

## AVANCES Y PERSPECTIVAS SOBRE EL ESTUDIO DEL ORIGEN Y LA DIVERSIDAD GENÉTICA DE *Capsicum* spp.

**Advances and perspectives about the study of the origin and genetic diversity of *Capsicum* spp.**

<sup>1,4</sup>Laura Maryela Pérez-Castañeda, <sup>2</sup>Guillermo Castañón-Nájera, <sup>3</sup>Moisés Ramírez-Meraz, <sup>4\*</sup>Netzahualcoyotl Mayek-Pérez

<sup>1</sup>Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Unidad Profesional Lázaro Cárdenas, Prol. de Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Santo Tomás, 11340. México, D.F.

<sup>2</sup>División Académica de Ciencias Biológicas-Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Km 0.5 carretera Villahermosa-Cárdenas, Entrronque Bosques de Saloya, Villahermosa, Tabasco, México.

<sup>3</sup>Campo Experimental Sur de Tamaulipas, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Estación Cuauhtémoc, Tamaulipas, México.

<sup>4</sup>Centro de Biotecnología Genómica, Instituto Politécnico Nacional. Blvd. del Maestro s/n esq. Elías Piña, Col. Narciso Mendoza, 88710. Reynosa, Tamaulipas, México. Tel. y Fax: (899) 9243627.

\*nmayek@ipn.mx

**Artículo de revisión** recibido: 5 de marzo de 2009, aceptado: 8 de septiembre de 2014

**RESUMEN.** En este trabajo se analizan los estudios sobre el análisis filogenético y la diversidad del género *Capsicum* especialmente de aquellos con un enfoque molecular. Además, se analizan las perspectivas sobre el conocimiento de la filogenia, la diversidad y las relaciones genéticas, con énfasis en los recursos genéticos de *Capsicum* silvestre y cultivado de México. Los estudios en *Capsicum* han enfatizado el análisis de la evolución y la filogenia del género; así como las relaciones genéticas, niveles de variabilidad genética y de diversidad inter e intraespecífica, con germoplasma de ciertas regiones, especies o condiciones genéticas (especies, subespecies, variedades, variedades criollas, silvestres). Los estudios han identificado centros de origen y de diversidad de *Capsicum*, ancestros comunes de las especies cultivadas, patrones probables de dispersión y de diversificación del género y las relaciones genéticas, estructuración genética y patrones de diversidad de germoplasma silvestre, criollo y mejorado de chile de colecciones con orígenes variados. No obstante los avances, es evidente que los esfuerzos han sido focalizados o restringidos al origen del germoplasma utilizado en cada trabajo, de modo que es frecuente el sesgo o el panorama parcial del contexto analizado. Este análisis permite concluir que es necesario que los futuros trabajos sobre origen, evolución y diversidad de *Capsicum* enfaticen el estudio a niveles más complejos y que incluyan poblaciones representativas del género y/o especies a estudiar, para así evitar incongruencias y obtener reconstrucciones filogenéticas, estructuras genéticas de poblaciones y/o estimaciones de diversidad genética inter y/o intraespecíficas precisas y robusta.

**Palabras clave:** Análisis filogenético, chile, diversidad genética, México, origen y domesticación.

**ABSTRACT.** In this work we analyzed the research about phylogeny and genetic diversity in *Capsicum* genus mainly those with a molecular emphasis. In addition, we analyze perspectives of these reviewed advances based on the knowledge about phylogeny, genetic diversity and genetic relationships with the emphasis on *Capsicum* genetic resources from Mexico. Works conducted in *Capsicum* emphasize the analysis of evolution and phylogeny into the genus as well as the analysis of genetic relationships and the levels of genetic variability and inter and intra-specific diversity using germplasm from some regions, species or genetic status (species, sub-species, cultivars, landraces, wild germplasm). These studies have identified the origin and diversity centers of *Capsicum*, the common ancestors of some cultivated species, the most probable dispersion and diversification patterns and the genetic relations, genetic structure and diversity patterns of wild, landrace and breed pepper germplasm with varied origins. Despite advances, it is evident that efforts have been focused or restricted by germplasm origins in each work, so that is frequent the bias or the partial

overview of analyzed context. Our analysis let conclude that further works about *Capsicum* origin, evolution and diversity must emphasize the study to the most complex levels including representative populations of the genus/species to be studied in order to avoid contradictions and then can obtain more precise and robust phylogenetic re-constructions, genetic structure of populations and/or calculations of inter and/or intra-species genetic diversity levels data.

**Key words:** Phylogenetic analysis, chili-pepper, genetic diversity, México, origin and domestication.

## INTRODUCCIÓN

El género *Capsicum* pertenece a la familia Solanaceae e incluye diferentes variantes de chiles que se reconocen fácilmente por su tamaño, forma, color y grado de pungencia. Con base en el grado de pungencia los chiles se clasifican en picantes, generalmente con fruto pequeño y dulces, con frutos grandes (Pozo et al. 1991). El consumo y cultivo del chile se han incrementado debido a que es rico en vitaminas (A, C y B6, principalmente), antioxidantes,  $\beta$ -caroteno, flavonoides, anticancerígenos, antimicrobianos, pigmentos, saborizantes, aceites fijos y volátiles, carotenoides, oleoresinas y alcaloides con potencial insecticida (Lui et al. 2013).

En la última década se han obtenido variedades de *C. annuum* con rasgos de interés agronómico tales como resistencia a factores adversos, mayor contenido de compuestos de interés y/o rendimiento y calidad del fruto (Castañón-Nájera et al. 2011a, 2011b). También se han desarrollado mapas genéticos de *Capsicum* para determinar con detalle su arquitectura y contenido genético (Mimura et al. 2012); así como la secuenciación del genoma y el análisis con microarreglos y del transcriptoma (Góngora-Castillo et al. 2012, Hill et al. 2013) y de taxonomía basada en soporte molecular (Walsh y Hoot 2001).

