



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Plasticidad fenotípica y norma de reacción en chiles silvestres y domesticados (*Capsicum annuum* L.) en respuesta a dos tratamientos de temperatura

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANAYANSI SIERRALTA GUTIÉRREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:** Dr. Lev Orlando Jardón Barbolla  
CEIICH, UNAM

**COMITÉ TUTOR:** Dra. Mariana Benítez Keinrad  
LANCIS-IE, UNAM  
Dr. Juan Servando Núñez Farfán  
Instituto de Ecología, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. FEBRERO 2025



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y  
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL**

(Graduación con trabajo escrito)

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo a lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

Plasticidad fenotípica y norma de reacción en chiles silvestres y domesticados  
(*Capsicum annuum* L.) en respuesta a dos tratamientos de temperatura

Que presenté para obtener el grado de MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, es original, de mí autoría y lo realicé con rigor metodológico exigido por el Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referenciadas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de obtención de mi grado académico.

**Atentamente**



**SIERRALTA GUTIÉRREZ ANAYANSI**  
**No de cuenta UNAM: 308285941**

**(Nombre, firma y número de cuenta del estudiante)**



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Plasticidad fenotípica y norma de reacción en chiles silvestres y domesticados (*Capsicum annum* L.) en respuesta a dos tratamientos de temperatura

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANAYANSI SIERRALTA GUTIÉRREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:** Dr. Lev Orlando Jardón Barbolla  
CEIICH, UNAM  
**COMITÉ TUTOR:** Dra. Mariana Benítez Keinrad  
LANCIS-IE, UNAM  
Dr. Juan Servando Núñez Farfán  
Instituto de Ecología, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. FEBRERO 2025

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
OFICIO: CGEP/CPCB/FC/0858/2024

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de octubre de 2024 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** de la estudiante **SIERRALTA GUTIÉRREZ ANAYANSI** con número de cuenta **308285941** con la tesis titulada **"Plasticidad fenotípica y norma de reacción en chiles silvestres y domesticados (*Capsicum annum* L.) en respuesta a dos tratamientos de temperatura"**, realizada bajo la dirección del **DR. LEV ORLANDO JARDÓN BARBOLLA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ**  
Vocal: **DRA. ROSALINDA TAPIA LÓPEZ**  
Vocal: **DRA. ALEJANDRA VÁZQUEZ LOBO YURÉN**  
Vocal: **DR. SOL CRISTIANS NIIZAWA**  
Secretario: **DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 21 de noviembre de 2024

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

  
**DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO**



## Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad de llevar a cabo este proyecto.

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (Secihti) por la beca para realización de estudios de maestría.

A mi Tutor Principal, Lev Jardón Barbolla, y a los miembros del Comité Tutor, Mariana Benítez Keinrad y Juan Núñez Farfán, por sus valiosos comentarios y su apoyo, así como por brindarme las facilidades para tener acceso a instalaciones y materiales.

## Agradecimientos a título personal

A los miembros del jurado de examen, por sus correcciones, comentarios y su buena disposición a auxiliarme durante el proceso, Dr. Alejandro Casas Fernández, Dra. Rosalinda Tapia López, Dra. Alejandra Vázquez Lobo Yurén, Dr. Sol Cristians Niizawa y Dr. Juan Servando Núñez Farfán.

Al Proyecto subvencionado “Genetic structure and mechanisms of drought adaptation in *Capsicum*” por el apoyo para el financiamiento de este trabajo.

A Lev Jardón, por darme ánimo y siempre apoyarme. Gracias por acompañarme cuando necesitaba guía y también por confiar en que soy capaz de hacer las cosas de las que a veces dudo.

A Rosalinda Tapia, por su ayuda a lo largo de varias etapas del trabajo y por auxiliarme a gestionar el acceso a las cámaras y otros materiales importantes para este proyecto.

A Irma Acosta, por todo su apoyo para poder hacer uso de las cámaras de germinación y los invernaderos del Instituto de Ecología de la UNAM.

A Adriana Pérez, por auxiliarme con el uso del laboratorio, a Daniel Matías y Bruno Hoth por su ayuda con el registro de mediciones y a Franco Liñán por brindarme su tiempo y su conocimiento, ayudándome en el proceso de hacer análisis y gráficas.

A Víctor Taracena, porque más de una vez me orientó en materia de estadística y me acercó al uso de R.

A Sari, por haberme compartido las semillas de chile Chicuarote, y a todo el grupo que con su trabajo en la chinampa permite que esas semillas persistan.

A Kristin Mercer, por sus valiosos comentarios y recomendaciones de diseño experimental y análisis. A Leah McHale, Michael Kantar, Chee Ngui y Jack McCoy porque sus observaciones y recomendaciones me fueron muy útiles durante todo el proceso. A Hannah Scheppler, porque además de acompañarme académicamente, me extendió su generosidad y su amistad.

A Natalia Martínez, Carolina Vázquez y Alejandra Padrón, por el acompañamiento durante las sesiones de seminario y por haber visto todo el desarrollo de este trabajo. A Ana Laura Pérez, porque además de auxiliarme durante las mediciones al final del experimento y estar presente en los cuidados de las plantas en el invernadero, compartió conmigo parte de su

propio proceso. A Víctor Alí Mancilla, Aldo Palafox y Alaide Arce, porque nuestras charlas dentro y fuera de espacios académicos siempre fueron revitalizantes, y porque su amistad hizo mucho más disfrutable el camino.

A Marco Garduño, por ser siempre mi apoyo, mi compañero y mi motivación. Gracias por haber estado conmigo en los momentos de más calma y de más furor. Gracias por todo el cariño, la paciencia y las risas.

A Daniel Serratos, por compartir conmigo su tiempo y energía, por ofrecerme su ayuda constante en las cosas que se me dificultan, y por avivar mi sensación de fascinación por saber y experimentar. A Miguel Raz, por compartirme lecturas y juegos que se volvieron parte importante de este proceso y me hicieron pasar muchos momentos de dicha e introspección. Gracias a ambos por compartirme su espacio.

