

PLASTICIDAD FENOTÍPICA DE POBLACIONES DE CHILE SILVESTRE (*CAPSICUM ANNUUM* VAR. *GLABRIUSCULUM*) EN RESPUESTA A DISPONIBILIDAD DE LUZ

SERGIO HERNÁNDEZ-VERDUGO^{1,4}, RAMÓN A. GONZÁLEZ-SÁNCHEZ², FLOR PORRAS¹, SAÚL PARRA-TERRAZA¹,
ÁNGEL VALDEZ-ORTIZ³, ANTONIO PACHECO-OLVERA¹ Y RICARDO GUILLERMO LÓPEZ-ESPAÑA¹

¹Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa. Culiacán Sinaloa, México

²Centro de Bachillerato Tecnológico y Agropecuario. Culiacán, Sinaloa, México

³Facultad de Ciencias Químico Biológicas de la Universidad Autónoma de Sinaloa. Sinaloa, México.

*Autor para correspondencia: sergioh2002mx@yahoo.com.mx

Resumen: La plasticidad fenotípica permite a las plantas lidiar con ambientes heterogéneos. *Capsicum annuum* silvestre es un valioso recurso genético que habita en sitios que difieren en la disponibilidad de luz. Evaluamos la variación genética entre poblaciones, la plasticidad fenotípica y su variación en respuesta a tres niveles de luz (alto, 100%; medio, 50%; y bajo, 25% de luz solar) de cinco poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre del noroeste de México. Las características medidas fueron: altura de la planta, diámetro del tallo, longitud de la hoja, ancho de la hoja, número de frutos por planta, número de semillas por fruto, número de semillas por planta y peso de la semilla. Las poblaciones difirieron significativamente en todas las características medidas. Todas las características mostraron un efecto significativo de los tratamientos y todas, excepto el diámetro del tallo, mostraron un efecto significativo de la interacción población por tratamiento, indicando niveles altos de plasticidad y variación de la plasticidad de las características medidas. Este alto número de interacciones significativas sugiere que las poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre tienen el potencial para responder a ambientes variables en la disponibilidad de luz. Además se probó la respuesta adaptativa a la luz estimando la relación entre las características fenotípicas y el número de semillas por planta como una medida de la adecuación. En el tratamiento medio de luz, la selección favoreció un aumento en la longitud y ancho de la hoja y una disminución en el diámetro del tallo. En el tratamiento bajo de luz, la selección favoreció una disminución del diámetro del tallo. Estos resultados indican que la selección y la deriva génica pueden ser responsables de los patrones de variación en la plasticidad observados en las poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre.

Palabras clave: *Capsicum annuum* silvestre, diferenciación entre poblaciones, norma de reacción, plasticidad fenotípica, respuestas a la luz.

Abstract: Phenotypic plasticity allows plants to cope with heterogeneous environments. Wild *Capsicum annuum* is a valuable resource genetic that inhabits sites differing in light availability. We evaluated the genetic variation among populations, the phenotypic plasticity and its variation in response to three levels of light (high, 100%; medium, 50%; and low, 25% of sun light) of five wild *Capsicum annuum* populations from northwestern Mexico. The traits measured were: plant height, stem diameter, leaf length, leaf width, fruit number, number of seeds per fruit, number of seeds per plant, and seed weight. Populations differed significantly in all traits measured. All characters showed significant treatment effect and all traits, except stem diameter showed significant population by treatment interaction effect, indicating high level of plasticity and variation in plasticity in the traits measured. This high number of significant interactions suggests that the populations of wild *Capsicum annuum* have the evolutionary potential to respond to variable environment in light availability. We tested the adaptive response to light by evaluating the relationship between phenotypic traits and seed number per plant as a measure of fitness. Under medium light treatment, selection favoured an increase leaf length and leaf width and a decreased stem diameter. Under low light, selection favoured a decreased stem diameter. These results indicate that selection and genetic drift could be responsible for the observed patterns of plasticity variation in the wild *Capsicum annuum* populations.

Key words: light responses, phenotypic plasticity, population differentiation, reaction norm, wild *Capsicum annuum*.

Los individuos de una especie pueden presentar elevados niveles de variación fenotípica dentro y entre sus poblaciones y en sus patrones de respuesta a las condiciones he-

terogéneas del ambiente. La capacidad de un genotipo o una población de modificar su fenotipo en un ambiente heterogéneo es conocida como plasticidad fenotípica (Schlichting,

1986; Bradshaw y Hardwick, 1989). La importancia ecológica y evolutiva de la plasticidad fenotípica para organismos sésiles, como las plantas, ha sido ampliamente reconocida (Schlichting, 1986; Sultan, 1987). A partir de que generalmente los hábitats en que viven las especies vegetales son temporal y espacialmente variables, la habilidad de las plantas de ajustar su fenotipo a las condiciones cambiantes del ambiente puede constituir un mecanismo adicional para asegurar su sobrevivencia y reproducción (Sultan, 1987). Una gran cantidad de estudios consideran a la plasticidad fenotípica como un carácter en sí mismo, el cual puede variar entre genotipos, poblaciones o especies (Schlichting, 1986; Schlichting y Levin, 1986, 1990).

Al conjunto de diferentes fenotipos producidos por un mismo genotipo en diferentes ambientes se le llama norma de reacción. La plasticidad fenotípica y la norma de reacción son dos conceptos estrechamente relacionados entre sí. La plasticidad fenotípica conduce siempre a una norma de reacción, sin embargo, una norma de reacción no es necesariamente plástica. Dos de los atributos más importantes de la respuesta plástica al ambiente son la cantidad y el patrón de la respuesta (Schlichting, 1986). La cantidad de la plasticidad se refiere a la magnitud de la respuesta al cambio ambiental, que puede ser grande o pequeño. En cambio, el patrón de la respuesta plástica se refiere a la dirección de la respuesta del carácter, la cual puede ser de aumento o disminución.

La importancia ecológica y evolutiva de las interacciones entre los genotipos y sus ambientes en la conformación de los fenotipos ha producido una gran cantidad de estudios teóricos y empíricos sobre la genética, ecología y evolución de las normas de reacción y su principal atributo, la plasticidad fenotípica (Schlichting, 1986; Sultan, 1987; Pigliucci y Kolodynska, 2002; Pigliucci, 2005).