El mejoramiento genético del chile necesita información sobre el genoma de *Capsicum*, así como sobre diversidad y estructura de poblaciones y sus relaciones filogenéticas; también deben identificarse genotipos que puedan aprovecharse en el mejoramiento genético del género. Estos datos asistirán y guiarán de forma exitosa los trabajos del mejorador así como la conservación de dicho recurso genético, al menos en México.

## EL GÉNERO *Capsicum*

La clasificación taxonómica de *Capsicum* aceptada por GRIN (2014) se muestra en la Tabla 1; también indica que el género *Capsicum* incluye 33 especies y 10 variedades o variantes (Tabla 2). Dichas especies se han diferenciado principalmente con base en características fenotípicas como la morfología de la flor o del fruto (Latournerie et al. 2002, Pérez-Castañeda et al. 2008, Alonso et al. 2008, Castañón-Nájera et al. 2008, 2010). La especie *C. annuum* es la más ampliamente distribuida en México y la que presenta la variabilidad morfológica en tamaño, forma, color de frutos (Pozo et al. 1991, Baltazar 1997) y la mayor variabilidad genética (Hernández-Verdugo et al. 2001a). De las 33 especies de *Capsicum*, cinco se han domesticado: *C. annuum* L., *C. baccatum* L., *C. chinense* Jacq., *C. frutescens* L. y *C. pubescens* Ruiz Pav. (Kraft et al. 2014). Los estudios morfológicos en *Capsicum* se han restringido a ciertas especies, subespecies, variedades o morfotipos (Latournerie et al. 2002, Pérez-Castañeda et al. 2008, Alonso et al. 2008, Castañón-Nájera et al. 2008, 2010).

## FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE *Capsicum*

El análisis del ADN cloroplástico (ADNc) indicó que el género *Capsicum* pertenece a la tribu Capsiceae de la familia de las Solanáceas (Eshbaugh 1980, McLeod et al. 1983, Olmstead et al. 2008). El estudio de los perfiles electroforéticos de proteínas de la semilla indicaron el origen polifilético de *Capsicum* (Panda et al. 1986) mientras que el análisis del ADNc y ADN nuclear de once especies de *Capsicum* y 18 especies de solanáceas sugirió el origen monofilético del género, las especies de *Capsicum* formaron un grupo aparte constituido a su vez por

**Tabla 1.** Clasificación general por jerarquías taxonómicas para *Capsicum*.

**Table 1.** General Classification of *Capsicum* taxonomic hierarchies.

Jerarquía	
Reino	Plantae – Planta, plantes, plants, Vegetal
Subreino	Tracheobionta – vascular plants
División	Magnoliophyta – angiospermes, angiosperms, flowering plants, phanérogames, plantes fleurs, plantes fruits
Clase	Magnoliopsida – dicots, dicotylédones, dicotyledons
Subclase	Asteridae
Orden	Solanales
Familia	Solanaceae – nightshades, – solanacées
Género	<i>Capsicum</i> L. pepper
Especie	<i>C. annuum</i> L. – cayenne pepper
Especie	<i>C. chinense</i> Jacq. – aji
Especie	<i>C. pubescens</i> Ruiz & Pavon – rocoto
Variedad	<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i> L. – cayenne pepper
Variedad	<i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser & Pickersgill – cayenne pepper, chilipiquin
Variedad	<i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i> L. – cayenne pepper
Variedad	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> (Willd.) Eshb. – aji

Tomado y adaptado de la base de datos del Sistema Integrado de Información Taxonómica de la Red de Información de Recursos de Germoplasma (GRIN) en línea del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (GRIN, 2014).

tres grupos de especies: uno incluyó a *C. ciliatum*, otro a *C. cardenasii* y *C. eximium* y el tercero a *C. tovarii*, *C. pubescens*, *C. chacoense*, *C. bacatum*, *C. galapagoense*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. annuum* (Walsh y Hoot 2001).

La domesticación de *C. annuum* probablemente ocurrió en el noreste o en centro-este de México. Los restos de chiles más antiguos, con 7 a 9 mil años de antigüedad, se obtuvieron del estrato pre-cerámico de las cuevas de Coxcatlán, en el Valle de Tehuacán, Puebla y las cuevas de Romero y Valenzuela, en Ocampo, Tamaulipas, junto con restos de otros cultivos como maíz (*Zea mays* L.), frijol (*Phaseolus* spp.) y calabaza (*Cucurbita* sp.) (Kraft et al. 2014). Los restos de chile en los estados de Tamaulipas y Puebla parecen ser más antiguos que los de maíz, frijol y calabaza (Hernández-López et al. 2013). El efecto directo más visible de la domesticación consistió en reducir la diversidad y la estructuración genética de las poblaciones domesticadas hasta en 10 % en comparación con las poblaciones silvestres (Pickersgill 1991). Además, las evidencias indican que ocurrieron múltiples eventos de domesticación independientes a partir de progenitores ampliamente distribuidos en el centro de origen y de diversidad

de *Capsicum* (Kraft et al. 2014). En el germoplasma de la Península de Yucatán se ha encontrado el mayor número de haplotipos y de haplotipos únicos, lo que sugiere que dicha región es un importante centro de domesticación y diversificación del chile (Aguilar-Meléndez et al. 2009). Por su parte, Ibiza et al. (2011) analizaron más de 200 accessiones e varias especies de *Capsicum* (*C. chinense*, *C. frutescens*, *C. cardenasii*, *C. eximium*, *C. baccatum*, *C. praetermissum*, *C. chacoense*, *C. tovarii*) con marcadores moleculares AFLP (Polimorfismos en la Longitud de los Fragmentos Amplificados) y detectaron relaciones genéticas estrechas entre *C. chinense* y *C. frutescens*; así como entre *C. cardenasii* y *C. eximium* y entre *C. baccatum* y *C. praetermissum*. El análisis colocó a *C. chacoense* en el complejo de *C. baccatum* y mostró a *C. tovarii* como una especie aparte.