A Ana Calderón, por estar siempre al pendiente de mi avance, por hacerme preguntas y por motivarme a poner mis ideas en texto. A Sara Estrada, por las tardes de café y las charlas sinceras acerca de nuestras perspectivas académicas. A ambas, por su ayuda al brindarme espacios de concentración para trabajar juntas y espacios de mucho cariño para descansar después del trabajo.

A Armando Sobrino, por platicar conmigo, tener interés en las cosas que hago y por traer cosas nuevas a mi vida. A Ana Estudillo, por estar al pendiente, compartir su mirada crítica y por cuidar de mi salud. Les agradezco hacer más ligeras mis preocupaciones y más agradables mis tardes.

Por último, a mi familia, por apoyarme todo el tiempo. A mi madre, Verónica Gutiérrez, por confiar en mí, ayudarme cuando me sentía abrumada y salir a caminar conmigo para despejar la mente. A mi padre, Roberto Sierralta, porque las conversaciones y las comidas son imprescindibles. A mi hermana, Gala Sierralta, porque su ternura siempre fue refrescante.

A las personas que cultivan.

A las personas que cocinan.

A las personas que todos los días forman lazos con las plantas domesticadas.

## Índice

### Lista de Figuras y tablas

Resumen .....	1
Abstract .....	3
Introducción .....	5
Hipótesis .....	17
Objetivos .....	17
Métodos .....	18
Resultados .....	31
Discusión.....	41
Conclusiones .....	51
Referencias bibliográficas .....	52
Anexos .....	59

## Lista de Figuras

	Página
<b>Figura 1.</b> Mapa de las áreas de colecta.....	19
<b>Figura 2.</b> Cámaras de ambiente controlado. Instituto de Ecología, UNAM.....	21
<b>Figura 3.</b> Diseño del experimento.....	23
<b>Figura 4.</b> Frutos de las cuatro variedades que se utilizaron.....	24
<b>Figura 5.</b> Ejemplo de plantas de chile en las macetas de 10 cm de diámetro.....	25
<b>Figura 6.</b> Esquema de las variables medidas una vez por semana.....	26
<b>Figura 7.</b> Proceso de obtención del área de las hojas.....	27
<b>Figura 8.</b> El tiempo que le toma germinar a las variedades silvestres y domesticadas.....	32
<b>Figura 9.</b> Normas de reacción de plantas de chile por estado de domesticación (mediciones directas).....	34
<b>Figura 10.</b> Normas de reacción de plantas de chile por estado de domesticación (mediciones derivadas).....	35
<b>Figura 11.</b> Tasas de crecimiento de plantas domesticadas y silvestres de <i>C. annuum</i> al ser expuestas a dos condiciones de temperatura durante 15 semanas.....	40
<b>Figura 12. Anexo A</b> Normas de reacción de plantas de chile por variedad en los dos tratamientos de temperatura (mediciones directas).....	59
<b>Figura 13. Anexo B</b> Normas de reacción de plantas de chile por variedad en los dos tratamientos de temperatura (mediciones derivadas).....	60

## Lista de Tablas

### Página

<b>Tabla 1.</b> Número de semillas correspondientes a las variedades silvestres y domesticadas que se pusieron a germinar para obtener las plántulas del experimento.....	22
<b>Tabla 2.</b> Plantas consideradas en los análisis por haber cumplido con las 15 mediciones semanales.....	30
<b>Tabla 3.</b> Comparaciones post-hoc por método Holm.....	31
<b>Tabla 4.</b> Resultados de las pruebas de relación de verosimilitud entre los modelos lineales mixtos (factores fijos).....	37
<b>Tabla 5.</b> Resultados de las pruebas de relación de verosimilitud entre los modelos lineales mixtos (factores aleatorios).....	38
<b>Tabla 6.</b> Resultados de las pruebas de relación de verosimilitud entre los modelos lineales mixtos para las tasas de crecimiento.....	40
<b>Tabla 7.</b> Resumen de los factores con efecto significativo sobre los atributos morfológicos medidos en este experimento.....	46

## Resumen

La plasticidad fenotípica es la capacidad de genotipos individuales para producir diferentes fenotipos cuando son expuestos a diferentes condiciones ambientales de desarrollo. Al ser un proceso que genera fenotipos nuevos a partir de variación genética existente en una población sin que haya mutaciones, puede tener un papel en procesos evolutivos rápidos de organismos expuestos a nuevos ambientes de desarrollo. Esto es posible a través de fenómenos como la asimilación genética o el efecto Baldwin, los cuales pueden resultar en una disminución o aumento de plasticidad, respectivamente. El propósito de este trabajo es explorar la relación entre la plasticidad fenotípica y los cambios ambientales asociados al proceso de domesticación del chile (*Capsicum annuum*). Se estudió la respuesta de plantas de dos variedades de chile domesticado y dos variedades de chile silvestre en dos tratamientos de temperatura que simulaban un ambiente de cultivo (32°C durante el día y 14°C en la noche) y un ambiente silvestre (24°C durante el día y 18°C en la noche) a lo largo de 15 semanas. Los caracteres medidos para evaluar su respuesta fueron la longitud de los tallos, el número de entrenudos, el peso seco de las hojas, tallos, brote (o parte aérea completa), raíces, la biomasa total, el área total de las hojas por planta, la proporción raíz-brote (RSR), el área foliar específica (SLA), la relación área foliar/biomasa (LAR), la fracción de masa foliar (LMF), la fracción de masa del tallo (SMF) y la fracción de masa de la raíz (RMF). También se evaluaron las tasas de crecimiento de los dos grupos de plantas. Mediante la comparación de modelos lineales mixtos se evaluó el efecto del estado de domesticación, el tratamiento y la interacción entre ambos factores como factores fijos sobre los caracteres morfológicos y las tasas de crecimiento. El estado de domesticación fue significativo para el número de entrenudos, todas las medidas directas de biomasa, la relación área foliar/ biomasa, la fracción de masa foliar y la fracción de masa del tallo, siendo las plantas domesticadas las que tuvieron valores más altos. El tratamiento fue significativo para la proporción raíz-brote, resultando en valores más altos en el tratamiento selva para ambos estados de domesticación. La interacción entre estado de domesticación y tratamiento fue significativa para la longitud del tallo y el peso del brote, atributos para los cuales los valores de las plantas domesticadas fueron mayores en el tratamiento selva y