La variación genética de la respuesta plástica es necesaria para la evolución de la plasticidad (Via y Lande, 1985; Schlichting, 1986). La variación en la plasticidad es causada principalmente por la selección natural y la deriva génica (Pigliucci y Kolodynska, 2002). Tal variación en la respuesta plástica puede deberse a diferencias en la cantidad o al patrón de la plasticidad de una característica determinada (Schlichting, 1986; Schlichting y Levin, 1986).

Un gran número de estudios han reportado variación de la plasticidad fenotípica entre poblaciones de varias especies vegetales (Schlichting, 1986; Scheiner, 1993; Sultan, 1987; Schlichting y Pigliucci, 1998; Avramov *et al.*, 2007; Nicotra *et al.*, 1997). La variación en la plasticidad fenotípica puede ser un medio importante mediante el cual las especies vegetales colonizan hábitats espacial y temporalmente heterogéneos.

La luz es uno de los principales recursos para las plantas en su ambiente natural. La disponibilidad de luz varía espacial y temporalmente entre y dentro de las poblaciones vegetales (Sultan y Bazzaz, 1993). Las plantas responden

a la luz mediante fitocromos, los cuales controlan varios procesos durante su ciclo de vida. La luz es un factor crítico para la germinación de las semillas de muchas especies vegetales, para el crecimiento de las plántulas y la floración (Schmitt *et al.*, 1999; Pigliucci y Schmitt, 1999). Sin embargo, las plantas pueden alterar su morfología y fisiología en respuesta a la variación en disponibilidad de luz (Schmitt, 1993; Dudley, 2004). Por ejemplo, debido a que bajas cantidades de luz pueden restringir la capacidad fotosintética, las plantas pueden responder a esta situación aumentando el tamaño de la hojas para maximizar la intercepción de la luz (Dudley, 2004).

Estudios con isoenzimas y marcadores moleculares RAPDs y microsatélites (Hernández-Verdugo *et al.*, 2001a; Oyama *et al.*, 2006; Pacheco-Olvera *et al.*, 2012) indican que las poblaciones de chile silvestre del noroeste de México mantienen niveles altos de variación genética dentro y entre sus poblaciones. En condiciones naturales, las poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre habitan sitios que difieren en la disponibilidad de luz. Sin embargo, no hay información sobre la plasticidad fenotípica de esta especie en respuesta a este importante recurso. En este estudio se analizaron poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre del noroeste de México con el objetivo de estimar la variación genética entre poblaciones, la plasticidad fenotípica y la variación en la plasticidad en caracteres vegetativos y reproductivos en tres niveles de luz. También se estimó la naturaleza adaptativa de las características que mostraron diferenciación entre las poblaciones. Esto se hizo mediante la evaluación de las relaciones entre las características fenotípicas y el número de semillas por planta, como una medida de la adecuación. La hipótesis de trabajo fue que las poblaciones silvestres de *Capsicum annuum* del noroeste de México podrían mostrar plasticidad fenotípica y variación en ésta, en respuesta a tres niveles de luz.

Materiales y métodos

La especie. *Capsicum annuum* es la especie de chile de mayor importancia económica. Sus parientes silvestres (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser y Pickersgill) conocidos con el nombre común de “chiltepín”, se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta las regiones de baja altitud del Perú (Pickersgill, 1984). Se localizan fundamentalmente en la selva baja caducifolia, a orillas de los caminos, huertos, potreros y bajo la vegetación remanente de los campos de cultivo. Sus plantas son perennes, herbáceas o trepadoras que pueden alcanzar 5 m de altura (Hernández-Verdugo *et al.*, 2012) y se reproducen sólo por semilla; tienen frutos pequeños, rojos y pungentes que son consumidos y dispersados por las aves (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999). En el noroeste de México, esta especie florece en los meses de julio y agosto, y sus frutos maduran en octubre y noviembre.



Figura 1. Localización de las cinco poblaciones de *C. annum* silvestre recolectadas en el noroeste de México.

Material vegetal y sitios de colecta. Se colectaron frutos maduros de 20 a 30 plantas de cinco poblaciones silvestres de chile, distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal de aproximadamente 600 km en el noroeste de México (Figura 1). Los sitios de colecta fueron seleccionados para representar una amplia distribución geográfica y a los diferentes hábitats en que se encuentran las poblaciones silvestres de esta especie en el noroeste de México (Hernández-Verdugo *et al.*, 2001a, b). Las latitudes y longitudes variaron de 23° 02' hasta 26° 29' latitud Norte y de 105° 55' a 108° 45' longitud Oeste (Cuadro 1, Figura 1). La altitud varió de los 50 a los 390 m. La precipitación y la temperatura media anual estuvieron entre 605.2 y 958.4 mm y 24.3 y 25.5 °C, respectivamente (Cuadro 1). Los frutos maduros con semillas se almacenaron a temperatura ambiente hasta el momento de los experimentos.

Diseño experimental. Dos semanas después de la recolecta, las semillas de las diferentes plantas de cada población se juntaron debido a que el propósito del estudio fue comparar la respuesta fenotípica promedio de cada una de las seis poblaciones. Varios investigadores han reportado estimaciones de la plasticidad donde la unidad de muestreo es la población (Oyama, 1994; Pigliucci y Schilting, 1995; Pigliucci y Kolodynska, 2002; Gianoli y González-Teuber, 2005; Droste *et al.*, 2010). Las semillas se trataron con 500 ppm de ácido giberélico y se pusieron a germinar en sustrato órgano-mineral ("tierralite") en charolas de poliestireno. Treinta días después de la germinación se pusieron siete plántulas de cada población en macetas con 12 kg de sustrato de 2:1 partes de suelo de aluvión y sustrato órgano-mineral y se pusieron a crecer en un invernadero en un diseño completamente al azar, en tres niveles de luz solar: (1) alto (sin mallasombra = 100% de luz), (2) medio (con mallasombra fabricada por Textiles Agrícolas, Celaya, Guanajuato, México, que dejó pasar 50% de luz) y (3) bajo (mallasombra fabricada por Textiles Agrícolas, Celaya, Guanajuato, México, que dejó pasar 25% de luz). Los niveles de luz fueron escogidos para simular la disponibilidad de luz en las condiciones en las que se encuentra *Capsicum annum* en el campo. El tratamiento alto de luz, corresponde a las condiciones en las que se encuentran algunas plantas a orillas de los caminos, el tratamiento medio corresponde a los claros de la vegetación de la selva baja caducifolia, mientras que el nivel bajo corresponde a los sitios cerrados de esta vegetación, durante la período de crecimiento y reproducción en los meses de junio a noviembre. Las plantas fueron regadas mediante riego por goteo y no fueron fertilizadas. Dentro de cada tratamiento, las siete plantas de cada población fueron rotadas cada 30 días durante los primeros cuatro meses del experimento para evitar la heterogeneidad del ambiente en el interior del invernadero (Fornoni y Núñez-Farfán, 2002).