El análisis citogenético de 20 especies y cinco variedades de *Capsicum* permitió separarlas en dos grupos: uno con 13 especies con  $2n = 2x = 24$ , así como cariotipos simétricos, con pares principalmente metacéntricos (Moscone et al. 2007). En dicho grupo están *C. chacoense*, *C. parvifolium*, *C. galapagoense*, *C. annuum* (variedades *glabriusculum* y *annuum*), *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baca-*

**Tabla 2.** Especies y variedades dentro de la jerarquía taxonómica *Capsicum* de acuerdo con la Red de Información de Recursos de Germoplasma.

**Table 2.** Species and cultivars within taxonomic hierarchy *Capsicum* based on Germoplasm Resources Information Net (GRIN).

Especie de <i>Capsicum</i>	Variedad
<i>C. annuum</i> L.	<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i> L.
<i>C. baccatum</i> L.	<i>C. annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser & Pickersgill <i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i> L. <i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i> (Willd.) Eshbaugh <i>C. baccatum</i> var. <i>praetermissum</i> (Heiser & P. G. Sm.) Hunz. <i>C. baccatum</i> var. <i>umbilicatum</i> (Vell.) Hunz. & Barboza
<i>C. buforum</i> Hunz.	
<i>C. campylopodium</i> Sendtn.	
<i>C. cardenasii</i> Heiser & P. G. Sm.	
<i>C. chacoense</i> Hunz.	
<i>C. chinense</i> Jacq.	
<i>C. ciliatum</i> (Kunth) Kuntze	
<i>C. coccineum</i> (Rusby) Hunz.	
<i>C. cornutum</i> (Hiern) Hunz.	
<i>C. dimorphum</i> (Miers) Kuntze	
<i>C. dusenii</i> Bitter	
<i>C. eximium</i> Hunz.	<i>C. eximium</i> var. <i>eximium</i> <i>C. eximium</i> var. <i>tomentosum</i> Eshbaugh & P. G. Sm.
<i>C. flexuosum</i> Sendtn.	
<i>C. frutescens</i> L.	
<i>C. galapagoense</i> Hunz.	
<i>C. geminifolium</i> (Dammer) Hunz.	
<i>C. hookerianum</i> (Miers) Kuntze	
<i>C. lanceolatum</i> (Greenm.) C. V. Morton & Standl.	
<i>C. leptopodium</i> (Dunal) Kuntze	
<i>C. lycianthoides</i> Bitter	
<i>C. minutiflorum</i> (Rusby) Hunz.	
<i>C. mirabile</i> Mart. ex Sendtn.	
<i>C. mositicum</i> Toledo	
<i>C. parvifolium</i> Sendtn.	
<i>C. pubescens</i> Ruiz & Pav.	
<i>C. rhomboideum</i> (Dunal) Kuntze	
<i>C. schottianum</i> Sendtn.	
<i>C. scolnikianum</i> Hunz.	
<i>C. tovarii</i> Eshbaugh et al.	
<i>C. villosum</i> Sendtn.	<i>C. villosum</i> var. <i>muticum</i> Sendtn. <i>C. villosum</i> var. <i>villosum</i>
<i>Tubocapsicum anomalum</i> (Franch. & Sav.) Makino	
<i>Witheringia stramonifolia</i> Kunth	

Tomado y adaptado de la base de datos en línea de GRIN-USDA (GRIN, 2014).

*tum* (variedades *baccatum*, *pendulum* y *umbilicatum*), *C. praetermissum*, *C. eximium*, *C. cardenasii*, *C. pubescens*, *C. tovarii* y *C. flexuosum*; y otro con siete especies (*C. mirabile*, *C. schottianum*, *C. pereirae*, *C. campylopodium*, *C. recurvatum*, *C. villosum* y *C. rhomboideum*) con  $2n = 2x = 26$  y cariotipos asimétricos con cromosomas submetacéntricos y telocéntricos, principalmente. Los

contenidos de heterocromatina y de ADN fueron variables (de 1.8 - *C. annuum* - a 38.9 % - *C. tovarii*-; de 3.35 - *C. chacoense* - a 5.77 pg - *C. parvifolium*-, respectivamente). La ausencia de secuencias teloméricas en localizaciones ectópicas de las especies  $2n = 24$  sugiere que las especies  $x = 13$  derivaron de  $x = 12$  (Moscone et al. 2007).

Con base en la longitud y asimetría del cariotipo, así como por los contenidos de ADN nuclear y de heterocromatina, Moscone *et al.* (2007) postulan que *C. chacoense* es el taxón más primitivo de *Capsicum* y que las especies Brasileñas  $2n = 26$  son las más evolucionadas, especialmente *C. camptopodium*. Los resultados refuerzan la hipótesis de tres linajes independientes durante la domesticación del chile: el complejo *C. annuum*, *C. baccatum* y *C. pubescens*.

## EXPLORACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA EN *Capsicum*

En el caso de México se ha llevado a cabo la exploración, colecta, identificación y conservación *in situ* y *ex situ* del germoplasma silvestre y domesticado de *Capsicum*, en especial de sus especies cultivadas: *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. pubescens* (Pozo *et al.* 1991). Esto ha resultado en la formación de bancos de germoplasma en instituciones como el INIFAP, Colegio de Postgraduados, Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, entre otras. Baltazar (1997) colectó germoplasma de *Capsicum* a nivel nacional y, posteriormente, diversos investigadores o grupos de investigación han desarrollado estudios particularmente en los ámbitos local y/o regional (Corona-Torres *et al.* 2000, Latournerie *et al.* 2002, Pérez-Castañeda *et al.* 2008, Alonso *et al.* 2008, Castañón-Nájera *et al.* 2008, 2010). Trabajos importantes se han desarrollado con poblaciones varias regiones del norte, centro y sur-sureste de México (Latournerie *et al.* 2002, Alonso *et al.* 2008, Aguilar-Meléndez *et al.* 2009, Castañón-Nájera *et al.* 2010, Pacheco-Olvera *et al.* 2012, Kraft *et al.* 2013, 2014). Diversos morfotipos, genotipos y/o especies se siembran en un estado, localidad, ranchería o, incluso, en la misma parcela; en uni-cultivo o asociado con otras especies como maíz o calabaza. La aparición de nuevas formas, nuevos genotipos o híbridos se debe principalmente al intercambio de germoplasma entre agricultores así como a las cruzas intra o inter-específicas que ocurren.

Las poblaciones de *Capsicum* en un princi-

pio se analizaron y aun se estudian con base en descriptores morfológicos y agronómicos (Eshbaugh 1975, Jensen *et al.* 1979, IPGRI 1995). Con el advenimiento de las herramientas biotecnológicas, diversas estrategias de análisis genético están disponibles y se han aplicado en el estudio de tan importante recurso fitogenético. El análisis isoenzimático permitió separar chiles pertenecientes a *C. frutescens* de *C. annuum*; además, tanto las poblaciones silvestres como las domesticadas tienen bajos niveles de variación genética y la mayor proporción de dicha variación ocurre entre poblaciones (Loaiza-Figueroa *et al.* 1989). Sin embargo, la utilidad de las isoenzimas se restringe por la insuficiencia de bandas polimórficas y el número limitado de loci detectables, lo cual no sucede con el análisis con marcadores moleculares de ADN tales como los RFLPs (Polimorfismos en la Longitud de los Fragmentos de Restricción), RAPDs (ADN Polimórfico Amplificado al Azar), AP-PCR (Amplificación Arbitraria por Reacción en Cadena de la Polimerasa), DAFs (Huella Genética de ADN Amplificado), RAMPOs (Polimorfismos de Microsatélites Amplificados al Azar), AFLPs (Polimorfismos en la Longitud de los Fragmentos Amplificados) y SSRs (Secuencias Simples Repetidas o Microsatélites), estrategias utilizadas en *Capsicum* para la caracterización (Lefebvre *et al.* 1993, 2001, Hernández-Verdugo *et al.* 2006, Oyama *et al.* 2006, Pacheco-Olvera *et al.* 2012).

Debido a que los marcadores moleculares detectan variaciones directas en el ADN con las ventajas de ser dominantes o co-dominantes, comportarse de manera estable, carecer de efectos pleiotrópicos y de no ser afectados por el ambiente, se convierten en herramientas extremadamente útiles comparados con los análisis morfológicos o de proteínas. Estos métodos moleculares se basan en PCR y permiten caracterizar genomas de diferentes organismos, detectar y aislar genes y diferenciar organismos relacionados genéticamente (Rentaría-Alcántara, 2007).

El estudio de la diversidad genética de *Capsicum* con isoenzimas y RFLPs en chiles cultivados y silvestres de diferentes tipos detectó variación genética significativa entre *C. annuum*,

*C. pubescens*, *C. frutescens* y *C. chinense* y poca variación dentro de cada tipo (Baltazar 1997). Paran *et al.* (1998) analizaron el germoplasma de *C. annuum* con RAPDs y AFLPs; los primeros separaron a las variedades de frutos largos dulces (grupo menos divergente) de aquellas con frutos pequeños pungentes; mientras que los AFLPs amplificaron seis veces más productos (6.5 y 1.6, respectivamente) y fueron cuatro veces más eficientes para detectar polimorfismos en chile que los RAPDs. Pickersgill (1971, 1988), Hernández-Verdugo *et al.* (1998, 2001a, 2001b, 2001c, 2006), Oyama *et al.* (2006) y Pacheco-Olvera *et al.* (2012) reportaron que las poblaciones silvestres de *Capsicum* mantienen variabilidad genética elevada en comparación con chiles cultivados. Sin embargo, la diferenciación genética es mayor entre chiles cultivados que entre los silvestres, lo que indica flujo génico entre silvestres (Hernández-Verdugo *et al.* 2001c). El análisis de chiles cultivados en traspasios de Alta Verapaz, Guatemala indicó niveles de diversidad genética similares a los de chiles cultivados extensivamente (Guzmán *et al.* 2005).

El estudio genético molecular de germoplasma de *C. chinense* de Sudamérica muestra su mayor diversidad genética en comparación con el de germoplasma de Centroamérica y el Caribe, lo que concuerda con el origen putativo de la especie. Así mismo, el germoplasma de esta especie se agrupa de acuerdo con su origen: germoplasma de la región alta del Amazonas, las Guayanas, Venezuela y las Antillas menores; germoplasma del bajo Amazonas y germoplasma de las Antillas mayores del Caribe (Moses y Umaharan 2012). Por su parte, Albrecht *et al.* (2012) analizaron el germoplasma de *C. baccatum* de Sudamérica y reportaron amplia adaptación de la especie a ambientes contrastantes, desde el frío de los Andes hasta el clima cálido-húmedo de la Amazonía, así como la diferenciación entre el germoplasma del oeste y del este de Sudamérica.

