucl. Acids Res.* 7:1513-1522.
3. Brown, J. K., and Nelson, M. R. 1988. Transmission, host range, and virus-vector relationships of chino del tomate, a whitefly-transmitted geminiviruses from Sinaloa, Mexico. *Plant Dis.* 72:866-869.
4. Dellaporta, S. L., Woods, J., and Hicks, J. B. 1983. A plant minipreparation, Vers. II. *Plant. Mol. Biol. Rep.* 1:19-21.
5. Eshbaugh, W. H. 1975. Genetic and biochemical systematic studies of chilli peppers (*Capsicum-Solanaceae*). *Bull. Torrey Bot. Club* 102:396-403.
6. Gallegos, H. M. 1978. Enchinamiento del tomate (chino disease of tomato). Page 119 in: *Enfermedades de Cultivos en el Estado de Sinaloa. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Sinaloa, México.*
7. Garzón-Tiznado, J. A., Torres-Pacheco I., Ascencio-Ibañez J.T., Herrera-Estrella L., and Rivera-Bustamante, R.F. 1993. Inoculation of peppers with infection clones of a new geminivirus by biolistic procedure. *Phytopathology* 53:514-521.
8. Kasrawi, M. A., Suwwan, M. A., and Mansour, A. 1988. Sources of resistance to tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) in *Lycopersicon* species. *Euphytica* 37:61-64.
9. Klein, T. M., Fromm, M. E., Weisinger, A., Tomes, A., Schaaf, D., Sletten, M., and Stanford, J. C. 1988. Transfer of foreign genes into intact maize cell using high-velocity microprojectiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85:4305-4039.
10. JMP Statistics and Graphics Guide, Version 3.1. 1995. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.

11. Palmer, E. K., and Rybicky, E. P. 1997. The use of geminiviruses in biotechnology and plant molecular biology with particular focus on mastreviruses. *Pl. Sci.* 129:115-130.
12. Palmer, E. K., and Rybicky, E. P. 1998. The molecular biology of mastreviruses. *Adv. Virus Res.* 50:183-233.
13. Pickersgill, B. 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. Pages 139-160 in: *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part B.* T. Tsuchiya and P. K. Gupta, eds. Elsevier, Amsterdam.
14. Pilowsky, M., and Cohen, S. 1990. Tolerance to tomato yellow leaf curl virus derived from *Lycopersicon peruvianum*. *Plant Dis.* 74:248-250.
15. Piven, N. M., and Uzcátegui, R. 1995. Resistance to mosaic virus in species of *Lycopersicon*. *Plant Dis.* 79:590-594.
16. Polston, J. E., and Anderson, P.K. 1997. The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the Western Hemisphere. *Plant Dis.* 81:1358-1369.
17. Shark, K.B., Smith, F. D., Harpending, P. R., Rasmussen, J. L., and Sanford, J. C. 1991. Biolistic transformation of a procaryote, *Bacillus megaterium*. *Appl. Environ. Microbiol.* 57:480-485.
18. Sokal, R. R., and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. Third Ed. W. H. Freeman and Co., New York.
19. Torres-Pacheco, I. 1997. Geminivirus involucrados en el "rizado amarillo del chile": interacción entre el PHV y TPV. Doctoral Thesis. CINVESTAV, IPN. Mexico.
20. Torres-Pacheco, I., Garzón-Tiznado, J. A., Brown, J. K., Becerra-Flora, A., and Rivera-Bustamante, R. F. 1996. Detection and distribution of geminiviruses in Mexico and southern United States. *Phytopathology* 86:1186-1192.
21. Torres-Pacheco, D. L., Garzón-Tiznado, J. A. Herrera-Estrella, L., and Rivera-Bustamante, R. F. 1993. Complete nucleotide sequence of pepper huasteco virus: analysis and comparison with bipartite geminiviruses. *J. Gen. Virol.* 74:2225-2231.
22. Williams, P. H. 1988. Screening for resistance to disease. Pages 335-364 in: *The Use of Plant Genetic Resources.* A. H. D. Brown, O. H. Frankel, D. R. Marshal and J. T. Williams, eds. Cambridge University Press. New York, USA.
23. Zakay, Y., Navot, N., Zeidan, M., Kedar, N., Rabinowitch, H., Czosnek, H., and Zamir, D. 1991. Screening *Lycopersicon* accessions for resistance to tomato yellow leaf curl virus: presence of viral DNA and symptom development. *Plant Dis.* 75:279-281.

Table 1. Study sites, geographic position and some climatic traits for thirteen wild populations of *Capsicum annuum* in Northeast Mexico.

Population	Position	Elevation (m)	Mean annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)
Pajaritos	26° 41' N 108° 33' W	200	705.1	25.5
Buyubampo	26° 37' N 108° 36' W	195	709.2	24.4
Yecorato	26° 29' N 108° 15' W	390	779.7	24.7
Tehueco	26° 20' N 108° 45' W	50	605.2	24.8
Texcalama	25° 43' N 108° 03' W	380	883.7	24.4
El Reparo	25° 31' N 107° 51' W	200	846.6	23.5
Aguas Blancas	24° 54' N 107° 19' W	80	671.4	24.9
Alcoyonqui	24° 43' N 107° 12' W	85	846.6	24.5
Chapeteado	24° 29' N 107° 26' W	3	437.4	25.3
Tabalá	24° 24' N 107° 05' W	50	958.4	24.3
Dimas	23° 42' N 106° 47' W	25	861.2	25.2
Concordia	23° 17' N 106° 05' W	22	830.0	24.5
Otates	23° 02' N 105° 55' W	120	842.8	25.4

Table 2. Number of infected plants, dot-blot positive, appearance time of disease symptoms, and symptom severity index of PHV infected plants by biolistic method (first assay) for thirteen wild populations of *Capsicum annuum* collected in northwest Mexico and the cultivar Sonora Anaheim 66.

Population	Plants number		Dot-Blot (+)	Days	Symptom index	
	Inoculated	With symptoms			Mean	Range
Pajaritos	5	3	4	12	4.4	0-8
Buyubamo	5	3	3	8	4.8	0-8
Yecorato	5	2	2	9	2.4	0-7
Tehueco	5	5	5	13	5.8	5-7
Texcalama	5	2	2	13	5.5	0-8
El Reparo	5	1	2	12	1.0	0-7
Aguas Blancas	5	2	2	12	2.8	0-8
Alcoyonqui	5	4	4	12	6.2	0-8
Chapeteado	5	4	4	13	6.2	0-9
Tabalá	5	4	4	21	5.0	0-7
Dimas	5	3	4	8	3.8	0-7
Concordia	5	4	4	13	5.8	0-8
Otates	5	3	3	8	4.2	0-8
Cv. Sonora Anaheim 66	4	4	4	8	6.5	3-9

Table 3. Number of infected plants, symptoms appearance time, and symptom severity index of PHV infected plants by biolistic method (second assay) for two wild populations of *Capsicum annuum* collected in northwest Mexico and the cultivar Sonora Anaheim 66.

Population	Plants number		Symptoms appearance time (days)	Symptom index	
	Inoculated	With symptoms		Mean	Range
Yecorato	21	18	21	6.5	0-9
El Reparó	16	9	21	3.1	0-6
Cv. Sonora Anaheim 66	10	8	10	6.5	0-9

Table 4. Symptom severity index of PHV infected plants by a graft-inoculation for thirteen wild populations of *Capsicum annuum* collected in northwest Mexico and the cultivar Sonora Anaheim 66 after 21 days of infection.

Population	Plants number		Symptom index	
	Inoculated	With symptoms	Mean	Range
Pajaritos	14	14	6.9	6-8
Buyubamo	17	17	6.2	5-8
Yecorato	18	17	5.3	0-7
Tehueco	7	7	5.7	5-7
Texcalama	18	18	6.0	3-8
El Reparo	11	9	3.6	0-6
Aguas Blancas	10	10	7.4	6-8
Alcoyonqui	7	7	5.7	5-7
Chapeteado	17	16	5.7	0-9
Tabalá	15	15	6.5	5-8
Dimas	13	13	5.8	5-8
Concordia	5	5	5.4	4-6
Otates	12	12	6.0	4-8
Cv. Sonora Anaheim 66	10	10	7.6	7-9

Table 5. Quantity of viral-DNA of inoculated plants of *Capsicum annuum* after biolistic inoculation and dot-blot hybridization. Mean values are expressed in integrated density values (I.D.V.). Results of ANOVA and MDS are presented. Values with the same letter did not differ at $P < 0.01$.

Population	I.D.V.
El Reparo	5.2845×10^{-5} (a)
Yecorato	1.4426×10^{-5} (a)
Pajaritos	1.3919×10^{-4} (ab)
Alcoyonqui	3.4754×10^{-3} (bc)
Cv. Sonora Anaheim 66	3.4654×10^{-2} (c)

LOS PARIENTES SILVESTRES DEL CHILE (*CAPSICUM* SPP.)

COMO RECURSOS GENÉTICOS

SERGIO HERNÁNDEZ-VERDUGO^{1, 2}, RAMÓN G. GUEVARA-GONZÁLEZ³, RAFAEL F. RIVERA-BUSTAMANTE³, CARLOS VÁZQUEZ-YANES² Y KEN OYAMA²

¹Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa, Km 27, carretera Culiacán-El Dorado, Sinaloa, México.

²Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510. México D.F. México. akoyama@ate.oikos.unam.mx. ³Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN. Unidad Irapuato. Apartado Postal 629, 36500 Irapuato, Guanajuato, México. rrivera@irapuato.ira.cinvestav.mx

Resumen. Se presentan resultados sobre la variabilidad genética, morfológica, en la capacidad de germinación y de resistencia al geminivirus PHV (virus huasteco del chile) de poblaciones silvestres de *Capsicum annum* colectadas en el estado de Sinaloa para ilustrar la importancia de estudiar los parientes silvestres de las plantas cultivadas. El estudio de resistencia al geminivirus PHV realizado con el método biobalístico, mostró una elevada variabilidad entre las poblaciones con respecto a este carácter. Algunas poblaciones mostraron niveles muy bajos de síntomas de la enfermedad y son muy prometedoras para estudios posteriores sobre resistencia a virosis. El estudio de polimorfismo enzimático mostró que las poblaciones silvestres de *C. annum* mantienen una elevada variabilidad genética (intervalo de heterocigosis de 0.255 a 0.325). Todas las poblaciones silvestres de *C. annum* mostraron una variabilidad elevada en diez de once caracteres morfológicos estudiados. En la mayoría de las pruebas de germinación hubo una gran variabilidad de respuesta entre las poblaciones estudiadas. Todas las poblaciones silvestres de *C. annum* no germinaron en condiciones de oscuridad, lo cual sugiere que poseen mecanismos de latencia. No se encontró una relación entre la capacidad de germinación de las poblaciones y sus factores climáticos. En conclusión, los parientes silvestres del chile mantienen elevados niveles de variabilidad genética, morfológica, en su capacidad de germinación, y poseen genes potencialmente útiles, que los hace un recurso genético valioso que hay que estudiar y conservar. **Palabras clave:** *C. annum*, chile, heterocigosis, germinación, geminivirus PHV, morfología, resistencia a patógenos, recursos genéticos.

Abstract: Results of studies on variation of genetic, morphological, germination and resistance to PHV (pepper huasteco virus) geminivirus of wild populations of *C. annum* collected in Sinaloa state are presented in order to show the importance of studying the wild relatives of cultivated plants. The study on resistance to PHV geminivirus with the biolistic method showed high variability between populations in this trait. Some populations showed low levels of disease symptoms, and they are very promising for further studies on virus resistance. The isozymes study showed that all the populations maintain high genetic variability (heterozygosity ranged between 0.255 to 0.325). All the wild *C. annum* populations showed high variability in ten of eleven morphological traits analyzed. Most of the germination tests showed a great variability in response among the populations studied. All the wild *C. annum* populations did not germinate under dark conditions, suggesting the existence of seed dormancy. In conclusion, wild relatives of pepper maintain high levels of variability of genetic, morphological and germination capacity, and they have potentially useful genes; they are valuable genetic resources that we need to study and to preserve.

Key words: *C. annum*, pepper, heterozygosity, germination, PHV geminivirus, resistance to pathogens, genetic resources.

Los recursos genéticos presentes en los parientes silvestres de las plantas cultivadas constituyen un acervo de genes que puede ayudar a resolver problemas agrícolas, tales como tolerancia o resistencia a plagas y enfermedades, y aumentar la calidad y can-

tividad de la producción (Harlan, 1976; Stalker, 1980; Burdon y Jarosz, 1989).

A partir de la fundación del Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI-International Plant Genetic Resources Institute) en 1974 (antes

IBPGR-International Board Plant Genetic Resources) se ha promovido en todo el mundo la colección y conservación de germoplasma de los principales cultivos y sus parientes silvestres.

En la actualidad es indispensable el establecimiento de estrategias sobre conservación, uso y manejo de los recursos genéticos, la reconstrucción de los mapas de origen o rutas de colecta, el estudio y la comprensión de los patrones ecogeográficos de la variación biológica (Jain, 1994; Damania, 1996).

En México, existen poblaciones de plantas silvestres que están estrechamente relacionadas con plantas cultivadas de gran importancia económica y alimenticia que pueden contribuir a la solución de problemas presentes y futuros. Sin embargo, estos recursos genéticos están desaprovechados, han sido poco estudiados y se están perdiendo a un ritmo alarmante.

El género *Capsicum* (Solanaceae) está constituido por alrededor de 30 especies distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Eshbaugh, 1980; Pickersgill, 1984). Su centro de origen es América del Sur con 22 especies endémicas (Hunziker, 1979). Del género han sido domesticadas *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens*.

En México se cultivan las especies *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. pubescens* (Pickersgill, 1984; Pozo-Campodónico *et al.*, 1991). De éstas, *C. annuum* presenta una gran diversidad morfológica, es la más importante económicamente y se cultiva en todas las regiones agrícolas de México. A esta especie pertenecen los chiles "serranos", "jalapeños", "pasilla" y "morrón", entre otros. Las otras tres especies se cultivan en las regiones del centro y sureste del país. Se considera que *C. annuum* fue domesticada en México (Pickersgill, 1984) y posiblemente también *C. frutescens* (Loaiza-Figueroa *et al.*, 1989).

Existen en México poblaciones silvestres de *C. annuum*, *C. frutescens* y de dos especies que no han sido utilizadas por el hombre: *C. ciliatum* y *C. lanceolatum*. *Capsicum ciliatum* se encuentra en casi toda la República Mexicana, con excepción del noroeste, mientras que *C. lanceolatum* ha sido reportada únicamente en los estados de Chiapas y Veracruz. *Capsicum frutescens* se encuentra distribuida en los estados del centro y sureste del país y *C. annuum* en todo el territorio nacional (S. Hernández-Verdugo *et al.*, datos sin publicar).

Los recursos genéticos como fuente de resistencia a enfermedades

Una de las enfermedades más importantes de los últimos años en las principales regiones agrícolas del

Continente Americano son las virosis (geminivirus) transmitidas por la "mosquita blanca" (*Bemisia spp.*) (Polston y Anderson, 1997). Estas enfermedades se han convertido en un problema serio debido a que tienen un amplio espectro de infectación. Estos males atacan varios cultivos, entre los que están el tomate, el chile, el frijol, la lenteja y el tabaco, en cualquier etapa de su desarrollo, desde plántulas en invernadero hasta plantas en producción (Gallegos, 1978; Brown y Hine, 1984; Brown *et al.*, 1986; Brown y Nelson, 1988; Brown *et al.*, 1989).

Los geminivirus son un grupo de virus que infectan plantas y contienen genomas de una sola cadena de ADN. Éstos son clasificados en tres subgrupos de acuerdo al tipo de hospedero, el insecto vector y su organización genómica. El primer grupo está formado por geminivirus que infectan plantas monocotiledóneas, son transmitidos por algunas especies de homópteros y tienen una sola molécula individual de ADN (monopartitas). El segundo incluye geminivirus que infectan plantas dicotiledóneas, son transmitidos también por algunos homópteros y tienen un genoma monopartita. El tercer grupo contiene geminivirus que infectan plantas dicotiledóneas, son transmitidos por "mosquitas blancas" y tienen un genoma compuesto por dos moléculas circulares de ADN (bipartita) (Davies y Stanley, 1989; Marteli, 1992).

De 17 tipos de geminivirus reportados en el Continente Americano (Polston y Anderson, 1997), cinco han sido detectados en las regiones hortícolas de México (Torres-Pacheco *et al.*, 1996; Polston y Anderson, 1997). Estos son: el chino del tomate, el virus del mosaico dorado del chile serrano, el virus del enchinamiento de la hoja del tomate de Sinaloa, el virus del chile de Texas o virus del chile jalapeño y el virus huasteco del chile.

El virus huasteco del chile (PHV) es un geminivirus que pertenece al subgrupo III, fue aislado por primera vez en Tamaulipas (Garzón-Tiznado *et al.*, 1993) y posteriormente caracterizado a nivel molecular (Torres-Pacheco *et al.*, 1993). Recientemente ha sido identificado mediante las técnicas de hibridación molecular "dot-blot" y amplificación mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en los estados de Sinaloa, Tamaulipas, Guanajuato y Quintana Roo, en México, y en el Sur de Texas, en Los Estados Unidos, lo cual indica la amplia distribución de este geminivirus (Torres-Pacheco *et al.*, 1996). Los síntomas generalmente asociados al PHV son una distorsión foliar (patrones de mosaico, amarillamiento, enchinamiento y arrugamiento de las hojas), enanismo de las plantas y una fuerte disminución en la producción.

Debido a que sin excepción, todas las variedades comerciales de chile carecen de resistencia contra este

geminivirus, los agricultores han tratado de controlar a este patógeno mediante la aplicación de plaguicidas en contra de su vector, la mosquita blanca. Este método ha resultado inútil y contraproducente ya que ha incrementado los costos de producción de los cultivos hortícolas y la contaminación por plaguicidas en los valles agrícolas de México.

Para ilustrar la importancia de los parientes silvestres de las plantas cultivadas en estudios sobre resistencia a enfermedades virales en plantas de importancia económica, a continuación se presentan algunos resultados preliminares de un estudio con materiales silvestres de *C. annuum* del estado de Sinaloa.

Resistencia al geminivirus PHV

Dentro de un estudio general sobre variación genética de las poblaciones silvestres del Chile (*Capsicum* spp.) en México, se inició una investigación sobre los niveles de resistencia de los materiales silvestres a enfermedades virales producidas por el virus huasteco del Chile (PHV).