Características medidas. Seis meses después de que las plantas se pusieron en los tratamientos de sombra se midieron las siguientes características: (1) altura de la planta (cm); (2) diámetro en la base del tallo (cm); (3) longitud y (4) ancho de la hoja (cm: tres hojas por planta en la parte media de la planta); (5) número de frutos (número total de frutos al final de la estación); (6) número de semillas por fruto (se obtuvo de una muestra de diez frutos por planta);

Cuadro 1. Datos geográficos y climáticos de los sitios de colecta de las poblaciones de *Capsicum annum* silvestre estudiadas.

Población	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m)	Precipitación media anual (mm)	Temperatura media anual (°C)
Yecorato	26° 29'	108° 15'	390	779.7	24.7
Tehueco	26° 20'	108° 45'	50	605.2	24.8
Alcoyónqui	24° 43'	107° 12'	85	846.6	24.5
Tabalá	24° 24'	107° 05'	20	958.4	24.3
Otates	23° 02'	105° 55'	120	922.3	25.5

Cuadro 2. Resultados de los análisis de varianza de dos vías para cada característica en poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre creciendo en tres niveles diferentes de disponibilidad de luz (25, 50 y 100% de luz solar). Se reportan los cuadrados medios para los efectos población, tratamiento e interacción población por tratamiento. * significativo ≤ 0.05 ; ** significativo ≤ 0.01 ; *** significativo ≤ 0.0001 ; ns = no significativo.

Característica	Población (P) gl = 4	Tratamiento (T) gl = 2	P x T gl = 8
Altura de la planta	10510.75***	13416.89***	1572.42*
Diámetro del tallo	26.30***	9.61***	0.45 ns
Longitud de la hoja	24.11***	15.73***	3.06***
Ancho de la hoja	12.51***	7.22***	1.87***
Número de frutos	4.74**	16.05***	3.38**
Número de semillas por fruto	405.78***	531.50***	72.93***
Número de semillas por planta	9.16***	15.80***	4.33**
Peso de la semilla	1.00***	0.30***	0.08*

(7) número de semillas por planta y (8) peso de la semilla (mg) (se pesaron individualmente 100 semillas de cada planta/población/tratamiento con una balanza analítica marca Sartorius, con un margen de precisión de 0.1 mg).

Análisis estadístico. En cada una de las características fenotípicas se estimó los efectos de las poblaciones, los tratamientos y la interacción población por tratamiento mediante un análisis de varianza de dos vías. Las poblaciones y la interacción población por tratamiento fueron considerados factores al azar, mientras que los tratamientos fueron considerados factores fijos. Un efecto significativo de las poblaciones indica la presencia de variación genética entre poblaciones; un efecto significativo de los tratamientos indica plasticidad para una característica determinada, mientras que un efecto significativo de la población por tratamiento indica variación en la plasticidad (magnitud o dirección) entre poblaciones. Las diferencias en los patrones o dirección

de la respuesta plástica entre las poblaciones se investigaron por medio de coeficientes de correlación de Pearson entre las medias de los tres tratamientos en cada par de poblaciones (Schlichting y Levin, 1986). Se utilizó el coeficiente de variación (desviación estándar/media $\times 100$) para medir la cantidad de plasticidad (Schlichting y Levin, 1986).

Para mejorar la normalidad de los datos, las características número de frutos y número de semillas por planta se transformaron en sus valores logarítmicos. Las normas de reacción de las diferentes poblaciones para cada característica fueron representadas en una gráfica (fenotipo vs. ambiente).

Para identificar las características sujetas a la selección, en cada nivel de luz se efectuaron análisis de regresión entre las características fenotípicas y el número de semillas por planta, considerada como una medida de la adecuación (Gianoli y González-Teuber, 2005). Los datos de las cinco poblaciones fueron unidos para aumentar el poder del análisis estadístico. Todos los análisis se efectuaron con el paquete estadístico JMP de SAS.

Resultados

Todas las características fenotípicas examinadas difirieron significativamente entre poblaciones y tratamientos y sólo diámetro de tallo no mostró diferencias significativas en la interacción población por tratamiento (Cuadro 2). Las características altura de la planta, longitud de la hoja y ancho de la hoja aumentaron significativamente con la reducción de disponibilidad de luz (Cuadro 3). El diámetro del tallo, el número de frutos, el número de semillas por fruto y el número de semillas por planta fueron significativamente mayores en el tratamiento medio de luz, mientras que el peso de la semilla fue menor el tratamiento bajo de luz (Cuadro 3).

La comparación de medias reveló que las poblaciones se diferenciaron significativamente para todas las características fenotípicas medidas (Cuadro 4). La población Tabalá mostró los valores más bajos para la mayoría de las

Cuadro 3. Medias (± 1 error estándar) de las características medidas en tres niveles de luz (bajo = 25, medio = 50 y alto = 100% de luz solar) de cinco poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre. N = 35 en cada nivel de luz para todas las características, excepto longitud y ancho de la hoja, donde N = 105, número de semillas por fruto, donde N = 350 y peso de la semilla, donde N = 3,500. Letras diferentes en cada fila son significativamente diferentes (Tukey; * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001).