menores en el tratamiento milpa, mientras que para las plantas silvestres fueron menores en el tratamiento selva y mayores en el tratamiento milpa. La comparación entre las tasas de crecimiento mostró que las tasas difieren en función del estado de domesticación y que las tasas de las plantas silvestres tienen mayor sensibilidad a los cambios de temperatura que las domesticadas. Las normas de reacción graficadas para los atributos morfológicos revelaron que en varios casos fueron las plantas domesticadas las que presentaron mayor plasticidad. Los resultados apuntan hacia que el proceso de domesticación implicó no solamente cambios en los caracteres morfológicos de *Capsicum annuum* con una tendencia a un aumento en el tamaño de las plantas, sino también un incremento en la plasticidad de caracteres asociados a la longitud y el peso. Por su parte, otros atributos como la tasa de crecimiento de los tallos disminuyeron su plasticidad.

## Abstract

The ability of individual genotypes to produce different phenotypes when exposed to different developmental conditions is known as phenotypic plasticity. It can generate new phenotypes from existing genetic variation within a population without the need for new mutations, and it may play a role in rapid evolutionary processes that involve organisms adapting to new developmental environments. This is facilitated by processes like genetic assimilation or the Baldwin effect, which can lead to either a decrease or an increase in plasticity respectively. The purpose of this study is to explore the relationship between phenotypic plasticity and the environmental changes associated with the domestication of chile pepper (*Capsicum annuum*). The phenotypic response of plants from four populations (two domesticated and two wild) was studied under two temperature treatments simulating a cultivated environment (32°C during the day and 14°C at night) and a wild environment (24°C during the day and 18°C at night) over the span of 15 weeks. The measured traits to assess this response were the stem length, number of internodes, leaf dry weight, stem dry weight, shoot dry weight, root dry weight, total biomass, total leaf area, root-shoot ratio (RSR), specific leaf area (SLA), leaf area ratio (LAR), leaf mass fraction (LMF), stem mass fraction (SMF), and root mass fraction (RMF). Growth rates of wild and domesticated plants under the two treatments were also compared. The effect of domestication status, treatment, and the interaction between them were considered fixed factors on the measured traits when using mixed linear models. Domestication status was a significant factor for the number of internodes, all direct biomass traits, leaf area ratio, leaf mass fraction, and stem mass fraction, with domesticated plants showing higher values. Treatment was a significant factor for root shoot ratio, resulting in higher values in the wild treatment for both domestication statuses. The interaction between domestication status and treatment was significant for stem length and shoot weight, traits for which domesticated plants had higher values in the wild treatment and lower values in the cultivated treatment, while wild plants had lower values in the wild treatment and higher values in the cultivated treatment. Growth rate comparisons showed differences based on domestication status, with wild plants showing more sensitivity to the environment than

domesticated ones. Reaction norms plotted for morphological traits revealed that in several cases, domesticated chile peppers exhibited greater plasticity. These results suggest that domestication as a process involved not only changes in trait values of *Capsicum annuum*, with a trend towards increased plant size, but also an increase in the plasticity of traits related to length and weight. In contrast, other attributes, such as stem growth rate, showed decreased plasticity compared to wild chile peppers.

## Introducción

### *La plasticidad fenotípica y su papel en la evolución*

El desarrollo del fenotipo, entendiendo por fenotipo al conjunto de caracteres que presentan los organismos en varios niveles —fisiológico, morfológico o conductual— (Conner & Hartl, 2004), es producto de la interacción entre diversos factores que pueden ser genéticos, celulares, ambientales, entre otros. Los factores tienen interacciones con el organismo durante su vida y dichas interacciones pueden llevar a distintos fenotipos resultantes. La capacidad de genotipos individuales para producir diferentes fenotipos cuando son expuestos a diferentes condiciones ambientales durante el desarrollo se conoce como plasticidad fenotípica (Pigliucci et al., 2006). La plasticidad fenotípica puede representarse gráficamente a través de normas de reacción en las cuales se ilustran los valores fenotípicos expresados por un genotipo en distintas condiciones ambientales.

En la década de 1930, Iván Schmalhausen realizó una serie de trabajos pioneros en torno a la plasticidad fenotípica y la norma de reacción que le llevaron a plantear la llamada “Ley de Schmalhausen”. Esta ley sostiene que en condiciones ambientales extremas, respecto a las condiciones “normales” que enfrenta un organismo, la respuesta fenotípica se manifiesta no solamente como un cambio en los valores medios (norma de reacción), sino en un incremento en la varianza fenotípica (Schmalhausen, 1949; Levins & Lewontin, 2000). Es decir, la sensibilidad a las variaciones ambientales es mayor mientras más se empujan los límites de tolerancia de los organismos (Lewontin & Levins, 2000).

El planteamiento de que el cambio fenotípico inducido por el medio ambiente pueda preceder y facilitar la evolución adaptativa es una hipótesis conocida como “plasticidad primero” (*plasticity first*) y se ha propuesto que puede presentarse en casos en los cuales hay evolución con adaptación y diversificación rápida (Levis & Pfennig, 2016). Cuando hay un incremento en la varianza fenotípica observada en una población como respuesta a una condición ambiental determinada, es posible que se esté haciendo visible (que se esté revelando) la variación genética que de otra manera permanecería oculta, lo cual en el contexto de presiones selectivas (sea esta selección natural o artificial) puede ocasionar la

evolución relativamente rápida de nuevos rasgos adaptativos en las poblaciones (Levis y Pffening, 2016).