Este estudio consistió en una evaluación de los niveles de resistencia al PHV de trece poblaciones silvestres de *C. annuum* colectadas a lo largo de un gradiente latitudinal del estado de Sinaloa (cuadro 1). El método empleado para la inoculación de este

geminivirus fue el conocido como biobalística o bombardeo, en el que se incrusta el ADN viral adherido a partículas de tungsteno impulsadas a presión (Garzón-Tiznado *et al.*, 1993).

El ADN viral se obtuvo de plantas de Chile infectadas colectadas en el estado de Tamaulipas, México (Garzón-Tiznado *et al.*, 1993), mantenido en los plásmidos pIGV21 y pIGV22, conteniendo las partes A y B, ambos de aproximadamente 2.6 kb, del genoma del geminivirus PHV. El ADN de los plásmidos se extrajo siguiendo el método de Birnboim (1983), posteriormente se mezcló y se depositó en micropartículas de tungsteno de acuerdo a los procedimientos descritos por Klein *et al.* (1988) y Shark *et al.* (1991). Los detalles técnicos pueden consultarse en Garzón-Tiznado *et al.* (1993).

Este ensayo se realizó a nivel de plántulas y los síntomas de la enfermedad originada por el virus PHV se midieron en una escala propuesta por Williams (1988) para la cuantificación no métrica de fenotipos que presentan resistencia y susceptibilidad a patógenos. Para la caracterización de los síntomas se siguió, con ligeras modificaciones, el método utilizado por Torres-Pacheco (1997) para los síntomas del PHV en plantas de Chile (cuadro 2).

La mayoría de las plantas infectadas experimentalmente con el virus PHV desarrollaron los síntomas

Cuadro 1. Localización geográfica y características climatológicas de los sitios de colecta de las poblaciones de *Capsicum* del estado de Sinaloa.

Población	Latitud (Norte)	Longitud (Oeste)	Elevación (msnm)	Precipitación media anual (cm)	Temperatura media anual (°C)	Temperatura media del mes julio (°C)
Pajaritos (R)	26° 41'	108° 33'	200	705.1	25.5	29.2
Buyubampo (R, L)	26° 37'	108° 36'	195	709.2	24.4	30.1
Yecorato (R, G, M, L)	26° 29'	108° 15'	390	779.7	24.7	30.3
Tehueco (R, M, L)	26° 20'	108° 45'	50	605.2	24.8	31.3
Texcalama (R, M, L)	25° 43'	108° 03'	380	883.7	24.4	29.3
El Reparó (R, G)	25° 31'	107° 51'	200	846.6	23.5	30.6
Compeal (L)	24° 57'	107° 21'	160	727.6	25.1	30.2
Aguas Blancas (R, G, L)	24° 54'	107° 19'	80	671.4	24.9	29.2
Alcoyonqui (R, M, L)	24° 43'	107° 12'	85	846.6	24.5	29.4
Chapeteado (R, M, L)	24° 29'	107° 26'	3	437.4	25.3	30.2
Tabalá (R, G, M, L)	24° 24'	107° 05'	50	958.4	24.3	28.0
Dimas (R, L)	23° 42'	106° 47'	25	861.2	25.2	28.9
Concordia (R, L)	23° 17'	106° 05'	22	830.0	24.5	29.0
Otates (R, G, M, L)	23° 02'	105° 55'	120	842.8	25.4	29.0
Walamo (L)	22° 57'	105° 45'	150	922.3	25.5	29.2

En las poblaciones, la R indica las utilizadas en los experimentos de resistencia; G, las poblaciones consideradas en los análisis de variabilidad genética; M, las poblaciones consideradas en el estudio de la variación morfológica, y L, las poblaciones utilizadas en los experimentos de germinación.

de la enfermedad, pero la severidad de los síntomas varió entre las poblaciones estudiadas (cuadro 3). En general, podemos distinguir cinco grupos de poblaciones de acuerdo a los niveles de expresión de los síntomas al PHV. La población "El Reparó" presenta los síntomas menos severos que el resto de las poblaciones, con el índice de enfermedad promedio de 1.0, con un rango de los índices de enfermedad de 0 a 5 y con un 20 % de plantas infectadas. Las poblaciones "Yecorato" y "Aguas Blancas" presentaron síntomas relativamente bajos, con índices de enfermedad promedio de 2.4 y 2.8 respectivamente, intervalos de 0 a 7 y 40 a 60 % de plantas infectadas. Las poblaciones "Dimas", "Otates", "Pajaritos" y "Buyubampo" presentaron síntomas con niveles intermedios, con índices de enfermedad promedio de 3.8, 4.2, 4.4 y 4.8, respectivamente, con intervalos de los índices de enfermedad de 0 a 8, y con 60 % de plantas infectadas. "Tabalá", "Tehueco" y "Texcalama" presentaron síntomas severos, con valores de índices de enfermedad cercanos a los del cultivar "Sonora Anaheim 66", y "Alcoyonqui" y "Chapeteado", con síntomas muy severos, con índices de enfermedad similares a los del cultivar "Sonora Anaheim 66".

En los experimentos realizados, se logró detectar una gran variabilidad en la resistencia o susceptibilidad al geminivirus PHV entre las poblaciones de *C. annuum*. Algunas poblaciones resultaron muy prometedoras en la búsqueda de esta característica. En particular, la población "El Reparó" se distinguió del resto ya que sus síntomas fueron muy leves, con un índice promedio de enfermedad muy bajo. Además, "Yecorato" y "Aguas Blancas" presentaron síntomas relativamente bajos (cuadro 3). Este patrón de resis-

tencia se corroboró con inoculaciones del PHV mediante injertos de plantas infectadas a plantas sanas. Estos resultados son muy importantes ya que muestran que las poblaciones silvestres albergan una gran variabilidad genética en los niveles de resistencia y susceptibilidad a patógenos. Cabe destacar que no existe ningún reporte de resistencia en materiales silvestres o cultivados del Chile a este geminivirus. Existen evidencias de que los parientes silvestres de las plantas cultivadas han sido utilizados como fuente de resistencia hacia otros geminivirus tales como el virus del enchinamiento del tomate (TYLCV) (Zakay *et al.*, 1991) y del virus del mosaico amarillo del tomate (ToYMV) (Piven *et al.*, 1995).

Se considera que los niveles de variabilidad genética de las poblaciones pueden estar determinando los niveles de resistencia hacia los patógenos (Burdon y Jarosz, 1989). Sin embargo, análisis preliminares indican que los valores de heterocigosis estimados para cinco poblaciones del Chile del estado de Sinaloa (ver más adelante), no se correlacionaron con los valores promedio de los índices de virosis ($r^2 = 0.3831$; $P > 0.05$). Cabe destacar, que la población que presentó la mayor resistencia al PHV, "El Reparó", presentó el valor más alto de heterocigosis genética.

Estimación de la variabilidad de los recursos genéticos

Variabilidad genética

La importancia de la variabilidad genética para la permanencia y evolución de las poblaciones naturales ha sido ampliamente reconocida. La selección

Cuadro 2. Escala utilizada para la evaluación de los síntomas observados en las diferentes poblaciones de Chile infectadas con el geminivirus PHV.

Índice de enfermedad	Síntomas
0	Sin síntomas.
1	Arrugamiento leve de las hojas apicales y presencia de puntos ligeramente amarillos como de un milímetro de diámetro, sólo visible exponiendo las hojas a la luz.
2	Aparición de puntos ligeramente amarillos en grupos aislados en las hojas apicales.
3	Los grupos de puntos aislados empiezan a observarse como una red, preferentemente en la base de las hojas apicales.
4	La red es completamente visible.
5	Formación de protuberancias en forma de ínsulas en las partes medias de las hojas que manifestaron los primeros síntomas.
6	Las protuberancias empiezan a curvar las hojas ligeramente.
7	Las hojas curvadas se empiezan a distorsionar, dejando el envés de las mismas hacia fuera.
8	Las hojas se distorsionan completamente.
9	Las hojas de las plantas afectadas son de menor tamaño.

natural actúa en aquellas poblaciones donde sus individuos presentan diferencias entre sí, y cuando tales diferencias tienen una base genética y son heredables. Una población o especie con bajos niveles de variación genética, que vive en condiciones silvestres puede ser exitosa en un ambiente determinado, o estar en riesgo de extinguirse cuando estas condiciones se modifican. La fragmentación y la destrucción de los hábitats en los que se encuentran las poblaciones vegetales silvestres, constituyen una seria amenaza para los recursos genéticos, y hacen urgente el estudio y la estimación de la cantidad y los patrones de distribución de la variabilidad genética presente en las poblaciones silvestres de especies de plantas que actual o potencialmente son útiles para el hombre (Vida, 1994).

El conocimiento de los niveles de variabilidad genética y de sus patrones de distribución geográfica es el primer paso para la elaboración de estrategias de uso y manejo de los recursos genéticos presentes en los parientes silvestres de las plantas cultivadas. El uso de marcadores moleculares ha permitido estimar con mayor precisión los niveles de variabilidad genética mantenidos en las poblaciones naturales, así como los mecanismos que producen y mantienen esta variabilidad.