Característica	Niveles de luz			F
	Bajo	Medio	Alto	
Altura de la planta (cm)	182.0 ^a ± 5.7	163.5 ^b ± 5.9	137.7 ^c ± 5.4	15.4837***
Diámetro del tallo (cm)	2.02 ^b ± 0.07	2.32 ^a ± 0.07	2.04 ^b ± 0.09	4.4712**
Longitud de la hoja (cm)	5.94 ^a ± 0.10	5.45 ^b ± 0.12	4.55 ^c ± 0.09	50.9983***
Ancho de la hoja (cm)	4.17 ^a ± 0.07	3.89 ^b ± 0.06	3.26 ^c ± 0.05	45.0847***
Número de frutos	46.4 ^b ± 9.1	233.0 ^a ± 46.5	144.9 ^a ± 25.5	11.9926***
Número de semillas/fruto	11.2 ^b ± 0.7	13.4 ^a ± 0.8	10.9 ^b ± 0.6	56.0847***
Número de semillas/planta	615.2 ^c ± 130.7	3681.5 ^a ± 877.0	1864.2 ^b ± 385.9	10.1926***
Peso de la semilla (mg)	3.07 ^b ± 0.6	3.25 ^a ± 0.6	3.21 ^a ± 0.5	6.7691**

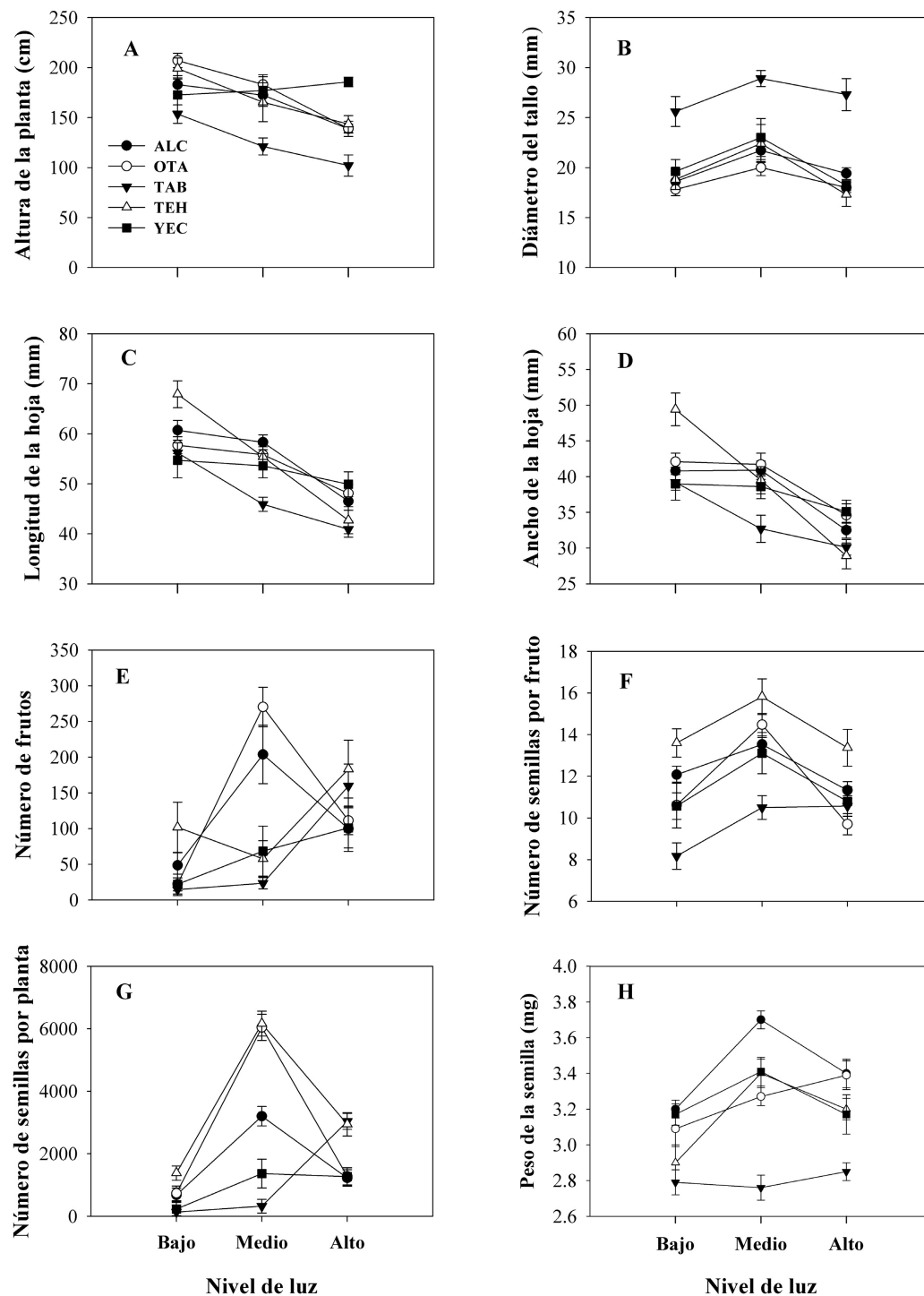


Figura 2. Normas de reacción de las características altura de la planta (A), diámetro del tallo (B), longitud de la hoja (C), ancho de la hoja (D), número de frutos (E), número de semillas por fruto (F), número de semillas por planta (G) y peso de la semilla (H) de cinco poblaciones de *C. annuum* silvestre expuestas a diferentes niveles de disponibilidad de luz (bajo = 25, medio = 50 y alto = 100% de luz solar).

características. Esta población mostró los valores promedio menores en altura de planta, longitud de hoja, ancho de hoja, número de semillas por fruto y peso de semillas, pero tuvo el mayor diámetro de tallo (Cuadro 4). La población Yeco-

rato tuvo el menor número de frutos y el menor número de semillas por planta. La población Tehuaco mostró el mayor número de semillas por planta. Las poblaciones Alcoyonqui y Otates tuvieron las semillas de mayor peso (Cuadro 4).

La magnitud de la plasticidad (CV) varió entre poblaciones. Los coeficientes de variación promedio de todas las características estuvieron en un intervalo de variación de 19.7 (población Tabalá) a 26.9 (población Tehueco), con una media para todas las poblaciones de 26.7, indicando niveles relativamente altos de plasticidad en estas poblaciones (Cuadro 4).