La evolución rápida propuesta por este escenario es posible porque depende de la variación genética presente, lo que en inglés se llama *standing genetic variation*. Llamamos variación genética *críptica* a la variación genética presente que en condiciones estándar no contribuye a los fenotipos de una población, pero tiene la capacidad de hacerlo en respuesta a un cambio ambiental o genético (McGuigan & Sgro, 2009). Esta variación genética se mantiene porque nuevos alelos que aparecen por mutación pueden permanecer en la población por procesos como la deriva génica. Sin embargo, cuando el organismo queda expuesto a un ambiente de desarrollo al que previamente no lo estaba, esa variación puede dejar de ser neutral y volverse adaptativa. Esta variación también puede existir como variación genética críptica que no se expresa fenotípicamente hasta que la exposición a un ambiente diferente produce una respuesta plástica que la hace *visible* a la selección (Barrett & Schluter, 2008).

La plasticidad fenotípica puede permitir una evolución rápida que resulte en diversificación a través de lo que se conoce como *acomodo genético*: cuando un atributo es inducido por el ambiente y la dirección y magnitud de la respuesta plástica están asociadas a variación genética subyacente, puede haber selección de alelos o combinaciones genéticas que estabilicen o refinen la expresión del fenotipo inducido (Pfennig & Servedio, 2013). Eventualmente, esta selección puede resultar en lo que Conrad Waddington (1953) llama *asimilación genética*, que ocurre cuando el fenotipo inducido por el ambiente se ve favorecido a través de las generaciones hasta el punto en el que se vuelve constitutivo y se pierde la plasticidad inicial. En cambio, si la plasticidad fenotípica es favorecida (como en un caso de exposición a ambientes cambiantes) puede promoverse la sensibilidad al ambiente y mantenerse el carácter como un *polifenismo* (Levis & Pfennig, 2016). Se denomina polifenismo a los fenotipos discretos inducidos por el ambiente (Nijhout, 2003), pero la capacidad de tener respuestas diferentes a las condiciones de desarrollo también se puede observar en caracteres continuos. Un ejemplo de polifenismo que se ha estudiado ampliamente es el de las abejas que desarrollan fenotipos adultos de reina o de obrera en función de la dieta de sus larvas; en este caso, las abejas reinas se desarrollan a partir de larvas que fueron alimentadas exclusivamente con jalea real (Richard et al., 2019).

En los caracteres para los cuales la plasticidad inicial no sólo no desaparece, sino que aumenta, un escenario que puede explicar tal cambio es el llamado *efecto Baldwin*. Este es un término inicialmente acuñado por Simpson (1953) y que Crispo (2007) más adelante describió como un fenómeno en el que los organismos más plásticos tienen mayor probabilidad de sobrevivir y reproducirse. La selección de los organismos con mayor capacidad de respuesta plástica puede dirigir la evolución de la población hacia la conservación o aumento de la plasticidad (Crispo, 2007).

Cuando existe plasticidad en un linaje, es posible que se pueda producir el mismo fenotipo adaptativo con distintos genotipos y eso permite que se conserve la variación genética críptica y los alelos que surjan eventualmente (Schneider & Meyer, 2017). Aunque esto permite que se acumule variación genética, habrá composiciones genéticas que puedan integrar los fenotipos favorecidos con menor costo de desarrollo que otras. Cuando una población en estas condiciones entra en contacto con ambientes nuevos, la selección natural puede favorecer los genotipos con menores costos de desarrollo y, en función de la estabilidad de los nuevos ambientes, puede favorecerse la diversificación del linaje y posteriormente un proceso de consolidación de los fenotipos (Schneider & Meyer, 2017).

La capacidad de producir respuestas fenotípicas diferentes en ambientes contrastantes se ha estudiado en casos donde podría existir un potencial adaptativo, por ejemplo, en la planta anual *Lasthenia fremontii* que responde diferencialmente a distintos regímenes de inundaciones. Al colocar distintas poblaciones en condiciones hídricas normales, de inundación o de sequía, como las que enfrentan después de eventos climáticos como El Niño o La Niña, se observó no sólo diferencias en su adecuación (medida como peso total de la infrutescencia), sino también diferencias en la expresión en la varianza genética aditiva. Es decir, en el ambiente más estresante no sólo había diferencias en los valores netos de adecuación con respecto a otros ambientes, sino también una mayor varianza en la adecuación (Torres-Martínez et al., 2019).

La plasticidad fenotípica adaptativa permite que los genotipos con mayor sensibilidad ambiental tengan posibilidades de sobrevivir en condiciones distintas a las que normalmente conforman el ambiente en el que se desarrollan. Sin embargo, no todos los cambios de hábitat son necesariamente estresantes. En el caso de los ambientes antropogénicos, aquellos que existen por acción del ser humano, las condiciones pueden ser más favorables para algunos organismos; por ejemplo, aumentando la disponibilidad de

recursos y relajando las presiones de la selección natural. Un ejemplo de ello es el de las cucurbitáceas, para las cuales la domesticación condujo a una reducción de mecanismos de defensas, como la producción de cucurbitacinas (los compuestos tóxicos causantes del sabor amargo en estas plantas) y de tricomas en hojas, frutos y tallos. La reducción de estas características disminuiría la probabilidad de supervivencia de las plantas en la vida silvestre, sin embargo, la presión ejercida por la herbivoría es aligerada en condiciones de cultivo, donde existen cuidados por parte de los humanos (Chomicki et al., 2020).

### *Plasticidad en plantas domesticadas*

En la domesticación puede ocurrir evolución con adaptación y diversificación rápida (Milla et al., 2018), así que podría representar uno de los escenarios en los que la hipótesis de “plasticidad primero” podría jugar un papel relevante. De acuerdo con esta hipótesis, en un determinado contexto ambiental el intervalo de variación fenotípica puede encontrarse limitado, dando lugar a que la variación genética presente en una población pero que no se está expresando fenotípicamente —incluso si es funcional— no tenga consecuencias susceptibles a la selección natural. Sin embargo, un cambio en el ambiente puede generar condiciones propicias para que dicho intervalo de variación fenotípica (la varianza susceptible de ser seleccionada en un momento dado) se incremente sensiblemente. Este proceso explicaría una evolución subsecuente en la que no sería necesario que transcurriesen muchas generaciones (como sí lo sería si las mutaciones tuviesen que suceder *de novo*) para que el cambio fenotípico e incluso la diversificación fenotípica puedan ocurrir.