Las isoenzimas han sido utilizadas con éxito en los estudios para medir la variabilidad genética, la manera en que ésta se distribuye dentro y entre las poblaciones, los procesos evolutivos que la dirigen (e.g., Hamrick y Godt, 1990).

Para el caso de los parientes silvestres del Chile del estado de Sinaloa, se presentan los resultados preliminares de cinco poblaciones de *C. annuum* que cubren un gradiente latitudinal a lo largo del estado: "Yecorato" en la región norte, "El Reparó" en la centro-norte, "Aguas Blancas" en el centro, "Tabalá" en la centro-sur y "Otates" en el sur (cuadro 1).

Se empleó la técnica de electroforesis de almidón (e.g., Soltis y Soltis, 1989; Hillis y Moritz, 1990). Se utilizaron cuatro sistemas de corrimiento (Mitton *et al.*, 1979; Stuber *et al.* 1988), que resolvieron trece enzimas con 22 loci. Para obtener las frecuencias génicas y genotípicas, la heterocigosis observada y esperada, así como el número de alelos por locus y el porcentaje de loci polimórficos de cada población, se utilizó el programa estadístico Biosys (Swofford, 1989).

Todas las poblaciones de *C. annuum* mostraron elevados niveles de variabilidad genética, tanto en el número de alelos por locus, el porcentaje de loci polimórficos, como en los niveles de heterocigosis observada (cuadro 4). Las poblaciones de "El Reparó" y "Aguas Blancas" mostraron mayores niveles de variabilidad genética (heterocigosis observada de 0.325 y 0.322, respectivamente) que el resto de las poblaciones. Sin embargo, la heterocigosis observada entre las distintas poblaciones no fue estadísticamente diferente ($G_H = 0.13$; $P > 0.05$).

La elevada variabilidad genética obtenida en este estudio para las poblaciones silvestres de *C. annuum* difiere de los reportes previos de McLeod *et al.* (1983) y Loaiza-Figueroa *et al.* (1989). McLeod *et al.* (1983)

Cuadro 3. Índice de enfermedad y porcentaje de plantas con síntomas de poblaciones silvestres de *Capsicum* del estado de Sinaloa y del cultivar Sonora Anaheim 66 bombardeadas con el geminivirus PHV.

Población	Núm. de plantas		% de plantas infectadas	Índice de enfermedad	
	I	CS		Media	Intervalo
Pajaritos	5	3	60	4.4	0-8
Buyubampo	5	3	60	4.8	0-8
Yecorato	5	2	40	2.4	0-7
Tehueco	5	5	100	5.8	5-7
Texcalama	2	2	100	5.5	5-6
El Reparó	5	1	20	1.0	0-5
Aguas Blancas	5	2	40	2.8	0-7
Alcoyonqui	5	4	80	6.2	0-8
Chapeteado	5	4	80	6.2	0-9
Tabalá	5	4	80	5.0	0-7
Dimas	5	3	60	3.8	0-7
Concordia	5	4	80	5.8	0-8
Otates	5	3	60	4.2	0-8
Cultivar Sonora Anaheim 66	4	4	100	6.5	3-9

I = inoculadas, CS = con síntomas

reportan una heterocigosis promedio de 0.0117, un porcentaje promedio de loci polimórficos de 30.7, y 1.54 alelos por locus. Loaiza-Figueroa *et al.* (1989) encuentran que la variabilidad genética dentro de las poblaciones silvestres de *C. annum* y *C. frutescens*, medida en términos de heterocigosis, es de 0.025.

Las diferencias entre nuestros resultados y los de McLeod *et al.* (1983) y Loaiza-Figueroa *et al.* (1989) pueden deberse a que ellos analizaron material procedente de accesiones o bancos de germoplasma. Las plantas obtenidas a partir de lotes de semillas pueden proceder de una o pocas plantas madre, lo cual conduciría a subestimar los niveles de variabilidad presentes en las poblaciones naturales.

Los niveles de variabilidad genética encontrados en las poblaciones silvestres de *C. annum* del estado de Sinaloa coinciden con los reportados por Hamrick y Godt (1989) para plantas herbáceas y perennes, con una amplia distribución geográfica y dispersión de semillas por animales.

En este momento, se están realizando los análisis de polimorfismo enzimático para otras poblaciones distribuidas a lo largo del estado de Sinaloa. Es posible, por los resultados obtenidos hasta el momento, que estas poblaciones presenten patrones de variación distintos a los ya descritos, los cuales se correlacionarán a su vez, con los niveles de resistencia y susceptibilidad a enfermedades. Finalmente, es importante mencionar que, después de una revisión de la literatura sobre la biología del género *Capsicum* (S. Hernández-Verdugo, en prep.), no se encontró ningún trabajo en donde se documenten los niveles de variación genética en poblaciones silvestres.

Variabilidad morfológica

En la naturaleza es casi imposible encontrar dos in-

dividuos que sean idénticos. La regla es que los individuos de una población o en poblaciones distintas presenten diferencias en los caracteres fisiológicos o morfológicos, y estas diferencias se deben a factores genéticos y ambientales. Sin embargo, no todos los caracteres responden de igual manera a las presiones del ambiente.

Los estudios de la cantidad y patrones de la variabilidad morfológica expresada dentro y entre las poblaciones nos permite conocer las causas o mecanismos que actualmente pueden estar operando sobre las poblaciones naturales o que en el pasado hayan conducido a su diferenciación, considerando algún carácter en particular. El conocimiento de esta variabilidad morfológica y sus patrones de distribución geográfica, complementados con los estudios de la variabilidad genética, constituyen una base sólida en la elaboración de programas para el uso y conservación de los recursos genéticos.

Para ilustrar los niveles de variabilidad morfológica de las poblaciones silvestres del Chile, se presentan los resultados de siete poblaciones distribuidas en un gradiente latitudinal de aproximadamente 600 km y en diferentes hábitats del estado de Sinaloa (cuadro 1).

Se tomaron medidas de once caracteres morfológicos de acuerdo a los criterios establecidos en la literatura especializada (Anónimo, 1995) de un promedio de 19 plantas por población (cuadro 5). En general, las poblaciones silvestres de *C. annum* del estado de Sinaloa presentan una gran variabilidad morfológica y se diferencian significativamente en todos los caracteres medidos, excepto en el diámetro del tallo (cuadro 5). Sin embargo, no existe una tendencia general clara, ya que los caracteres medidos se sobrelapan debido a que presentan una gran variación intrapoblacional (cuadro 5). Para ilustrar esto, se presenta la descripción de algunas poblaciones.

Cuadro 4. Variabilidad genética de poblaciones silvestres de *Capsicum* del estado de Sinaloa. El error estándar se muestra entre paréntesis.

Población	Tamaño promedio de muestra por locus	Núm. promedio de alelos por locus	Porcentaje de loci polimórficos*	Heterocigosis observada	Heterocigosis esperada
Yecorato	29.3 (2.5)	2.5 (0.2)	90.9	0.255 (0.043)	0.402 (0.041)
El Reparo	31.0 (2.0)	2.7 (0.1)	90.9	0.325 (0.047)	0.452 (0.042)
Aguas Blancas	33.1 (2.4)	2.7 (0.2)	90.9	0.322 (0.044)	0.466 (0.036)
Tabalá	30.9 (2.5)	2.5 (0.1)	90.9	0.263 (0.043)	0.414 (0.042)
Otates	29.0 (2.8)	2.6 (0.2)	90.9	0.315 (0.046)	0.433 (0.042)

* Un locus es considerado polimórfico si la frecuencia del alelo más común no excede de 0.95.

La población "Texcalama" se distingue de las demás por tener plantas de mayor altura, con frutos grandes, con un número mayor de semillas por fruto y con las semillas de mayor peso aunque con hojas de tamaño intermedio. "Chapeteado", por el contrario, es la población que tiene las plantas de menor altura, más angostas y con las hojas más pequeñas; sus frutos son de los más angostos y de un largo intermedio, aunque presentan un número muy similar de semillas por fruto a "Texcalama", pero de un peso intermedio.

Las plantas de "Yecorato" y "Otates" son las que tienen una mayor variación intrapoblacional y muchos de sus caracteres presentan valores promedio intermedios. En "Tehueco" se encontraron las plantas más altas y más anchas después de las de "Texcalama", sus frutos son de tamaño intermedio, pero es la población que tiene el menor número de semillas por fruto, pero de mayor peso.

La variabilidad morfológica encontrada entre las poblaciones de *C. annuum* del estado de Sinaloa fue elevada y las poblaciones se diferencian estadística-

mente para la mayoría de los caracteres analizados. Estas diferencias pueden correlacionarse, al menos parcialmente, con algunas características particulares de los ambientes en los que se encuentran las poblaciones. Por ejemplo, "Texcalama" que se caracteriza por tener las plantas más vigorosas, se encuentra en un lugar que recibe una de las mayores cantidades de precipitación. En cambio, "Chapeteado" es la población con plantas más pequeñas y está en el lugar que recibe en promedio la menor precipitación de todas las poblaciones. La correlación entre la precipitación promedio anual con el diámetro del tallo fue significativa ($r^2 = 0.823$; $P < 0.003$) lo cual puede indicar que algunas características vegetativas de las plantas relacionadas con su vigor están correlacionadas con la cantidad de agua disponible para su crecimiento.