## ANÁLISIS INTEGRAL DEL ESTUDIO DEL ORIGEN Y LA DIVERSIDAD EN *Capsicum*

Como sucede con los estudios morfológicos de

*Capsicum*, en general los estudios sobre filogenia, evolución, domesticación y diversidad genética se han restringido a la inclusión de ciertas variedades, morfotipos, especies y/o germoplasma proveniente de zonas particulares de México y el mundo. Aunque dichos trabajos han permitido conocer los cambios genéticos asociados con la domesticación, la dispersión y el manejo del hombre (Kraft *et al.* 2014), aún falta clarificar la base genético-molecular de dichos cambios y, particularmente sus consecuencias en la genética de *Capsicum* para luego aprovecharlos en el manejo, conservación y estudio futuros del género.

Para fines de 2012 se reportó una colección de etiquetas de secuencia expresadas (Expressed Sequence Tags, ESTs) derivadas de raíces, tallos, hojas, flores y frutos de chile que facilitará el estudio del transcriptoma del chile en el corto plazo (Góngora-Castillo *et al.* 2012), por lo pronto se analizan los genes involucrados en la biosíntesis de capsaicinoides y se han detectado más de "4 000" nuevas Secuencias simples repetidas y 9 mil nuevos Polimorfismos de un solo Nucleótico (SNPs) que podrían utilizarse en estudios posteriores de diversidad genética (Liu *et al.* 2013). La secuenciación del genoma del chile está avanzando y pronto estará disponible a los investigadores interesados. Con el uso de la información disponible se podrán estudiar las relaciones evolutivas en el ADN mitocondrial (ADNmt) o el ADNc de *Capsicum* y así direccionar el uso del ADNmt como un reloj molecular, para proveer información sobre la evolución nuclear/mitocondrial en el género, sus especies y variedades, la cual pueda compararse con otros géneros que coevolucionaron (Jo *et al.* 2011).

En resumen, las relaciones dentro y entre especies domesticadas de *Capsicum* se han analizado de forma morfológica, citogenética y molecular con marcadores tales como los isoenzimáticos, RFLPs, RAPDs, AFLPs, microsatélites, microarreglos y marcadores de ADNc, entre otros (Pacheco-Olvera *et al.* 2012, Albrecht *et al.* 2012, Hill *et al.* 2013). Sin embargo, falta enriquecer el análisis genómico y filogenético en *Capsicum*, especialmente con germoplasma de los centros de origen de las especies de importancia comercial para resolver las dudas sobre la naturaleza de la diversidad genética presente en

las poblaciones de chile y determinar la estructura genética precisa y estadísticamente robusta de las poblaciones (Oyama et al. 2006). Con esto será posible traducir los datos moleculares, genómicos y evolutivos a contextos ecológicos relevantes para grupos específicos, como es el caso de los chiles nativos de México, y darles aplicación agronómica y ecológica significativa.

Un avance importante e integral sobre el conocimiento del origen del chile (*C. annuum*) domesticado integra al análisis múltiples líneas y evidencias tales como la paleobotánica y el análisis bioquímico y genético (microsatélites) y con espectrometría de masas y C<sup>14</sup>; además del modelaje de la distribución de especies y la paleolinguística (Kraft et al. 2014). Por ejemplo, Hernández-López et al. (2013) consignó el uso de todas las estrategias indicadas por Kraft et al. (2014) con excepción del modelaje de la distribución de especies y la paleolinguística en el estudio del origen y diversidad de *Phaseolus*. Los resultados de Kraft et al. (2014) sugieren que la domesticación de *C. annuum* posiblemente ocurrió en una o en dos áreas: noreste o centro-este de México. Aunque las evidencias genéticas apuntan al norte, el análisis conjunto fortalece la teoría del origen del chile domesticado en el Valle de Tehuacán, Puebla, dado que ahí se han encontrado restos pre-cerámicos de chiles (Smith 1987). En dicha región también se ubica el centro de diversidad filogenética del Proto-Otomanguean, lengua hablada en épocas del Holoceno Medio y que es la protolengua más antigua de la que se origina la palabra 'chile' con base en lingüística histórica (Kraft et al. 2014).

El análisis del impacto del manejo humano en la variación genética de chiles silvestres (*C. annuum* var. *glabriuscum*) con marcadores microsatélites indicó mayor diversidad alélica del germoplasma silvestre en comparación con germoplasma criollo, cultivado y tolerado o permitido (germoplasma semi-domesticado o silvestre que crece en pastizales o cercas, por ejemplo) utilizado como testigo; así como estructuración genética misma que depende del grado de aislamiento del sitio de origen. La demografía histórica evidencia un declive significativo en las poblaciones silvestres pues el manejo humano

de pre-domesticación redujo la diversidad genética e incrementó la pérdida de diferenciación debido al movimiento de germoplasma entre regiones por el hombre. Los resultados indicaron la urgente necesidad de tomar medidas de conservación del germoplasma nativo, criollo y silvestre de chile de México para mantener la fuente de germoplasma y la arquitectura de la variación genética de dicho recurso (González-Jara et al. 2011).

La importancia de las culturas mesoamericanas en la domesticación del chile se evidencia en México pues la diversidad de ambientes agroecológicos ofrece gran variabilidad de formas cultivadas utilizadas en el país, con amplia diversidad de formas, colores, tamaños, aromas y sabores (Pozo et al. 1991). El estudio de la diversidad en *Capsicum* parte de dos perspectivas o enfoques, de acuerdo con los resultados del análisis de la literatura disponible: la del análisis morfo-agronómico con énfasis en los tipos raciales, variedades, híbridos y líneas genéticas de *C. annuum*, y en menor medida *C. chinense* y *C. frutescens* y otras especies, y la del análisis de la diversidad genética de las poblaciones de *Capsicum* en diferentes países. Estos estudios han tenido diferentes objetivos, desde la exploración y colecta, caracterización de materiales, multiplicación y regeneración, mantenimiento, documentación, conservación, evaluación, enriquecimiento genético, mejoramiento de cultivos e intercambio de germoplasma México (Latournerie et al. 2002, Alonso et al. 2008, Aguilar-Meléndez et al. 2009, Castañón-Nájera et al. 2010, Pacheco-Olvera et al. 2012, Kraft et al. 2013, 2014).