Un antecedente del posible rol de la variación genética críptica en la domesticación se encuentra en el caso del maíz. El teocintle y el maíz se distinguen morfológicamente en atributos como un mayor número de granos en el maíz, desarticulación de la inflorescencia en el teosinte y diferencias en la arquitectura de sus ramas. Al realizar cruces entre teocintle y maíz y posteriormente emplear mapeo de QTLs, Lauter y Doebley (2002) encontraron que algunos rasgos invariables del teocintle como la filotaxia dística y desarticulación de su inflorescencia, así como la presencia de espiguillas individuales en su mazorca, presentaban una gran variación genética críptica a pesar de no mostrar variaciones morfológicas. Para los atributos que presentan formas consistentes, independientemente de modificaciones

ambientales y genéticas, Waddington acuñó el término de *canalización* (Waddington, 1942). Estos rasgos pueden acumular variación genética críptica debido a su neutralidad, pero eventualmente estar sujetos a selección natural cuando exista un detonante para su expresión (Gottlieb et al. 2002). Los detonantes para que se exprese la variación genética críptica pueden ser ambientales (como la exposición a nuevos hábitats) o genéticos (como una mutación sobre un gen regulatorio). En el caso concreto del maíz, es posible que la variante genética *teosinte branched 1 (tb1)* tenga un efecto en la arquitectura de la planta, favoreciendo la dominancia apical durante la domesticación del maíz (Gottlieb et al., 2002).

Entre los esfuerzos por estudiar el efecto de la domesticación en la plasticidad fenotípica, se encuentra el experimento de Matesanz y Milla (2018), el cual consistió en poner a crecer siete especies de plantas domesticadas de diversas familias (acelga, col, jitomate, trigo, girasol, maíz y chícharo) así como a un pariente silvestre de cada una, en distintas condiciones de disponibilidad de agua y nutrientes. Posteriormente midieron las respuestas morfológicas y fisiológicas a las limitaciones ambientales mencionadas en caracteres clave. En este experimento se encontraron diferencias significativas en las respuestas de plantas silvestres y domesticadas en caracteres como estatura máxima de la planta, área foliar, tasa fotosintética y desempeño del crecimiento. Las plantas domesticadas tuvieron una mayor tasa de crecimiento (tanto en tamaño como aumento de la biomasa) que sus parientes silvestres cuando se les comparó en condiciones favorables de disponibilidad de agua, mientras que las silvestres tuvieron un mejor desempeño en condiciones de estrés hídrico. Lo anterior es consistente con la hipótesis de que durante la domesticación hubo una tendencia a favorecer los fenotipos que priorizan la captación de agua, luz y nutrientes para sustentar un crecimiento rápido a costa de una retención de nutrientes menos eficiente (Milla et al., 2014). Esto es posible porque en condiciones de cultivo, los agricultores invierten esfuerzos en que esos recursos estén disponibles a la vez que tienen un interés en que las plantas crezcan a un ritmo más acelerado que en condiciones silvestres.

Estos resultados muestran que, aunque haya diferencias en la plasticidad en plantas silvestres y domesticadas, esas diferencias no indican una pérdida de plasticidad en las plantas domesticadas en lo que respecta a su respuesta a distinta disponibilidad de agua y nutrientes (Matesanz & Milla, 2018). Esto ilustra que algunas plantas pueden tener

plasticidad en algunos caracteres y no en otros, así como sensibilidad a algunos estímulos ambientales y no otros.

Para algunas plantas domesticadas hay evidencia de que el proceso de asimilación genética jugó un papel significativo en su historia evolutiva. Un ejemplo de esto se observa en el experimento de Piperno y colaboradores (2019) en el que plantaron individuos de maíz y de su pariente silvestre, el teocintle *Zea mays* subsp. *parviglumis*, en condiciones de bajo dióxido de carbono atmosférico y temperatura que asemejan el ambiente ancestral de Mesoamérica de hace 9000-16,000 años —período en el que se estima que empezó a haber domesticación— así como en condiciones actuales. Encontraron que, sin importar el ambiente, el maíz presentaba pocas ramas laterales, las cuales eran cortas y terminaban en mazorcas, mientras que su única inflorescencia masculina se encontraba al final del tallo principal. En cambio, el teocintle respondió al ambiente ancestral presentando atributos similares a los del maíz: ramas laterales cortas y menos abundantes, que terminaban en inflorescencias femeninas en vez de masculinas, y una sola inflorescencia masculina al final del tallo principal.

Al realizar un experimento de selección artificial en estos caracteres que mostraron plasticidad, probaron su estabilidad a través de las generaciones. Esto demostró que las características referidas pueden ser fijadas y conservarse a pesar de cambios en el ambiente; es decir, son capaces de presentar asimilación genética. Incluso las plantas de teocintle que no presentaron el set completo de caracteres como los del maíz, tuvieron respuestas que las asemejan al fenotipo domesticado: ramas más cortas y menos inflorescencias masculinas al final de las ramas. Es probable que, durante la domesticación, el teocintle ancestral haya presentado cambios (como los que expresa el teocintle actual) y que estos cambios que resultaron de la plasticidad fuesen seleccionados durante la domesticación, llegando a hacerse constitutivos en el maíz, el cual no presenta plasticidad en esos atributos (Piperno et al., 2019). Desde la perspectiva de la genómica, se ha encontrado que existe expresión génica diferencial en el maíz y el teocintle en condiciones ancestrales y actuales. El teocintle muestra cambios en su expresión en ambientes distintos, mientras que el maíz no. En general, el teocintle tiene más plasticidad en su expresión génica y cambios sustanciales en sus redes, en comparación con los que se observan en el maíz (Lorant et al., 2017).