Normas de reacción e interacción genotipo-ambiente. Se graficaron las normas de reacción de todas las características fenotípicas examinadas (Figura 2).

Altura de la planta.- En todas las poblaciones, excepto Yecorato, aumentó la altura promedio de la planta conforme disminuyó la cantidad de luz (Figura 2A). La interacción población por luz fue causada principalmente por una diferencia en la dirección de la respuesta plástica de la población Yecorato con respecto a las demás poblaciones. El análisis de correlación de los datos indicó que el patrón de plasticidad fenotípica de la población Yecorato fue opuesto a las otras poblaciones (r promedio = - 0.973).

Diámetro del tallo.- Todas las poblaciones mostraron normas de reacción similares con un aumento significativo en el diámetro del tallo en el nivel medio de luz (Figura 2B). La norma de reacción de la población Tabalá se distinguió por una mayor elevación en los tres niveles de luz.

Longitud y ancho de la hoja.- Las normas de reacción de longitud de la hoja (Figura 2C) y ancho de la hoja (Figura 2D) fueron lineales, con un aumento significativo en respuesta a los niveles bajos de luz, pero la magnitud de este

aumento fue mayor en la población Tehueco, indicando que la interacción población por tratamiento fue debido a las diferencias en la magnitud de la respuesta de esta población con respecto a las demás poblaciones.

Número de frutos.- Las normas de reacción del número de frutos de las poblaciones Yecorato y Tabalá fueron lineales, con una reducción en los niveles medio y bajo de luz (Figura 2D). Las normas de reacción de Alcoyonqui y Otates fueron no lineales, con una alta producción de frutos en el nivel medio de luz y pocos frutos producidos en los niveles altos y bajos de luz. La norma de reacción de la población Tehueco se correlacionó negativamente con las normas de las poblaciones Otates (r = -0.51) y Alcoyonqui (r = -0.50), indicando que esas poblaciones difieren en sus patrones de respuesta plástica a la disponibilidad de luz.

Número de semillas por fruto.- El número de semillas por fruto fue significativamente mayor en todas las poblaciones en el tratamiento medio de luz (Figura 2F). La significancia del término interacción por tratamiento fue causada por la magnitud de respuesta de las poblaciones en los diferentes niveles de luz.

Número de semillas por planta.- La interacción población por tratamiento en número de semillas por planta fue causada principalmente por las normas de reacción no lineales de las poblaciones Otates, Alcoyonqui y Tehueco opuestas con la norma de reacción de la población Tabalá (Figura 2G). Las normas de reacción las poblaciones Otates, Alcoyonqui, Tehueco aumentaron significativamente el número de semillas por planta en el tratamiento medio de luz, mientras

Cuadro 4. Medias (± 1 error estándar) y coeficientes de variación (CV) para las características medidas en cinco poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre. N = 21 en cada población para todas las características, excepto longitud y ancho de la hoja, donde N = 63, número de semillas por fruto, donde N = 210 y peso de la semilla, donde N = 2,100. En cada fila, medias con letras diferentes son estadísticamente diferentes (Tukey $P < 0.05$).

Característica	Población				
	Alcoyonqui	Otates	Tabalá	Tehueco	Yecorato
Altura de la planta (cm)	164.6 ^a \pm 5.7 (16.6)	175.2 ^a \pm 7.2 (20.5)	125.5 ^b \pm 6.8 (19.0)	169.3 ^a \pm 10.0 (26.8)	178.4 ^a \pm 7.5 (20.9)
Diámetro del tallo (cm)	2.0 ^b \pm 0.05 (17.1)	1.9 ^b \pm 0.04 (18.3)	2.7 ^a \pm 0.10 (14.5)	1.9 ^b \pm 0.10 (18.6)	2.0 ^b \pm 0.09 (11.5)
Longitud de la hoja (cm)	5.6 ^a \pm 0.2 (17.7)	5.4 ^a \pm 0.2 (25.2)	4.8 ^b \pm 0.2 (20.1)	5.5 ^a \pm 0.2 (21.8)	5.3 ^{ab} \pm 0.2 (17.6)
Ancho de la hoja (cm)	3.8 ^a \pm 0.1 (20.0)	4.0 ^a \pm 0.1 (28.4)	3.4 ^b \pm 0.1 (19.3)	3.9 ^a \pm 0.2 (19.2)	3.7 ^{ab} \pm 0.2 (20.6)
Número de frutos	125.8 ^a \pm 26.8 (24.7)	218.8 ^a \pm 59.3 (25.7)	101.7 ^{ab} \pm 35.0 (24.7)	217.5 ^a \pm 83.8 (46.5)	72.8 ^b \pm 15.5 (45.9)
Número de semillas/fruto	12.3 ^{ab} \pm 0.5 (45.5)	12.0 ^{ab} \pm 0.9 (36.6)	10.0 ^c \pm 0.8 (32.1)	14.3 ^a \pm 1.1 (46.5)	11.4 ^{bc} \pm 1.1 (45.9)
Número de semillas/planta	1,683.5 ^{ab} \pm 397.6 (16.7)	3,348.2 ^a \pm 1,102.1 (19.2)	1,294.4 ^b \pm 506.9 (17.8)	3,711.6 ^a \pm 1,650.8 (17.9)	1,119.4 ^b \pm 304.3 (17.6)
Peso de la semilla (mg)	3.37 ^a \pm 0.6 (18.6)	3.29 ^a \pm 0.8 (17.9)	2.80 ^c \pm 0.8 (16.7)	3.12 ^{ab} \pm 1.2 (33.2)	3.24 ^{ab} \pm 1.0 (23.9)
Media de CV	21.2	22.6	19.7	26.9	22.9