La variabilidad morfológica de las poblaciones de *Capsicum* estudiadas hasta el momento, muestra un patrón de variación complejo que incluso con análisis multivariados no muestra tendencias claras que puedan ser útiles como marcadores morfológicos en el campo. Dada esta gran variación continua o cuanti-

Cuadro 5. Valores promedio de caracteres morfológicos medidos de poblaciones silvestres de *Capsicum* del estado de Sinaloa. Los errores estándares se presentan entre paréntesis.

Población	Altura de la planta (cm)	Ancho de la planta (cm)	Longitud del tallo (cm)	Diámetro del tallo (cm)	Ancho de la hoja (cm)	Largo de la hoja (cm)	Longitud del pedicelo (cm)	Ancho del fruto (mm)	Largo del fruto (mm)	Núm. de semillas/fruto	Peso de semilla (mg)
Yecorato	146 bc (±10.5)	140 ab (±11.2)	20 bc (±5.4)	1.7 a (±0.14)	3.3 ab (±0.15)	5.6 a (±0.22)	2.8 ab (±0.10)	5.5 bc (±0.01)	6.0 abcd (±0.02)	15ab (±1.03)	2.5 bc (±0.0001)
Tehueco	165 ab (±14.9)	150 ab (±15.9)	31 bc (±7.6)	1.4 a (±0.19)	2.6 bc (±0.21)	4.3 bc (±0.32)	2.8 ab (±0.14)	6.0 b (±0.02)	6.2 abc (±0.03)	11 bc (±1.78)	2.7 bc (±0.0001)
Texcalama	181 a (±11.1)	175 ab (±11.9)	61 a (±5.7)	1.7 a (±0.15)	2.4 cd (±0.16)	4.4 bc (±0.24)	2.3 bc (±0.11)	7.7 a (±0.01)	7.6 ab (±0.02)	18 ab (±1.10)	3.6 a (±0.0001)
Alcoyonqui	133 bc (±10.2)	140 ab (±10.9)	33 bc (±5.2)	1.6 ab (±0.13)	3.0 ab (±0.15)	5.0 ab (±0.22)	2.7 ab (±0.20)	5.4 bc (±0.01)	5.6 bcd (±0.02)	14 ab (±1.03)	1.9 cd (±0.0001)
Chapeteado	95 bc (±24.9)	68 bc (±26.6)	21 bc (±12.7)	1.1 a (±0.33)	1.4 d (±0.36)	3.5 bc (±0.53)	2.6 ab (±0.24)	5.4 bc (±0.02)	6.8 ab (±0.03)	17 ab (±1.78)	2.7 bc (±0.0002)
Tabalá	117 bc (±14.4)	141 ab (±15.4)	37 ab (±7.3)	1.7 a (±0.17)	2.4 cd (±0.21)	3.8 bc (±0.31)	2.4 ab (±0.14)	5.7 b (±0.0)	6.1 abc (±0.02)	12 bc (±1.26)	2.7 bc (±0.0002)
Otates	158 bc (±13.1)	137 ab (±14.0)	30 bc (±6.7)	1.8 a (±0.17)	2.4 cd (±0.19)	4.5 bc (±0.28)	2.4 ab (±0.13)	6.3 b (±0.01)	6.9ab (±0.02)	14 ab (±1.07)	2.2 cd (±0.0001)
F	3.6413	2.6213	5.3047	1.0336	7.2586	5.4834	2.5008	32.0457	13.2468	3.6349	16.2461
P	< 0.01	< 0.05	< 0.001	> 0.05	< 0.001	< 0.001	< 0.05	< 0.001	< 0.001	< 0.01	< 0.001

Dentro de cada columna, las medias seguidas con las mismas letras minúsculas no son significativamente diferentes ($P = 0.05$).

tativa, así como la varianza intrapoblacional asociada, sería muy interesante realizar estudios de genética cuantitativa (Falconer, 1981) con algunas de las poblaciones contrastantes para determinar con mayor precisión las varianzas asociadas intra e inter-poblacionalmente, así como las estimaciones de las heredabilidades de los caracteres de interés para el uso y manejo de esta especie. Sería también interesante efectuar experimentos en diferentes localidades que representen los ambientes más contrastantes del estado de Sinaloa para estimar la interacción genotipo-ambiente. Estos experimentos nos permitirían discernir la importancia relativa de la variabilidad genética y los efectos de las diferencias ambientales en las poblaciones de *C. annuum* hasta hoy estudiadas.

Variabilidad en la capacidad de germinación

La germinación de las plantas que se reproducen por semillas es un proceso de gran importancia en el establecimiento y sobrevivencia de las poblaciones naturales, que depende en parte de las condiciones de su hábitat y de otros aspectos de la historia de vida de la especie (Silvertown, 1981; Venable y Brown, 1988). Después de que una semilla ha germinado, las plántulas son sumamente vulnerables a los cambios ambientales y su destino depende de que estas condiciones le sean propicias para llegar a la madurez. Por esto, normalmente se considera que los mecanis-

mos que regulan la germinación están bajo fuertes presiones selectivas, y la variabilidad dentro y entre poblaciones de una misma especie, en este carácter, se debe a adaptaciones locales o regionales al clima o a condiciones específicas de su hábitat (Meyer y Kitchen, 1994; Meyer et al., 1995; Meyer et al., 1997).

Para el análisis de la capacidad de germinación de las plantas silvestres del Chile, se analizaron las respuestas de catorce poblaciones silvestres de *C. annuum* del estado de Sinaloa, distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal de aproximadamente 600 km, en altitudes que van de los 3 a los 390 msnm (cuadro 1).

Para las pruebas de germinación de las semillas se hicieron varios ensayos experimentales. En este artículo se presentan únicamente los resultados de los siguientes tratamientos: (1) 12 h de luz y 12 h de oscuridad con temperatura constante a 25°C, como control, (2) 500 ppm de ácido giberélico, (3) temperatura fluctuante de 12/12 h a 25° - 35°C, y (4) oscuridad. En todos los tratamientos, excepto en el de temperatura variable se utilizó temperatura constante de 25°C. En todos los tratamientos, excepto en el de oscuridad total las semillas fueron puestas bajo 12 h luz y 12 h oscuridad.

Todas las poblaciones de *C. annuum* mostraron diferencias estadísticamente significativas en todas las pruebas de germinación, excepto en oscuridad, donde hubo muy poca o nula germinación (cuadro 6). En todos los tratamientos la variedad comercial "Jalape-

Cuadro 6. Porcentaje de germinación en cuatro tratamientos de poblaciones silvestres de *Capsicum* del estado de Sinaloa.

Población	Control	500 ppm de ácido giberélico	25-35° C	Oscuridad
Pajaritos	46 a	79 a	93 a	7 a
Buyubampo	3 c	44 abc	38 abcd	0 a
Yecorato	18 b	47 abc	28 bcde	2 a
Tehueco	48 a	52 ab	49 abcd	0 a
Texcalama	5 c	58 ab	60 abc	0 a
Compeal	6 c	28 bc	8 cde	0 a
Aguas Blancas	1 c	57 ab	57 abc	0 a
Alcoyonqui	3 c	14 c	25 bcde	0 a
Chapeteado	22 b	77 ab	66 abc	1 a
Tabalá	35 a	52 ab	52 abcd	0 a
Dimas	19 b	67 ab	74 ab	0 a
Concordia	0 c	32 bc	76 a	0 a
Otates	1 c	21 bc	48 abcd	1 a
Walamo	1 c	46 abc	75 ab	2 a
F	28.4414	8.9332	14.5730	1.6558
P	< 0.001	< 0.001	< 0.001	> 0.05

Dentro de cada columna, las medias seguidas con las mismas letras minúsculas no son significativamente diferentes (P = 0.05).

ños" tuvo casi el 100% de germinación (datos no mostrados). En general, el tratamiento de 500 ppm de ácido giberélico y la temperatura fluctuante entre 25° y 35°C, elevan significativamente el porcentaje de germinación en todas las poblaciones. En cambio, en el tratamiento de oscuridad, no hay germinación.

Las comparaciones múltiples de las medias indican que en la prueba control se pueden distinguir tres grupos: uno con mayor germinación, formado por "Tehueco", "Pajaritos" y "Tabalá", otro con germinación intermedia, constituido por "Chapeteado", "Dimas" y "Yecorato", y el resto de las poblaciones con baja germinación.

En 500 ppm de ácido giberélico, "Pajaritos" muestra la mayor capacidad de germinación, le siguen "Chapeteado", "Texcalama" y "Tehueco"; posteriormente están el resto de poblaciones, con "Alcoyonqui" en el extremo inferior. Con temperatura fluctuante, nuevamente "Pajaritos" presenta una mayor germinación seguida de "Concordia", "Walamo" y "Otates" que presentan un nivel de germinación muy similar entre sí; les siguen el resto de las poblaciones, con "Compeal" en el nivel inferior.

La casi nula germinación de todas las poblaciones silvestres de *C. annuum*, a diferencia del cultivado utilizado como testigo, en oscuridad, nos indica que los primeros poseen mecanismos de latencia que les permiten regular su germinación, en función de las condiciones ambientales, propios de los parientes silvestres de las plantas cultivadas, perdidos durante los procesos de domesticación (Ladizinsky, 1987). El polimorfismo en la latencia de las semillas es considerado un mecanismo adaptativo de las plantas silvestres, que les permite germinar cuando las condiciones ambientales son propicias para el establecimiento y la sobrevivencia de las plántulas, y como un mecanismo de autorregulación de las densidades de las poblaciones (Ladizinsky, 1987; Venable y Brown, 1988).