Consideramos que la introducción y el intercambio de germoplasma entre países han incrementado la variabilidad del recurso genético de chile en los bancos de germoplasma, lo que no significa que sea representativa de la variabilidad natural. Sin embargo, estas acciones han generado conocimientos sobre diversidad genética que se han aplicado en la estimación de la variabilidad genética de *Capsicum*. También, dichas estimaciones permiten a su vez incrementar la variabilidad y luego utilizarla en el mejoramiento genético del cultivo. El mejoramiento genético se constituye como una alternativa viable y económica para resolver los problemas de produc-

ción del chile que tienen impacto en la economía agrícola de México y el mundo. A la fecha poco de este mejoramiento ha sido asistido por herramientas biotecnológicas, de modo que su aplicación incrementará la eficiencia del mejoramiento e incidirá determinantemente en la solución a los problemas del cultivo del chile.

En este sentido destacan los esfuerzos de instituciones y países para la recolecta de germoplasma del chile silvestre en México. Por ejemplo, Baltazar (1997) y Corona-Torres *et al.* (2000) reportan la colecta, en varias partes de México, y la caracterización de germoplasma de *Capsicum* spp. mientras que Aguilar-Meléndez *et al.* (2009), Pérez-Castañeda *et al.* (2008), Alonso *et al.* (2008) y Castaño *et al.* (2008) informan de la colecta y caracterización morfológica y molecular de germoplasma silvestre y cultivado de *Capsicum* spp. en estados de México como Veracruz, Tabasco, Chiapas, Campeche y Yucatán, principalmente. Por su parte, Kraft *et al.* (2013) reportaron la colecta de 466 accesiones de chiles silvestres en dos épocas de crecimiento en México y el sur de Estados Unidos, cuyos especímenes fueron depositados en Aguascalientes, México y en Davis, EUA.

Con el material genético mejorado existente se ha visto que los agricultores cultivan chile con incremento en la producción, mayor seguridad y menor costo, requiriendo además menos cantidad de agroquímicos y utilizando una menor área de cultivo, haciendo más fácil además, mantener la calidad del ambiente (Pozo-Campodónico 1983; González-Estrada *et al.* 2004). Lo antes mencionado hace que este campo de estudio siga siendo un área importante con las herramientas moleculares disponibles y la suficiencia de marcadores moleculares presentes en muchas especies de *Capsicum* se puede conocer la variabilidad de chiles cultivados y silvestres para

delimitar con mayor precisión las especies y sus relaciones filogenéticas (Walsh y Hoot 2001), además de estimar de manera más precisa aspectos sobre el origen, la evolución y la diversificación de este recurso vegetal (Tanksley *et al.* 1988; Jo *et al.* 2011).

## CONCLUSIONES

No obstante los notables avances a la fecha en cuanto al estudio y conocimiento del origen, evolución, diversificación y de genética básica y de poblaciones de *Capsicum* tanto en germoplasma silvestre, como criollo y mejorado, es frecuente contar con panoramas parciales de los resultados en virtud del origen restringido del germoplasma considerado en cada caso. Los estudios futuros sobre los tópicos tratados en este trabajo deberían poner énfasis en el análisis a niveles cada vez más complejos basados en el estudio de germoplasma representativo del género y/o especies a estudiar. Ello permitirá obtener información congruente y, particularmente, estadísticamente robusta.

## AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al CONACYT-Méjico (Registro 201163) la beca para sus estudios doctorales, así como las becas PIFI-IPN (20050084, 20060056 y 20070056) y Santander Universia-ANUIES (Beca 2006-2). También, se agradece el apoyo económico a este trabajo por parte del FOMIX-Gobierno del Estado de Tabasco y a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco el apoyo para la estancia sabática de G. Castaño-Nájera en el CBG-IPN en Reynosa. LMPC, GCN y NMP son investigadores del S.N.I. NMP es becario EDI y COFAA del IPN.

## LITERATURA CITADA

- Aguilar-Meléndez A, Morrel PL, Roose ML, Seung-Chul K (2009) Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. American Journal of Botany 96: 1190-1202.
- Albrecht E, Zhang D, Mays AD, Saftner RA, Stommel JR (2012) Genetic diversity in *Capsicum baccatum* is significantly influenced by its ecogeographical distribution. BMC Genetics 13:68.