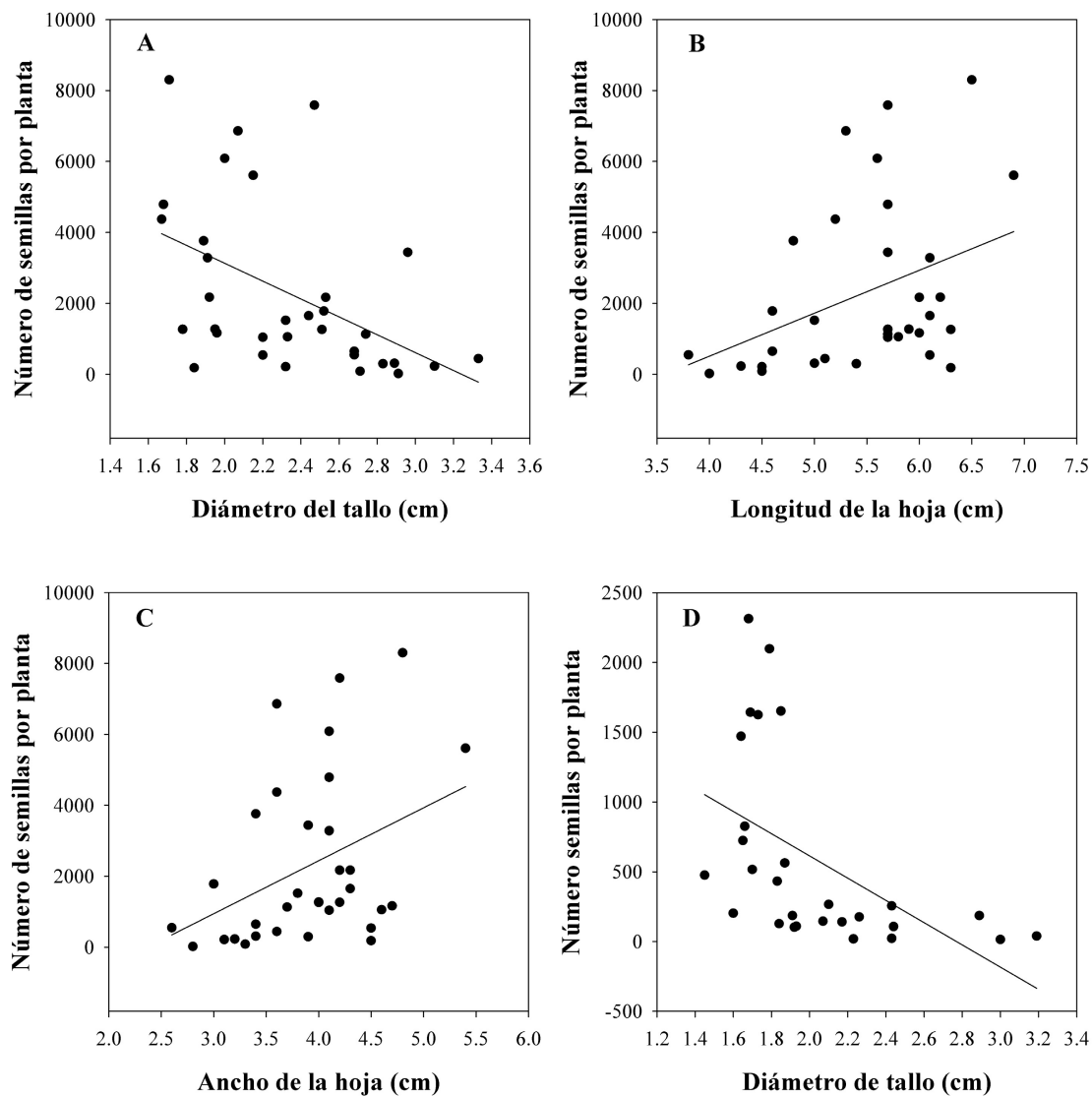


Figura 3. Regresiones lineales entre el número de semillas por planta y el diámetro del tallo (A), longitud de la hoja (B) y ancho de la hoja (C) en el nivel medio de luz (50% de luz solar), y el número de semillas por planta y diámetro del tallo (D) en el nivel bajo de luz (25% de luz solar) en las plantas de cinco poblaciones de *C. annuum* silvestre.

que la población Tabalá aumentó el número de semillas por planta en tratamiento alto de luz. La norma de reacción de la población Tabalá se correlacionó negativamente con la de Otates ($r = -0.38$), Alcoyonqui ($r = -0.32$) y Tehueco ($r = -0.32$).

Peso de la semilla. En el peso de la semilla, la interacción fue causada principalmente por las normas no lineales de las poblaciones Yecorato y Tehueco con las normas de reacción casi lineales de las poblaciones Otates y Tabalá (Figura 2H). La norma de reacción de la población Yecorato se correlacionó negativamente con las norma de reacción de las poblaciones Otates ($r = -0.99$) y Tabalá ($r = -0.78$), mientras que la norma de reacción de la población Tehueco se correlacionó negativamente con las normas de reacción de las poblaciones Otates ($r = -0.99$) y Tabalá ($r = -0.69$).

Relaciones entre las normas de reacción y capacidad reproductiva. En el tratamiento medio de luz hubo una relación positiva y significativa entre el número de semillas por planta y la longitud ($r = 0.390$, $P = 0.0261$; Figura 3B) y ancho de la hoja ($r = 0.390$, $P = 0.0265$; Figura 3C). En este mismo tratamiento, el número de semillas por planta se correlacionó negativa y significativamente con el diámetro del tallo ($r = -0.550$, $P = 0.0049$; Figura 3A). En el nivel bajo de luz, el número de semillas por plantas se correlacionó negativa y significativamente con el diámetro del tallo ($r = -0.510$, $P = 0.0057$; Figura 3D). Ninguna otra correlación entre el número de semillas por planta con las demás características fenotípicas fue significativa en los tratamientos bajo, medio y alto de luz.

Discusión

Las cinco poblaciones silvestres de *Capsicum annuum* estudiadas se diferenciaron en todas las características medidas en los tratamientos de luz. Debido a que las plantas de estas poblaciones crecieron en condiciones controladas de invernadero, estos resultados indican que la variación observada en ellas posee una base genética. La diferenciación entre las poblaciones observada en este estudio coincide con la elevada variación genética mostrada por estas poblaciones en análisis de isoenzimas, RAPDs y microsatélites (Hernández-Verdugo et al., 2001a; Oyama et al., 2006; Pacheco-Olvera et al., 2012).