Otro ejemplo de disminución en la capacidad de respuesta plástica asociada a la domesticación es el de la chaya, un arbusto originario de Mesoamérica que fue domesticada para el consumo de sus hojas como alimento (Ross-Ibarra & Molina-Cruz, 2002). Munguía-Rosas (2022) comparó la respuesta fenotípica y las normas de reacción de caracteres vegetativos de la chaya en dos tratamientos de luz y sombra, y encontró que, para los caracteres de producción de hojas y etiolación, las plantas silvestres presentan una mayor plasticidad, lo cual es congruente con la hipótesis de que los caracteres sujetos a selección artificial (en este caso, las hojas) tienen una menor plasticidad como resultado de este proceso. La mandioca es otra planta en la que se ha estudiado la plasticidad fenotípica y los efectos de la domesticación. Tanto las mandiocas silvestres como las domesticadas mantienen la capacidad de crecer en forma de arbusto o liana, dependiendo de si crecen en ambientes abiertos o cerrados. Sin embargo, las plantas domesticadas muestran una mayor fragilidad en sus tallos, lo que las hace más propensas a quebrarse cuando el morfotipo liana (el que se produce en ambientes cerrados y asociados con los hábitats silvestres) posee ramas muy largas. Esto indica que, aunque se conserva la posibilidad de responder al ambiente con distintas formas de tallo, las plantas domesticadas han perdido resistencia en comparación con las silvestres (Ménard et al., 2013).

Las observaciones de Mueller et al. (2023) en sus experimentos con la planta herbácea *Polygonum erectum* muestran que algunas plantas de vida libre, al ser propagadas en ambientes de cultivo, pueden mostrar fenotipos que asociamos con el síndrome de domesticación. En el caso de esta planta, los rasgos morfológicos que inhiben la germinación —y que son propios de las plantas silvestres— se ven aminorados en una sola generación en respuesta a una baja densidad de siembra como la del campo de cultivo. Cuando las plantas crecieron en ambientes antropogénicos con densidades menores que en condiciones silvestres, aumentó la proporción de semillas con pericarpios delgados que facilitan la germinación.

Este tipo de observaciones ponen de manifiesto la importancia de estudiar las normas de reacción de plantas silvestres emparentadas con las plantas domesticadas para explorar la posibilidad de que los fenotipos “domesticados” pueden aparecer como respuesta a condiciones ambientales antropogénicas y no solamente como fenotipos que aparecieron después de haber sido cultivadas durante varias generaciones. Esta capacidad de responder fenotípicamente a estímulos ambientales podría ser una de las razones por las

cuales históricamente algunas plantas fueron domesticadas y otras no, pues no todas las especies de plantas muestran esa misma capacidad de responder a estímulos ambientales (es decir, no son igualmente plásticas). Los estudios inter-poblacionales de plantas silvestres de distintas localidades también son informativos sobre la plasticidad y la diferenciación genética que existe en ambientes no antropogénicos.

El experimento de jardín común realizado por Matesanz et al. (2020) evaluó la respuesta fenotípica de poblaciones de lupino azul (*Lupinus angustifolius*) provenientes de dos regiones climáticamente distintas al ser expuestas a condiciones de estrés hídrico. Además de mostrar diferencia en los valores netos de sus atributos de crecimiento y fenología, se observaron diferencias significativas en la plasticidad por región. También encontraron diferencias al interior de una de las regiones, lo cual indica que las poblaciones pueden compartir la dirección de su respuesta plástica en función de su región climática de origen, pero mantener diferencia genética entre ellas. Tanto la diferenciación genética como la plasticidad pueden generar variación fenotípica adaptativa al mismo tiempo.

También hay ejemplos de estudios en los que se ha observado que las plantas domesticadas mantienen niveles más altos de plasticidad que sus parientes silvestres frente a algunos estímulos ambientales. Un ejemplo es el trabajo de Vilela & González-Paleo (2015), con plantas de las familias Brassicaceae y Onagraceae. Éstas fueron cultivadas en dos ambientes de disponibilidad de agua, y los autores encontraron que las plantas domesticadas mostraban mayor plasticidad en caracteres morfológicos y fisiológicos mientras que las plantas silvestres presentaron fenotipos constantes. Es probable que para condiciones de ambiente cambiante, la plasticidad haya sido favorecida durante la domesticación.

### *Capsicum annuum* y su domesticación

Las plantas de la especie *Capsicum annuum* pueden ser perennes o anuales. Suelen desarrollar un tallo que se bifurca y termina en flores. Por su tipo de crecimiento, pueden ser arbustivas, herbáceas y, en el caso de algunas plantas silvestres, trepadoras (Hernández-Verdugo et al., 1999). Las hojas suelen ser simples y simétricas, en algunas ocasiones pubescentes. Desarrollan una raíz principal con raíces laterales (Hernández Verdugo, 2018). Sus flores, de color blanco o a veces morado, aparecen en las bifurcaciones de las ramas,

generalmente una flor por nodo (Eshbaugh, 2012). La longitud del estilo varía, puede ser más largo que los estambres, provocando que el estigma esté exserto; o puede tener aproximadamente la misma longitud que los estambres dejando al estigma a la misma altura que las anteras, lo cual potencialmente facilitaría la autopolinización (Hernández-Verdugo et al., 1999). Los frutos pueden ser péndulos o erectos, con variación en el tamaño, color y forma. Sus semillas son planas y en forma de disco, de color blanco o crema (Bosland et al., 2012; Hernández Verdugo, 2018). *Capsicum annuum*, al igual que otras especies del género *Capsicum*, es diploide y autocompatible (Pickersgill, 1971).