Generalmente los requerimientos para germinar en las diferentes especies de plantas es considerado un carácter de valor adaptativo (Olf *et al.*, 1994; Meyer *et al.*, 1995), y la variación intraespecífica es vista como adaptación genotípica a condiciones climáticas locales o regionales (Meyer, 1992; Meyer *et al.* 1989; Meyer *et al.* 1990; Meyer y Monsen, 1991; Meyer *et al.*, 1997; Pegtel, 1985). Sin embargo, no siempre es posible explicar la variabilidad en la capacidad de germinación o latencia de las poblaciones de la misma especie en términos de adaptaciones diferenciales a factores climáticos locales (Schütz y Milberg, 1997). En el caso de las poblaciones del Chile estudiadas, los análisis de correlación con variables climáticas no fueron estadísticamente significativos, lo cual hace difícil interpretar nuestros resultados de germinación

como una adaptación a los climas locales. Esto no descarta la posibilidad de factores o condiciones microclimáticas o presiones de tipo biótico puedan explicar esta variación en la capacidad germinativa.

Conclusiones

A partir de este trabajo se puede afirmar que los materiales silvestres de *C. annuum* del estado de Sinaloa presentan una gran variabilidad genética, morfológica, en su capacidad de germinación y en sus niveles de resistencia al geminivirus PHV. Sobre este último aspecto es importante remarcar que hasta el momento no se conoce ninguna variedad cultivada que tenga resistencia a este patógeno. El trabajo demuestra, por lo tanto, que los parientes silvestres del Chile mantienen altos niveles de variabilidad genética, ecológica y de genes potencialmente útiles para la agricultura, que los hace un recurso genético valioso, necesario de estudiar y conservar.

Agradecimientos

Los autores agradecen a H. Luna, A. González, P. Cuevas y V. Zarco su colaboración en la colecta de los materiales silvestres; a R. Luna, L. Paz y T. Ascencio su apoyo en el trabajo de laboratorio; y al Dr. A. Casas la cuidadosa revisión que realizó a una versión preliminar de este artículo.

Literatura citada

- Anónimo. 1995. Descriptores para *Capsicum* (*Capsicum* spp.). Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Roma, Italia; Centro Asiático para el Desarrollo y la Investigación relativos a los Vegetales, Taipei, Taiwán y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Birnboim H.C. 1983. A rapid alkaline extraction method for the isolation of plasmid DNA. *Methods in Enzymology* 100:243-245.
- Brown J.K. y Hine R.B. 1984. Geminata particles associated with the leaf curl or "chino" disease of tomatoes in coastal areas of Western Mexico. *Phytopathology* 74:844.
- Brown J.K., Goldstein D.E. y Nelson M.R. 1986. Partial characterization of a geminivirus isolated from tomato with yellow leaf curly symptoms. *Phytopathology* 76:842.
- Brown J.K. y Nelson M.R. 1988. Transmission, host range, and virus-vector relationships in chino del tomate virus, a whitefly-transmitted geminivirus from Sinaloa, Mexico. *Plant Disease* 72:866-869.
- Brown J.K., Campodónico O.P. y Nelson M.R. 1989. A whitefly-transmitted geminivirus from peppers with tigré disease. *Plant Disease* 73:610.

- Burdon J.J. y Jarosz. A.M. 1989. Wild relatives as sources of disease resistance. En: Brown A.H.D., Frankel O.H., Marshall D.R. y Williams J.T. Eds. *The use of plant genetic resources*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 280-296.
- Davies J.W. y Stanley J. 1989. Geminivirus genes and vectors. *Trends in Genetics* 5:77-81.
- Damania A.B. 1996. Biodiversity conservation: A review of options complementary to standard *ex situ* methods. *Plant Genetics Resources Newsletter* 107:1-18.
- Eshbaugh W.H. 1980. The taxonomy of the genus *Capsicum* (Solanaceae). *Phytologia* 47:153-166.
- Falconer D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2nd. Ed. Longman Inc., New York.
- Gallegos H.M.L. 1978. Enchinamiento del tomate (chino disease of tomato). En: *Enfermedades de cultivos del estado de Sinaloa*. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Sinaloa, México.
- Garzón-Tiznado J.A., Torres-Pacheco I., Ascencio-Ibañez J.T., Herrera-Estrella L. y Rivera-Bustamante R.F. 1993. Inoculation of peppers with infection clones of a new geminivirus by biolistic procedure. *Phytopathology* 53:514-521.
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1990. Allozyme diversity in plant species. En: Brown H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. y Weir B.S. Eds. *Plant population genetics, breeding, and genetics resources*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 43-63.
- Harlan J.R. 1876. Genetics resources in the wild relatives of crops. *Crop Science* 16:329-333.
- Hillis D.M. y Moritz 1990. *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hunziker A.T. 1979. South America Solanaceae: A synoptic survey. En: Hawkes J.K., Lester R.L. y Skelding A.D. Eds. *Biology and taxonomy of Solanaceae*. Academic Press, New York. pp. 49-85.
- Jain S.K. 1994. Genetic conservation and plant agriculture. En: Loeshcke V., Tomiuk J. y Jain S.K. Eds. *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel. pp.411-416.
- Klein T.M., Fromm M.E., Weisinger A., Tomes A., Schaff D., Sletten M. y Stanford J.C. 1988. Transfer of foreign genes into intact maize cell using high-velocity microprojectiles. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. 85:4035-4039.
- Ladizinsky G. 1987. Pulse domestication before cultivation. *Economic Botany* 41:60-65.
- Loaiza-Figueroa F., Ritland K., Laborde-Cansino J.A. y Tanksley S.D. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 165:159-188.
- Marteli G.P. 1992. Classification and nomenclature of plant viruses: State of the art. *Plant Disease* 76:436-442.
- Meyer S.E. 1992. Habitat correlated variation in firecracker penstemon (*Penstemon eatonii* Gray: Scrophulariaceae) seed germination response. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119:268-279.
- Meyer S.E. y Monsen S.B. 1991. Habitat correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* 72:739-742.
- Meyer S.E. y Kitchen S.G. 1994. Life history variation in blue flax (*Linum perenne*: Linaceae): Seed germination phenology. *American Journal of Botany* 81:528-535.
- Meyer S.E., McArthur E. y Jorgensen G.L. 1989. Variation in germination response to temperature in rubber rabbitbrush (*Chrysothamnus nauseosus*: Asteraceae) and its ecological implications. *American Journal of Botany* 76:981-991.
- Meyer S.E., Monsen S.B. y McArthur E.D. 1990. Germination response of *Artemisia tridentata* (Asteraceae) to light and chill: Patterns of between-population variation. *Botanical Gazette* 151:176-183.
- Meyer S.E., Kitchen S.G. y Carlson S.L. 1995. Seed germination timing patterns intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 82:377-3889.
- Meyer S.E., Allen P.S. y Beckstead J. 1997. Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* 78:475-485.
- McLeod M.J., Guttman S.I., Eshbaugh W.H. y Rayle R.E. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* 37:562-574.
- Mitton J.B., Linhart Y.B. y Hamrick J.L. 1979. Allozyme polymorphisms detected in mature needle tissue of ponderosa pine. *Journal of Heredity* 70:86-89.
- Olf H., Pegtel D.M., van Groenendael J.M. y Bakker J.P. 1994. Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology* 82:69-77.
- Pickersgill B. 1984. Migrations of chili peppers, *Capsicum* spp. In the Americas. En: Stone D. Ed. *Papers of Peabody Museum of Archeology*, vol. 76. Harvard University Press. pp. 105-123.
- Piven N.M., Uzcátegui R.C. e Infante-H. D. 1995. Resistance to Tomato Yellow Mosaic Virus in species of *Lycopersicon*. *Plant Disease* 79:590-594.
- Pegtel D.M. 1985. Germination in populations of *Solanum dulcamara* L. from contrasting habitats. *New Phytologist* 100:671-679.
- Polston J.E. y Anderson P.K. 1997. The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the Western Hemisphere. *Plant Disease* 81:1358-1369.
- Pozo-Campodónico O., Montes H.S. y Redondo J.E. 1991. El chile (*Capsicum* spp.) En: *Avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México*. Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C. México. pp. 217-238.
- Schütz W. y Milberg P. 1997. Seed dormancy in *Carex canescens*: Regional differences and ecological consequences. *Oikos* 78:420-428.
- Shark K.B., Smith F.D., Harpending P.R., Rasmussen J.L. y Sanford J.C. 1991. Biolistic transformation of a procar-yote, *Bacillus megaterium*. *Applied and Environmental Microbiology* 57:480-485.