Las poblaciones silvestres de *C. annuum* estudiadas mostraron elevados niveles de plasticidad fenotípica en las características analizadas en respuesta a la disponibilidad de luz. En siete de las ocho características fenotípicas evaluadas hubo una interacción población por tratamiento significativa. Este alto número de interacciones indica que las poblaciones de *C. annuum* silvestre tienen elevados niveles de variación genética en la plasticidad, lo cual es condición requerida para la evolución en ambientes variables (Via y Lande, 1985).

Estos resultados coinciden con los publicados por otros investigadores que han mostrado que las especies vegetales pueden tener niveles altos de plasticidad y variación en la plasticidad en respuesta a diferentes factores ambientales (Oyama, 1994; Pigliucci y Schlichting, 1995; Lehmann y Rebele, 2005), incluyendo la luz (Sultan y Bazzaz, 1993; Pigliucci et al., 1995; González y Gianoli, 2004; Avramov et al., 2007).

Oyama (1994) encontró gran nivel de plasticidad en varias características vegetativas en respuesta a un gradiente de nutrientes en ocho poblaciones de *Arabis serrata*. Pigliucci y Schlichting (1995) reportaron que cinco de nueve características fenotípicas analizadas en 26 poblaciones de *Arabidopsis thaliana* en respuesta a dos niveles de nutrientes fueron plásticas y variaron en sus plasticidades. Lehmann y Rebele (2005) reportaron que las 12 características analizadas en dos poblaciones de *Calamagrostis epigejos* respondieron plásticamente en respuesta a tres niveles de fertilidad del suelo. Sultan y Bazzaz (1993) reportaron que las 11 características relacionadas con la captura de luz y la adecuación analizadas dentro de dos poblaciones de *Polygonum persicaria* en respuesta a tres niveles de luz fueron plásticas. González y Gianoli (2004) reportaron que nueve de diez características morfológicas fueron plásticas y seis mostraron variación en la plasticidad en respuesta a tres niveles de luz en tres especies del género *Convolvulus*. Avramov et al. (2007) encontraron que siete de ocho características fenotípicas respondieron plásticamente en respuesta a tres niveles de luz en dos poblaciones de *Iris pumila*. Todos estos estudios indican que la capacidad de alterar el fenotipo en respuesta a cambios en el ambiente

es específica de la característica, el recurso y la especie (Sultan, 2000).

En este estudio, las plantas tuvieron una mayor altura, mayor longitud y ancho de las hojas en los tratamientos de baja intensidad de luz. La elongación del tallo y el aumento en el tamaño de la hoja son dos respuestas típicas que permiten aumentar la capacidad de capturar la luz en ambientes de sombra (Sultan y Bazzaz, 1993; Schmitt et al., 1999).

Los análisis de regresión mostraron que las características largo y ancho de la hoja se relacionaron positivamente con el número de semillas por planta en el ambiente medio de luz, indicando que esta respuesta es favorecida por la selección. En cambio, el diámetro del tallo se relacionó de forma negativa con el número de semillas por planta en los ambientes medio y bajo de luz, indicando que esta respuesta fue seleccionada negativamente. Se considera que la obtención del fenotipo óptimo favorecido por la selección puede ser impedido si hay limitaciones evolutivas producidas por correlaciones negativas entre características relacionadas con la adecuación (Roff, 1992). En este estudio el diámetro del tallo se correlacionó negativa y significativamente con la longitud y ancho de la hoja en el tratamiento medio de luz ($r = -0.487$, $P = 0.0026$ y $r = -0.484$, $P = 0.0028$, para la longitud y ancho de la hoja, respectivamente). Esta relación inversa entre el diámetro del tallo con la longitud y ancho de la hoja en el ambiente medio de luz puede cancelar la selección que actúa independientemente sobre estas características, constituyendo una limitación potencial para alcanzar valores óptimos en este ambiente (DeWit, 1998; Scheiner y Berrigan 1998).

La diferenciación en las medias de las características y sus plasticidades pueden ocurrir por la selección o por procesos no adaptativos como la deriva génica (Schlichting, 1986). En el caso de la selección, podría esperarse una relación entre las normas de reacción y la adecuación reproductiva, mientras que con la deriva génica, esta relación no es esperada (Pigliucci and Kolodynska 2002). Debido que algunas características se correlacionaron con la adecuación, principalmente en el ambiente medio de luz, es posible que la variación en las plasticidades en *Capsicum annuum* silvestre sea originada por la selección y la deriva génica.

Las características reproductivas como el número de frutos, el número de semillas por fruto y el número de semillas por planta tuvieron valores mayores en el ambiente medio de luz. Estos resultados indican que *Capsicum annuum* silvestre requiere de ciertos niveles de sombra para su mejor reproducción. En condiciones naturales, las plantas de *C. annuum* silvestre que se encuentran en los claros de la vegetación de la selva baja caducifolia son las que producen mayores cantidades de frutos (Hernández-Verdugo et al., 1999).

Los elevados niveles de plasticidad y variación en la plasticidad observados en las poblaciones de *Capsicum annuum* aquí estudiadas, junto con los altos niveles de variación genética detectada con análisis de isoenzimas (Hernández-Ver-

dugo *et al.*, 2001a) y RAPDs (Oyama *et al.*, 2006) en estas mismas poblaciones indican que en *C. annuum* silvestre la plasticidad fenotípica y la variabilidad genética no son dos medios alternativos (Marshall y Jain, 1968), sino son dos recursos independientes que esta especie puede utilizar para sobrevivir y adaptarse a ambientes espacial y temporalmente variables. Elevados niveles de plasticidad y variación genética han sido reportados en otras especies vegetales (Scheiner y Goodnight, 1984; McDonald y Chinappa, 1989).

Esta elevada plasticidad y variación en la plasticidad observada en las poblaciones de *Capsicum annuum* silvestre junto con la elevada variabilidad genética, morfológica y en la germinación de sus semillas encontrada en esas poblaciones (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999, 2001a, b, 2012), pueden ser mecanismos que le permiten a *C. annuum* silvestre vivir en diferentes hábitats, tales como sitios perturbados y no perturbados de la selva baja caducifolia. Esta elevada variación en la plasticidad puede haber contribuido a que *C. annuum* alcanzara su distribución geográfica actual en el Continente Americano, desde el sur de los Estados Unidos hasta el sur de Perú (Pickersgill, 1984).