Cuando se hacen comparaciones entre las plantas domesticadas y las silvestres, un concepto de mucha utilidad es el del *síndrome de domesticación*. A grandes rasgos, se trata del conjunto de características en las poblaciones de organismos domesticados resultado de un proceso de selección. Estas características están orientadas hacia la adaptación al uso, consumo y cultivo por los seres humanos (Gepts, 2004). En el caso de *Capsicum annuum*, un aspecto en el que difieren las poblaciones silvestres (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) de las domesticadas (*Capsicum annuum* var. *annuum*) es que las segundas muestran una pérdida en la latencia de sus semillas. Los chiles domesticados, sobre todo aquellos que pertenecen a variedades asociadas a cultivos con métodos intensivos, germinan con más velocidad y sincronía que los silvestres (Bernau et al., 2020). Los chiles silvestres, al no haber pasado por procesos selectivos que disminuyen la latencia, no sólo muestran mayor lentitud y asincronía al compararse con los domesticados, sino que también presentan variación en el porcentaje y tiempo medio a la germinación entre poblaciones (Hernández-Verdugo et al 2010).

En el México actual, continúan desarrollándose algunas prácticas de cultivo tradicionales de Mesoamérica donde se llevó a cabo la domesticación de *Capsicum annuum* (Kraft et al., 2014), como la siembra en almácigos de características muy diversas, incluyendo aquéllos de las chinampas en los que se utiliza el lodo del fondo de los canales (Armillas, 1949). Este tipo de siembra permite que la semilla germine e inicie su crecimiento antes de ser trasplantada, y de cierta manera se genere un sesgo hacia trasplantar juntas a las plantas con desarrollo sincrónico. Por supuesto, es difícil suponer que esa práctica existía hace miles de años exactamente igual a como la conocemos hoy, pero su permanencia como técnica tradicional es, cuando menos, indicativa de que las condiciones en las que

domesticó el chile incluyeron prácticas humanas que ejercieron presiones de selección sobre la germinación.

El diámetro de las flores de *C. annuum* es de aproximadamente 10-15 mm, sin embargo, las flores de las variedades silvestres son de menor tamaño (Bosland et al., 2012). Los frutos colgantes y que no se caen al alcanzar la madurez se presentan exclusivamente en las plantas domesticadas, aunque algunas variedades poseen frutos erectos. Por su parte, las plantas silvestres siempre tienen frutos erectos y deciduos. Esta diferencia en la posición de los frutos y la facilidad de su abscisión respecto al pedúnculo se puede asociar con que los frutos silvestres, erectos y deciduos, son visibles y más fáciles de comer para las aves, que son capaces de percibir el color rojo, son insensibles a la capsaicina (Tewksbury & Nabhan, 2001), y que son dispersoras de las semillas de estas plantas. Las aves suelen dispersar las semillas de los chiles silvestres cerca de plantas nodriza (que en su mayoría son arbustos con frutas carnosas) las cuales ofrecen protección contra estrés biótico y abiótico (Tewksbury, 1999) principalmente en bosques tropicales caducifolios (Martínez-Ávalos et al., 2018).

Para las plantas domesticadas, la transición a frutos colgantes requirió que fueran los seres humanos los que seleccionaran los frutos y las semillas. La domesticación disminuyó la capacidad de dispersión de semillas por vectores naturales y aumentó su producción (Barboza et al., 2022). Otra característica que diferencia a las plantas domesticadas es que pierden barreras para la autopolinización, así que hay menos restricciones en cuanto al tamaño del estilo con respecto a los estambres. Esta tendencia a la autopolinización resulta en mayores índices de endogamia en las poblaciones domesticadas que en las poblaciones silvestres y semi-silvestres (Aguilar Meléndez et al., 2009; Pérez-Martínez et al., 2022).

La plasticidad fenotípica del chile silvestre ha sido revisada en experimentos orientados a evaluar rasgos funcionales, como la altura de la planta, biomasa y área foliar específica. Un ejemplo de ello es el experimento de Romero-Higareda y colaboradores (2022). En este experimento, los autores emplearon plantas provenientes de distintas poblaciones de *C. annuum* silvestre del noroeste de México y las sometieron a uno de cuatro tratamientos que combinaban un nivel alto o bajo de luz con un nivel alto o bajo de agua. Midieron distintos atributos de tamaño, masa y área, y utilizaron coeficientes de variación como medida de plasticidad. Encontraron diferencias fenotípicas en estos rasgos

entre las poblaciones y al interior de ellas, las cuales son atribuibles a diferencias genéticas. Las plantas presentaron diferencias significativas entre tratamientos, lo que se interpreta como plasticidad a las condiciones de luz y agua. También se observaron diferencias en la interacción entre las poblaciones y los tratamientos, es decir, las plantas de distintas poblaciones no sólo respondieron a los distintos tratamientos, sino que tuvieron diferencias en su plasticidad (Romero-Higareda et al., 2022). Estos resultados son indicativos de que las poblaciones silvestres de *C. annuum* tienen la capacidad de formar fenotipos distintos en respuesta a cambios ambientales, lo cual, en el contexto de la evolución facilitada por plasticidad, implica un potencial para existir en ambientes más allá de su hábitat más frecuente.

En lo que respecta a los chiles domesticados, se ha estudiado su respuesta al estrés hídrico y se ha encontrado que las variedades “mejoradas” (asociadas a un manejo intensivo) tienen respuestas distintas a las variedades locales (con un manejo tradicional o mucho menos intensivo) en sus atributos fotosintéticos y de resistencia al estrés (McCoy et al, 2022). Esto último nos recuerda que incluso entre las plantas domesticadas, que comparten más características entre sí que con las silvestres, la historia evolutiva no se detiene después de alcanzar un grado alto de domesticación, sino que se trata de un proceso continuo. Ha habido procesos de diversificación y distintos niveles de manejo de los cultivos que deben considerarse en su estudio.