- Alonso RA, Moya C, Cabrera A, Ponce P, Quiroga R, Rosales MA, Zuart JL (2008) Evaluación *in situ* de la variabilidad genética de los chiles silvestres (*Capsicum* spp.) en la región Frailesca del estado de Chiapas, México. *Cultivos Tropicales* 29: 29-55.
- Baltazar B (1997) Diversidad genética del cultivo del chile (*Capsicum* spp.) determinada por isoenzimas y RFLPs tipos: serrano, jalapeño, manzano y silvestre en su área de distribución. CONABIO proyecto No. G026. México. 26 p.
- Castañón-Nájera G, Latournerie-Moreno L, Mendoza-Elos M, Vargas-López A, Cárdenas-Morales H (2008) Colección y caracterización de chile (*Capsicum* spp) en Tabasco, México. *phyton, International Journal of Experimental Botany* 77: 189-202.
- Castañón-Nájera G, Latournerie-Moreno L, Lesher-Gordillo JM, de la Cruz-Lázaro E, Mendoza-Elos M (2010) Identificación de variables para caracterizar morfológicamente colectas de chile (*Capsicum* spp) en Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 26: 225-234.
- Castañón-Nájera G, Ramírez-Meraz M, Ruiz-Salazar R, Mayek-Pérez N (2011a) Aplicación de marcadores AFLP para explorar heterosis en *Capsicum* spp. *phyton, International Journal of Experimental Botany* 80: 53-58.
- Castañón-Nájera G, Ruiz-Salazar R, Mayek-Pérez N, García AC (2011b) Molecular study of a diallel chilli with amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *African Journal of Agricultural Research* 6: 6126-6131.
- Corona-Torres T, García-Velázquez A, Castillo-González F, Montero-Tavera V, Azpíroz-Rivero HS (2000) Isoenzymatic characterization of the genetic diversity of peppers collections (*Capsicum annuum* L. and *Capsicum chinense* Jacq.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 6: 5-17.
- Eshbaugh WH (1975) Genetic and biochemical systematic studies of chili peppers (*Capsicum*-Solanaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 102: 396-403.
- Eshbaugh WH (1980) The taxonomy of the genus *Capsicum* (Solanaceae). *Phytologia* 47:153-166.
- Góngora-Castillo E, Fajardo-Jaime R, Fernández-Cortés A, Jofre-Garfias AE, Lozoza-Gloria E, Martínez O, Ochoa-Alejo N, Rivera-Bustamante R (2012) The *Capsicum* transcriptome DB: a hot tool for genome research. *Bioinformatics* 8: 43-47.
- González-Estrada T, Larqué-Saavedra B, Luján-Favela M, Rodríguez-Martínez R, Martínez-Parra R, Wood S (2004) Impacto económico del mejoramiento genético del chile jalapeño en México. Publicación Técnica No. 12. Serie: Estudios de evaluación del impacto económico de productos del INIFAP. INIFAP. México. 71 p.
- González-Jara P, Moreno-Letelier A, Fraile A, Piñero D, García-Arenal F (2011) Impact of human management on the genetic variation of wild pepper, *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*. *PLOS One*: 1-11.
- GRIN (2014) National Plant Germplasm System: Peppers. Germplasm Resources Information Network <http://www.ars-grin.gov/npgs/stats/>. Fecha de consulta 5 de enero de 2014.
- Guzmán F, Ayala H, Azurdia C, Duque M, de Vicente M (2005) AFLP Assessment of Genetic Diversity of *Capsicum* Genetic Resources in Guatemala: Home Gardens as an option for conservation. *Crop Science* 45: 363-370.
- Hernández-López VM, Vargas-Vázquez MLP, Muruaga-Martínez JS, Hernández-Delgado S, Mayek-Pérez N (2013) Origen, domesticación y diversificación del frijol común. Avances y perspectivas. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36: 95-104.

- Hernández-Verdugo S, Guevara-González RG, Rivera-Bustamante RF, Vázquez-Yanes C, Oyama K (1998) Los parientes silvestres del chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos. Boletín de la Sociedad Botánica de México 62: 171-181.
- Hernández-Verdugo S, Luna-Reyes R, Oyama K (2001a) Genetic structure and differentiation of wild and domesticated populations of *Capsicum annuum* from Mexico. Plant Systematics and Evolution 226: 129-142.
- Hernández-Verdugo S, Oyama K, 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, Guevara-González R, Rivera-Bustamante R, Oyama K (2001c). Screening wild plants of *Capsicum annuum* for resistance to pepper huasteco virus: presence of viral DNA and differentiation among populations. Euphytica 22: 31-36.
- Hernández-Verdugo S, González A, Sánchez P, Casas A, Oyama K (2006) Estructura y diferenciación genética de poblaciones silvestres y domesticadas de chile del noreste de México analizadas con isoenzimas y RAPDs. Revista Fitotecnia Mexicana 29: 25-29.
- Hill TA, Ashrafi H, Reyes-Chin-Wo S, Yao J, Stoffel K, Truco MJ, Kozik A, Michelmore RW, Van Deynze A (2013) Characterization of *Capsicum annuum* genetic diversity and population structure based on parallel polymorphism discovery with a 30K unigene pepper genechip. PLOS One: 1-16.
- Ibiza VP, Blanca J, Cañizares J, Nuez F (2011) Taxonomy and genetic diversity of domesticated *Capsicum* species in the Andean region. Genetic Resources and Crop Evolution 59: 1077-1088.
- IPGRI (1995) Descriptores para *Capsicum* (*Capsicum* spp.). International Plant Genetic Resources Institute. Roma, Italia. Centro Asiático para el Desarrollo y la Investigación relativos a los Vegetales, Taipei, Taiwán y Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. 51 p.
- Jensen RM, McLeod MJ, Eshbaugh WH, Guttman SI (1979) Numerical taxonomy analysis of allozymic variation in *Capsicum* (Solanaceae). Taxon 28: 315-327.
- Jo YD, Park J, Song W, Hur CG, Lee YH, Kang BC (2011) Complete sequencing and comparative analyses of the pepper (*Capsicum annuum* L.) plastome revealed high frequency of tandem repeats and large insertion/deletions on pepper plastome. Plant Cell Reports 30: 217-229.
- Kraft KH, Luna-Ruiz JJ, Gepts P (2013) A new collection of wild populations of *Capsicum* in Mexico and the southern United States. Genetic Resources and Crop Evolution 60: 225-232.
- Kraft KH, Brown CH, Nabhan GP, Luedeling E, Luna-Ruiz JJ, Coppens d'Eeckenbrugge G, Hijmans RJ, Gepts P (2014) Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 111: 6165-6170.
- Latournerie L, Chávez JL, Pérez M, Castañón G, Rodríguez SA, Arias LM, Ramírez P (2002) Valoración in situ de la diversidad morfológica de chiles (*Capsicum annuum* L. y *Capsicum chinense* Jacq.) en Yaxcabá, Yucatán. Revista Fitotecnia Mexicana 25: 25-33.
- Lefebvre V, Palloix A, Rives M (1993) Nuclear RFLPs between pepper cultivars (*Capsicum annuum* L.). Euphytica 71: 189-199.
- Lefebvre V, Goffinet B, Chauvet JC, Caromel B, Signoret P, Brand R, Palloix A (2001) Evaluation of genetic distances between pepper inbred lines for cultivar protection purposes: comparison of AFLP, RAPD and phenotypic data. Theoretical and Applied Genetics 102: 741-750.