- Silvertown J.W. 1981. Seed size, lifespan and germination date as coadapted features of plant life history. *The American Naturalist* 118:860-864.
- Soltis D.E. y Soltis P. S. 1989. *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press, Portland Oregon.
- Stalker H.T. 1980. Utilization of the wild species for crop improvement. *Advances in Agronomy* 33:717-724.
- Stuber C.W., Wendel J.M. y Goodman M.M. 1988. Techniques and scoring procedures for starch electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays*). *Technical Bulletin* 286. North Carolina State University, NC.
- Swofford D.L. 1989. *Biosys-1*. Users manual. Release 1.7. The University of Illinois, Chicago.
- Torres-Pacheco I. 1997. Geminivirus involucrados en el rizado amarillo del chile: interacción entre el PHV y TPV. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Irapuato, Guanajuato.
- Torres-Pacheco I., Garzón-Tiznado J.A., Brown J.K., Becerra-Flora A. y Rivera-Bustamante R.F. 1996. Detection and distribution of geminiviruses in Mexico and southern United States. *Phytopathology* 86:1186-1192.
- Torres-Pacheco I., Garzón-Tiznado J.A., Herrera-Estrella L. y Rivera-Bustamante R.F. 1993. Complete nucleotide sequence of pepper huasteco virus: Analysis and comparison with bipartite geminiviruses. *Journal of General Virology* 74:2225-2231.
- Venable D.L. y Brown J.S. 1988. The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131:360-384.
- Vida G. 1994. Global issues of genetic diversity. En: Loeschcke V., Tomiuk J. y Jain S.K. Eds. *Conservation genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel. pp. 9-19.
- Williams P.H. 1988. Screening for resistance to disease. En: Brown A.H.D., Frankel O.H., Marshal D.R. y Williams J.T. Eds. *The use of plant genetic resources*. Cambridge University Press, New York. pp. 335-364.
- Zakay Y., Navot M., Zeidan M., Kedar N., Rabinowitch H. y Zmir D. 1991. Screening *Lycopersicon* accessions for resistance to Tomato Yellow Leaf Curl Virus: Presence of viral DNA and symptom development. *Plant Disease* 75:297-281.

DISCUSIÓN GENERAL

En esta discusión general se hace una breve presentación de los puntos más relevantes surgidos en cada uno de los capítulos, en donde se presenta la discusión detallada de los resultados obtenidos en esta investigación en el contexto de la literatura científica. En el capítulo anterior se presenta un panorama general de los avances de esta investigación.

El género *Capsicum* tiene su centro de origen en la región que comprende Bolivia, el norte de Argentina y sur de Brasil (Pickersgill 1971, 1984; Hnziker 1979). Está conformado de alrededor de 30 especies, de las cuales *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens* son domesticadas. Evidencias biogeográficas indican que *C. annuum* fue domesticado en México (Pickersgill 1971, 1984), *C. frutescens* en Costa Rica (Pickersgill 1971, 1984) y posiblemente también en México (Loaiza-Figueroa *et al.* 1989), *C. chinense* en el Amazonas, *C. baccatum* en Bolivia y *C. pubescens* en los Andes (Pickersgill 1971, 1984).

A pesar de que el género *Capsicum* ha sido sometido a numerosos estudios taxonómicos y evolutivos por medio de marcadores morfológicos, cromosómicos y moleculares, estos se han limitado a las especies cultivadas y a sus parientes silvestres más cercanos, y aún persisten problemas taxonómicos en la delimitación del género y la especie y en como tratar la variación infraespecífica. Las especies del género *Capsicum* han sido intercambiadas entre los géneros *Actinus*, *Athenea*, *Brachistus*, *Vassobia*, *Withania* y *Witheringia* (Eshbaugh 1980). Para una mejor delimitación del género es necesario efectuar estudios con todas las especies del género y con taxa de géneros cercanos, como es *Witheringia*, con el cual algunas veces ha sido confundido (D' Arcy 1973).

El problema de la delimitación de la especie se presenta particularmente en los taxa *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens*. Con base en caracteres florales y una elevada esterilidad de los híbridos F₁ obtenidos de cruzas interespecíficas, estos tres taxa fueron considerados como especies distintas (Smith y Heiser 1951, 1957; Heiser y Smith 1953). Sin embargo, Eshbaugh (1975) y Pickersgill (1971, 1988, 1991) encontraron que las cruzas entre los miembros de esta complejo producen híbridos F₁ fértiles. Debido a que las barreras reproductivas interespecíficas no están completamente desarrolladas y las diferencias morfológicas son pequeñas, el estatus de especie de cada uno de estos taxa puede ser cuestionado legítimamente (Pickersgill 1998).

Los estudios utilizando como marcadores moleculares isoenzimas no han logrado resolver este problema. Mientras que McLeod *et al.* (1979a, b, 1983) encuentran una diferenciación genética muy reducida que impide considerarlos especies diferentes ($D = 0.06$), Loaiza-Figueroa *et al.* (1989) encuentran que la distancia genética ($D = 0.548$) es lo suficientemente grande como para considerar a *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens* como especies diferentes. Es posible que las diferencias entre estos resultados se deban a las características genéticas de los materiales utilizados o a que las isoenzimas no son los marcadores moleculares adecuados para resolver este problema.

En México se encuentran bajo cultivo las especies *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. pubescens*. De éstas, *C. annuum* es la más importante económicamente y se cultiva en todas las regiones agrícolas del país, mientras que las otras tres especies se cultivan en la región del sureste. En condición silvestre están *C. annuum*, *C. frutescens* y dos especies que nunca han sido utilizadas por el hombre: *C. ciliatum* y *C. lanceolatum*. *C. ciliatum* se encuentra en todos los estados del país, excepto en los de la región noroeste. En cambio, *C. lanceolatum* ha sido reportada sólo en los estados de Chiapas y Veracruz.

Diferenciación en la germinación de semillas entre poblaciones de *C. annuum* silvestre. A diferencia de la variedad cultivada, las semillas de *C. annuum* silvestres fueron incapaces de germinar en oscuridad constante. Sin embargo esto fue revertido por la luz y las temperaturas fluctuantes. Esto sugiere que las semillas de *C. annuum* silvestre tienen mecanismos de latencia que pueden ser rotos por la luz y temperaturas fluctuantes. Tales mecanismos de latencia son característicos de los parientes silvestres de las plantas cultivadas, que han sido perdidos durante su proceso de domesticación (Ladizinsky 1985).

La luz y la temperatura son de los factores más importantes que regulan la latencia y la germinación de las semillas en condiciones naturales. La respuesta en la germinación de las semillas a esos factores es considerada una adaptación para el establecimiento de un banco de semillas permanente, la cual asegura que las semillas de una especie determinada germinarán cerca de la superficie de suelo y entre los claros de la vegetación (Pons 1992). Se ha demostrado que las fluctuaciones en la temperatura son mayores sobre o cerca de la superficie del suelo (Thomson *et al.* 1977; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982). Las poblaciones silvestres de *C.*

annuum de noroeste de México están sujetas durante el periodo de su germinación a fluctuaciones en la temperatura entre el día y la noche, mayores a los 30° C.

Las diferentes poblaciones de *C. annuum* estudiadas mostraron una gran variación en su capacidad de germinación en todos los tratamientos excepto en oscuridad donde no hubo germinación. De la misma manera, todas las poblaciones mostraron diferencias significativas en la tasa de germinación en todos los tratamientos, excepto en oscuridad constante y escarificación con ácido sulfúrico.

La variación intraespecífica en la respuesta en la germinación frecuentemente ha sido interpretada como una adaptación correlacionada con los principales factores climáticos de los sitios de colecta (Thompson 1975; Meyer y Monsen 1991; Meyer *et al.* 1997). Con excepción de la precipitación media anual, los demás factores climáticos y geográficos de los sitios de colecta parecen no tener influencia sobre la capacidad y la tasa de germinación de las poblaciones silvestres de *C. annuum* estudiadas. Debido a que en el noroeste de México la mayor parte de la precipitación ocurre durante el periodo de germinación, crecimiento, floración y maduración de los frutos de las poblaciones silvestres de *C. annuum*, es probable que la disponibilidad de agua, junto con las fluctuaciones cíclicas diarias de temperatura sean los principales factores que regulan la germinación en estas poblaciones.

La elevada variabilidad en los patrones de germinación en las semillas de *C. annuum* silvestres del noroeste de México, junto con la capacidad de responder a las temperaturas fluctuantes, aún en oscuridad, pueden ser parte de los mecanismos que permite a esta especie colonizar deferentes hábitats, que van desde la sombra de la vegetación arbórea de la selva baja caducifolia hasta lugares altamente perturbados, como son los potreros y orillas de los caminos. Además esta alta variabilidad en la germinación pudo haber contribuido a que *C. annuum* alcanzara el amplio rango de distribución geográfico que presenta, desde el sur de Estado Unidos hasta el sur de Perú (Pickersgill 1971; D' Arcy y Eshbaugh 1974).

Variación y estructura genética de poblaciones silvestres y domesticadas de *C. annuum*. Las poblaciones silvestres y domesticadas de *C. annuum* mantienen elevados niveles de variación genética similares, indicando que el proceso de domesticación no ha erosionado la variabilidad genética en las poblaciones domesticadas. La elevada variación genética encontrada en las

poblaciones domesticadas de *C. annuum* puede ser debido a que las semillas utilizadas en estos cultivos son híbridos comerciales.