Agradecimientos

Los autores agradecen las observaciones y comentarios de dos revisores anónimos que mejoraron este manuscrito. A la Universidad Autónoma de Sinaloa por el apoyo financiero (proyecto PROFAPI 2013/083) y al CONACYT (proyecto 106129). A Heriberto Luna Barraza por su apoyo en las colectas de material biológico.

Literatura citada

- Avramov S., Pemac D. y Tucić B. 2007. Phenotypic plasticity in response to an irradiance gradient in *Iris pumila*: adaptive value and evolutionary constraints. *Plant Ecology* **190**:275-290.
- Bradshaw A.D. y Hardwick K. 1989. Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* **37**:137-155.
- DeWitt T.J. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity: Tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology* **11**:465-480.
- Droste T., Flory S.L. y Clay K. 2010. Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass. *Plant Ecology* **207**:297-306.
- Dudley S.A. 2004. The functional ecology of phenotypic plasticity in plants. En: DeWitt T.J y Scheiner S.M. Eds. *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approach*, pp. 151-172, Oxford University Press, New York.
- Fornoni J. y Núñez-Farfán J. 2002. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and costs for tolerance to defoliation. *Evolution* **54**:789-797.
- Gianoli E. y González-Teuber M. 2005. Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology* **19**:603-613.
- González A.V. y Gianoli E. 2004. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica* **26**:185-190.
- Hernández-Verdugo S., Dávila-Aranda A.P. y Oyama K. 1999. Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **64**:65-84.
- Hernández-Verdugo S., Luna-Reyes R. y Oyama K. 2001a. Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from Mexico. *Plant Systematics and Evolution* **226**:129-142.
- Hernández-Verdugo S., Oyama K. y Vázquez-Yanes C. 2001b. Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico. *Plant Ecology* **155**:245-257.
- Hernández-Verdugo S., Porras F., Pacheco-Olvera A., López-España R.G., Villarreal-Romero M., Parra-Terraza S. y Osuna E.T. 2012. Caracterización y variación ecogeográfica de poblaciones de chile (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) silvestre del noroeste de México. *Polibotánica* **33**: 175-191.
- Lehmann C. y Rebele F. 2005. Phenotypic plasticity in *Calamagrostis epigejos* (Poaceae): response capacities of genotypes from different populations of contrasting habitats to a range of soil fertility. *Acta Oecologica* **28**:127-140.
- Marshall D.R. y Jain S.K. 1968. Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. *The American Naturalist* **102**:457-467.
- Macdonald S.E. y Chinappa C.C. 1989. Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex. *American Journal of Botany* **76**:1627-1637.
- Nicotra B., Chazdon R.L. y Schlichting C.D. 1997. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* (Piperaceae) species. *American Journal of Botany* **84**:1542-1552.
- Oyama K. 1994. Ecological amplitude and differentiation among populations of *Arabidopsis serrata* (Brassicaceae). *International Journal of Plant Sciences* **155**:220-234.
- Oyama K., Hernández-Verdugo S., Sánchez C., González-Rodríguez A., Sánchez-Peña P., Garzón-Tiznado J. A. y Casas A. 2006. Genetic structure of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* (Solanaceae) from Northwestern Mexico analyzed by RAPDs. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**:553-562.
- Pacheco-Olvera A., Hernández-Verdugo S., Rocha-Ramírez V., González-Rodríguez A. y Oyama K. 2012. Genetic diversity and structure of pepper (*Capsicum annuum* L.) from Northwestern Mexico analyzed by microsatellite markers. *Crop Science* **52**:231-241.
- Pickersgill B. 1984. Migration of chili peppers, *Capsicum* spp. in the Americas. En: Stone D. Ed. *Pre-Columbian Plant Migration. Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology. Vol. 76*, pp. 105-123, Harvard University Press, Cambridge.
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are going now? *Trends in Ecology and Evolution* **20**:481-486.
- Pigliucci M. y Kolodnynska A. 2002. Phenotypic plasticity to light intensity in *Arabidopsis thaliana*: invariance of reaction norms and phenotypic integration. *Evolutionary Ecology* **16**:27-47.
- Pigliucci M. y Schlichting C.D. 1995. Reaction norms of *Arabidopsis* (Brassicaceae). III. Response to nutrients in 26 populations from a worldwide collection. *American Journal of Botany* **82**:1117-1125.

- Pigliucci M. y Schmitt J. 1999. Genes affecting phenotypic plasticity in *Arabidopsis*: pleiotropic effects and reproductive fitness of photomorphogenesis mutants. *Journal of Evolutionary Biology* **12**:551-552.
- Pigliucci M., Whitton J. y Schlichting C.D. 1995 Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology* **8**:421-438.
- Roff D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Scheiner S.M. 1993. Genetic and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:35-68.
- Scheiner S.M. y Berrigan D. 1998. The genetics of phenotypic plasticity. VIII. The cost of plasticity in *Daphnia pulex*. *Evolution* **52**:368-378.
- Scheiner S.M. y Goodnight C.J. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* **38**:845-855.
- Schlichting C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:667-693.
- Schlichting C.D. y Levin D.A. 1986. Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society* **29**:37-47.
- Schlichting C.D. y Levin D.A. 1990 Phenotypic plasticity in Phlox. III. Variation among natural populations of *P. drummondii*. *Journal of Evolutionary Biology* **3**:411-428.
- Schlichting C.D. y Pigliucci M. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer, Sunderland.
- Schmitt J., Dudley S.A. y Pigliucci M. 1999. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: Phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *The American Naturalist* **154**:S43-S54.
- Sultan S.E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* **21**:127-178.
- Sultan S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sciences* **5**:537-542.
- Sultan S.E. y Bazzaz F.A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* **47**:1009-1031.
- Via S. y Lande R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* **39**:505-522.

Recibido: 11 de diciembre de 2013

Aceptado: 21 de marzo de 2014