- Liu S, Li W, Wu Y, Chen C, Lei J (2013) De novo transcriptome assembly in chili pepper (*Capsicum frutescens*) to identify genes involved in the biosynthesis of capsaicinoids. PLOS One 8(1-e48156): 1-8.
- Loaiza-Figueroa F, Ritland K, Laborde-Cancino JA, Tanksley SD (1989) Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in México. Plant Systematics and Evolution 165: 159-188.
- Long-Solís J (1998) *Capsicum* y cultura: La historia del chilli. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 203 p.
- McLeod MJ, Guttman SI, Eshbaugh WH, Rayle RE (1983) An electrophoretic study of the evolution in *Capsicum* (Solanaceae). Evolution 37: 562-574.
- Mimura Y, Inoue T, Minamiyama Y, Kubo N (2012) An SSR-based genetic map of pepper (*Capsicum annuum* L.) serves as an anchor for the alignment of major pepper maps. Breeding Science 62: 93-98.
- Moscone EA, Scaldaferro MA, Grabielle M, Cecchini NM, Sanchez-Garcia Y, Jarret R, Daviña JR, Ducasse DA, Barboza GE, Ehrendorfer F (2007) The evolution of chilli peppers (*Capsicum* Solanaceae): a cytogenetic perspective. Acta Horticulturae 745: 137-169.
- Moses M, Umaharan P (2012) Genetic and phylogenetic relationships of *Capsicum chinense*. Journal of the American Society for Horticultural Science 137: 250-262.
- Olmstead RG, Bohs L, Migid HA, Santiago-Valentín E, García VF, Collier SM (2008) A molecular phylogeny of the Solanaceae. Taxon 57: 1159-1181.
- Oyama K, Hernández-Verdugo S, Sánchez C, González-Rodríguez A, Sánchez-Peña P, Garzón-Tiznado JA, 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, Oyama K (2012) Genetic diversity and structure of pepper (*Capsicum annuum* L.) from northwestern Mexico analyzed by microsatellite markers. Crop Science 52: 231-241.
- Panda RC, Aniel-Kumar O, Raja-Rao KG (1986) The use of seed protein electrophoresis in the study of phylogenetic relationships in chili pepper (*Capsicum* L.). Theoretical and Applied Genetics 72: 665-670.
- Paran I, Aftergoot E, Shiffriss Ch (1998) Variation in *Capsicum annuum* revealed by RAPD and AFLP markers. Euphytica 99: 167-173.
- Pérez-Castañeda LM, Castañón-Nájera G, Mayek-Pérez N (2008) Diversidad morfológica de chiles (*Capsicum* spp.) de Tabasco, México. Cuadernos de Biodiversidad 27: 11-22.
- Pickersgill B (1971) Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (*genus Capsicum*). Evolution 25: 683-691.
- Pickersgill B (1988) The *genus Capsicum*: a multidisciplinary approach to the taxonomy of cultivated and wild plants. Biologisches Zentralblatt 107: 381-389.
- Pickersgill B (1991) Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. In: Tsuchiya T, Gupta PK (eds.), Chromosome engineering in plants: genetics, breeding and evolution, Part B. Elsevier, Amsterdam. pp. 139-160.
- Pozo-Campodónico O (1983) Logros y Aportaciones de la Investigación Agrícola en el Cultivo del Chile. INIA-SARH. México. 20 p.

- Pozo O, Montes S, Redondo E (1991) Chile (*Capsicum* spp.) En: Ortega PR; G Palomino, F Castillo, VA González y M Livera (Eds.) Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos en México. SOMEFI, Chapingo, México. pp: 217-238.
- Prince JP, Loaiza-Figueroa F, Tanksley SD (1992) Restriction fragment length polymorphism and genetic distance among Mexican accessions of *Capsicum*. Genome 35: 726-732.
- Ramírez J (1996) El chile. Biodiversitas 8: 8-14.
- Rentaría-Alcántara M (2007) Breve revisión de los marcadores moleculares. En: Eguiarte L, Souza V, Aguirre X (eds.) Ecología Molecular. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. SEMARNAT. México. pp: 541-566.
- Rodríguez JM, Berke T, Engle L, Nienhuis J (1999) Variation among and within *Capsicum* species revealed by RAPD markers. Theoretical and Applied Genetics 99: 147-156.
- Smith CE Jr (1987) Current archaeological evidence for the beginning of American agriculture. In: Manzanilla L (ed.). Studies in the Neolithic and Urban Revolutions, British Archaeological Reports, Oxford, United Kingdom. pp. 81-101.
- Tanksley SD, Bernatzky R, Lapitan NLV, Prince JP (1988) Conservation of gene repertoire but not gene order in pepper and tomato. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 85: 6419-6423.
- Walsh BM, Hoot S (2001) Phylogenetic relationships of *Capsicum* (Solanaceae) using DNA sequences from two noncoding regions: the chloroplast atpB-rbcL spacer region and nuclear waxy introns. International Journal of Plant Sciences 162: 1409-1418.