

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, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos. Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 314, Av. de los Barrios s.n., Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, 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; Loiza-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 F₁ 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 F₁ 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 dendogramas 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. Con base 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 progenitores 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. Ladizinsky (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 híbri-

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

nos 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 7 000 a 5 000 años antes de nuestra era (a.n.e.). En Guilá Naquitz, Oaxaca, McClung de Tapia (1992) registra restos de Chile con una antigüedad de 8 900

a 6 700 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 1 000 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 2 950 a 2 250 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>	Silvestre	Sur de Perú, Bolivia. Sur de Colombia, Ecuador,
<i>C. baccatum</i> L. var. <i>pendulum</i>	Cultivado	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-Solis (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. *Kulturplanze* **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. Eds. *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-Solís 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. I: 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. Eds. *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. 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. 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. Eds. *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 Genétique et la Sélection 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* **107**:381-389.
- Pickersgill B. 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. En: Tsuchiya T. y Gupta P.K. Eds. *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. Eds. *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. Eds. *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, phylogeography and evolution*. Academic Press, London, pp. 7-34.
- Terpó A. 1966. Kritische revision der wildwachsenden arten und der kultivierten sorden gattung *Capsicum* L. *Feddes Repert* **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 diagnosis taxonómica 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). Shinnery (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, decíduos, 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 esca-beche" 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 glabras, 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 glabras, 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, decíduos, 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, 3. 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 a 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, amarillo 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 especies 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. ciliatum (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 geográfica 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 peciolos 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).