El porcentaje de loci polimórficos (P) de 90.8 y 84.6, el número medio de alelos por locus (A) de 2.72 y 2.60, y la heterocigosis media de esperada (He) de 0.445 y 0.408 en las poblaciones silvestres y cultivadas fue mayor que los valores reportados de P=30.7 y 26.9, A=1.15 y 1.38, He=0.12 y 0.003, para las poblaciones silvestres y domesticadas de *C. annuum* por otros investigadores (McLeod *et al.* 1983), y que los valores promedio de P=32.0 y 25.5, A=2.47 y 2.15, He=0.117 y 0.093, para estas mismas poblaciones en aproximadamente 21 especies de plantas cultivadas y sus parientes silvestres más cercanos (Doebly 1989). Las heterocigosis esperadas de acuerdo al equilibrio Hardy-Weinberg dentro de las poblaciones silvestres y cultivadas (H_s) de 0.473 y 0.434, fueron también mucho más altas que los valores promedio de 0.012 y 0.025 reportados para las poblaciones silvestres y domesticadas de las cinco especies de *C. annuum* domesticadas y sus parientes silvestres más cercanos (Loaiza-Figueroa *et al.* 1989).

La elevada variación genética en las poblaciones de plantas silvestres ha sido relacionada con la historia de vida de la especie, rango de distribución geográfico, mecanismos de apareamiento, mecanismos de dispersión de las semillas, y otros factores ecológicos (Hamrick *et al.* 1979; Loveless y Hamrick 1984; Hamrick y Godt 1990). La combinación de algunas características como el ser de plantas herbáceas y perennes, con una distribución geográfica amplia, flores que favorecen la polinización cruzada y semillas dispersadas por las aves, puede estar causando los elevados niveles de variación genética en las poblaciones silvestres de *C. annuum*.

El análisis de diversidad genética de Nei muestra que en las poblaciones silvestres y domesticadas de *C. annuum*, la mayor parte de la variación genética se encuentra dentro, más que entre las poblaciones. Sin embargo, la diferenciación entre las poblaciones fue mayor en las poblaciones cultivadas ($G_{ST} = 0.167$) que en las silvestres ($G_{ST} = 0.056$). La poca diferenciación genética en las poblaciones silvestres indica la presencia de un elevado flujo génico entre ellas ($Nm = 4.21$). La identidad genética promedio (I) de 0.952 entre las poblaciones silvestres confirma la poca diferenciación entre ellas. El valor promedio de I = 0.818 entre las poblaciones silvestres y domesticadas indica que el proceso de domesticación ha producido cambios en las frecuencias alélicas en las poblaciones cultivadas, y la I = 0.817 promedio (con intervalo de 0.709 a 0.833)

entre las poblaciones cultivadas nos indica que tales cambios genéticos han sido en direcciones diferentes.

Resistencia al Virus Huasteco del Chile de poblaciones silvestres de *C. annuum*. El escrutinio e identificación de fuentes potenciales de resistencia contra enfermedades es la base en el mejoramiento genético cuando se trata de incorporar esta característica a las variedades comerciales. En *Capsicum*, los materiales silvestres son fuente de resistencia contra plagas y enfermedades (Pickersgill 1991). En este estudio se lograron identificar algunas poblaciones con altos niveles de resistencia al PHV. Particularmente la población “El Reparó” desarrolló los síntomas consistentemente menos severos y el índice de enfermedad más bajos en los dos experimentos de inoculación con el método de biobalística y en el de injertos y tuvo uno de los valores relativos más bajos en la cuantificación del ADN viral por “dot blot” y densitometría.

Además, la población “Yecorato” mostró síntomas poco severos e índices de enfermedad relativamente bajos en el primer experimento de inoculación con el método de biobalística y en el de injertos y fue la que presentó el valor relativo más bajo en la cuantificación del ADN del PHV.

A partir de los resultados de los experimentos de inoculación del PHV con los métodos de biobalística y de injertos y la detección y cuantificación del ADN viral por hibridización “dot blot” puede concluirse que las poblaciones “El Reparó” y “Yecorato”, parecen ser una buena fuente genética de resistencia al PHV que podría ser utilizada en futuros programas de mejoramiento, que traten de incorporar esta característica a las variedades comerciales de Chile.

CONCLUSIONES

1. A partir de los resultados de esta investigación puede afirmarse que los materiales silvestres de *C. annuum* del estado del noroeste de México mantiene elevados niveles de variación ecofisiológica, genética y en la resistencia al geminivirus PHV.
2. Los materiales silvestres de *C. annuum* tienen latencia impuesta por la oscuridad, la cual puede ser rota por temperatura alternante y ácido giberélico.
3. La elevada variación genética encontrada en las poblaciones domesticadas de Chile indica que el proceso de domesticación no ha erosionado la variación genética en estas poblaciones.

4. El proceso de domesticación ha modificado la constitución genética de los chiles cultivados, y esta modificación ha sido en dirección diferente para cada tipo de chile.
5. Las poblaciones silvestres de *C. annum* del noroeste de México presentaron poca diferenciación genética, con un elevado flujo génico entre ellas.
6. En este estudio se identificaron dos poblaciones que pueden ser fuente de resistencia al virus PHV en futuros programas de mejoramiento genético de las variedades cultivadas de Chile.

REFERENCIAS

- D' Arcy W. G. 1973. Flora of Panama. *Annals of Missouri Botanical Garden* **60**: 573-780.
- D' Arcy W. G. y Eshbaugh W. H. 1974. New World peppers (*Capsicum*-Solanaceae) of north of Colombia. *Baileya* **19**: 93-103.
- Doebley J. 1989. Isozymic evidence and evolution of crop plants. En: Soltis E. D. y Soltis P. M. (Eds.). *Isozymes in plant biology*. Dioscorides, Portland, Oregon, pp. 165-191.
- Eshbaugh W. H. 1975. Genetical and biochemical systematic studies of Chile peppers (*Capsicum*-Solanaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **102**: 239-403.
- Eshbaugh W. G. 1980. The taxonomy of the genus *Capsicum* (Solanaceae). *Phytologia* **47**: 153-166.
- Hamrick J. L. y Godt M. J. W. 1990. Allozyme diversity in plant species. En: Brown A. H. D., Clegg M. T., Kahler A. L. y Weir S. (Eds.). *Plant population genetics, breeding, and genetics resources*. Sinauer, Sunderland, MA, pp. 43-63.
- Hamrick J. L., Linhart Y. B. y Mitton J. B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 173-200.
- Heiser C. B. y Smith P. G. 1953. New species of *Capsicum* from South America. *Brittonia* **10**: 194-201.
- Hunziker A. T. 1979. South American Solanaceae: a synopsis survey. En: Hawkes J. K., Lester R. L. y Skelding A. D. (Eds.). *Biology and taxonomy of Solanaceae*. Linnean Society Symposium, Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 49-85.
- Ladizinsky, G. 1985. Founder effect in crop-plant evolution. *Economic Botany* **39**: 191-199.

- Loaiza-Figueroa F., Ritland K., Laborde-Cansino J. A. y Tanksley S. D. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **165**: 159-188.
- Loveless M. D. y Hamrick J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 65-95.
- McLeod M. J., Eshbaugh W. H. y Guttman S. I. 1979a. Preliminary biochemical systematic study of the genus *Capsicum*-Solanaceae. En Hawkes J. G., Lester R. N. y Skelding A. D. (Eds.) *Biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linnean Society Symposium Series, no. 7. Academic Press, New York, pp. 701-714.
- McLeod M. J., Eshbaugh W. H. y Guttman S. I. 1979b. An electrophoretic study of *Capsicum* (Solanaceae): the purple flowered taxa. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **106**: 326-333.
- McLeod M. J., Guttman S. I., Eshbaugh W. H. y Rayle R. E. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* **37**: 562-574.
- Meyer S. E., Allen P. S. y Beckstead J. 1997. Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* **78**: 474-485.
- Meyer S. E. y Monsen S. B. 1991. Habitat-correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisa tridentata* ssp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* **72**: 739-742.
- Meyer S. E. Monsen S. B. y McArthur E. D. 1990. Germination response of *Artemisa tridentata* (Asteraceae) to light and chill patterns of between-population variation. *Botanical Gazette* **151**: 176-183.
- Pickersgill B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* **25**: 683-691.
- Pickersgill B. 1984. Migration of chili peppers, *Capsicum* spp. In the Americas. En: Stone D. (Ed.). *Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology*. Vol. 76. Harvard University Press, pp. 105-123.

- Pickersgil B. 1988. The genus *Capsicum*: a multidisciplinary approach to the taxonomic of cultivated and wild plants. *Biologisches Zentralblatt* **107**: 381-389.
- Pickersgil 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. En: Tsuchiya T. Y Gupta P. K. (Edr.). *Chromosome engineering in plants: Genetics, breeding and evolution*. Part B. Elsevier, Amsterdam, pp. 139-160.
- Pons T. L. 1992. Seed responses to light. En: Fenner M. (Ed.). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB. International, Wallingford, pp.258-284.
- Smith P.G. y Heiser C. B. 1951. Taxonomic and genetic studies on the cultivated peppers, *C. annum* L. and *C. frutescens* L. *American Journal of Botany* **38**: 362-368.
- Smith P. G. y Heiser C. B. 1957. Taxonomy of *Capsicum sinense* Jacq. and the geographic distribution of cultivated *Capsicum* species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **34**: 413-420.
- Thompson K. Grime J. P. y Mason G. 1977. Seed germination in responses to diurnal fluctuations in temperature. *Nature* **267**: 147-148.
- Thomson P. A. 1975. Characterization of germination responses of *Silene dioica* (L.) Clairv., populations from Europe. *Annals of Botany* **39**: 1-19.
- Vázquez-Yanes C. y Orozco-Segovia A. 1982. Seed germination in a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiological Plantarum* **56**: 295-298.