Los ambientes cultivados en los que se desarrollan las historias evolutivas de las plantas domesticadas, como *C. annuum* var. *annuum*, tienen diferencias fundamentales con los hábitats silvestres. Las diferencias principales están dadas por el nivel, labranza, acondicionamiento de la tierra y cuidado que los seres humanos invierten en la construcción de esos espacios. Esto incluye actividades como fomentar la presencia o ausencia de determinadas especies y construir hábitats con biodiversidad planeada pero también biodiversidad asociada (Vandermeer, 2009). Las personas que trabajan los cultivos dirigen esfuerzos al suministro de recursos y la protección contra depredadores, aspectos que indudablemente transforman las interacciones de las especies en domesticación (Zeder, 2012). Hay evidencia arqueológica de que estos esfuerzos que hasta la actualidad transforman los ambientes antropogénicos (la siembra, el deshierbe, el riego, el trasplante, etc.) han formado parte histórica de los sistemas integrados de manejo humano (Smith, 2007). La vida de las plantas domesticadas suele transcurrir en ambientes manejados en los

que no sólo hay disponibilidad de recursos procurados por los seres humanos, sino que los ciclos mismos de siembra y cosecha contemplan la reducción del riesgo de elementos como el fuego y la sequía (McKey et al., 2012).

Considerando todo lo antes mencionado con respecto a la plasticidad de los fenotipos y a las condiciones específicas del cultivo, la domesticación es una excelente área de estudio para abordar debates que le son de interés para la teoría de la Síntesis Evolutiva Extendida (Zeder, 2017). El escenario potencial de que los fenotipos domesticados puedan presentarse a partir de la expresión de variación genética que se hace evidente en respuesta a la exposición a nuevos ambientes, sumado a que la domesticación es un proceso de evolución rápida con diversificación, plantea un escenario interesante para el caso concreto de la plasticidad fenotípica y su relación con el acomodo genético como parte de la historia evolutiva de *Capsicum annuum*.

En el contexto de la domesticación, persisten preguntas acerca de las diferencias entre plantas silvestres y domesticadas en lo que respecta a sus respuestas a cambios ambientales. En particular, si existen diferencias en sus respuestas morfológicas a distintos intervalos de temperatura. Surge entonces la necesidad de explorar qué tipo de respuesta plástica presentan las plantas de *Capsicum annuum* silvestres y domesticadas al ser expuestas a fluctuaciones de temperatura asociadas a los ambientes silvestres y de cultivo.

## Hipótesis

Las plantas silvestres de *Capsicum annuum*, al no haber atravesado un proceso de domesticación que reduzca su variación genética, presentan mayor plasticidad fenotípica que sus parientes domesticadas al ser expuestas a condiciones ambientales contrastantes. La ausencia de una cubierta arbórea como la existente en el sotobosque de los bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, incrementa la amplitud de las oscilaciones de temperatura a lo largo del día que se presentan en los campos de cultivo a cielo abierto. Por ello, es razonable pensar que un cambio importante asociado al tránsito hacia condiciones de cultivo en los chiles ha sido el estar expuestos a un intervalo más amplio de temperatura. Como resultado, las plantas de chiles silvestres son o deben ser especialmente sensibles a dicho aumento en los intervalos de temperatura.

## Objetivos

### Objetivo General

- Determinar si existen diferencias en las respuestas fenotípicas de plantas silvestres y domesticadas de *Capsicum annuum* en condiciones ambientales diferentes.

### Objetivos Particulares

- Documentar la respuesta fenotípica de distintos caracteres morfológicos de *C. annuum* a condiciones de temperatura semejantes a los de un ambiente silvestre y uno de cultivo.
- Comparar la respuesta fenotípica en plantas provenientes de poblaciones silvestres y cultivadas de *C. annuum*.
- Analizar las normas de reacción de *C. annuum* en el contexto de distintos estados de domesticación, tratamientos de temperatura e interacción entre esos factores.

## Métodos

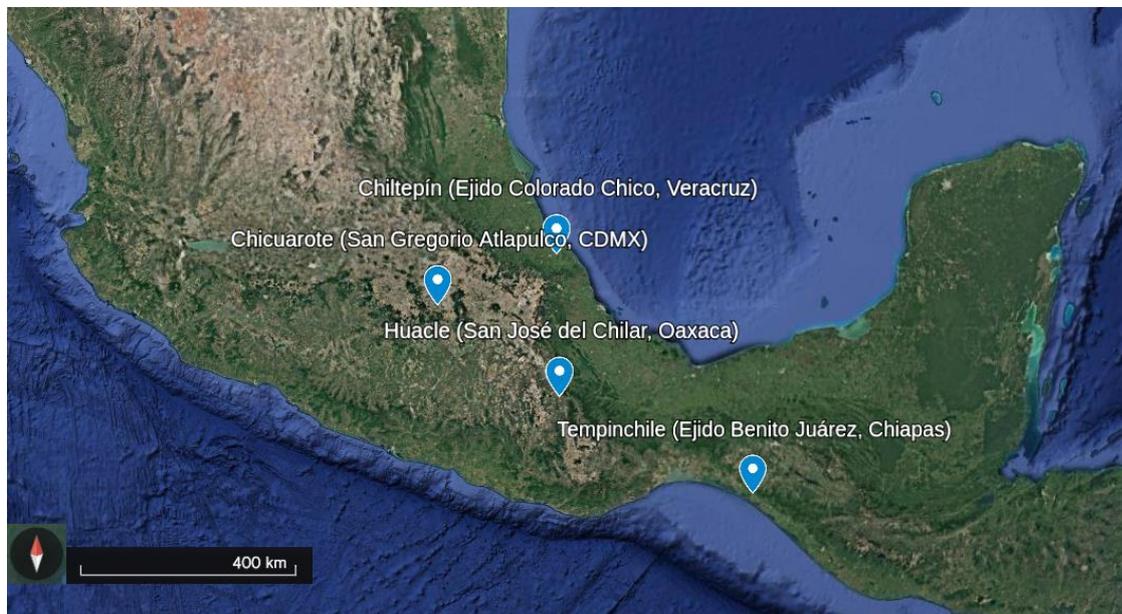
### *Colecta*

La primera parte del proyecto consistió en realizar la colecta de semillas silvestres y domesticadas de (*Capsicum annuum* L.) llevando registro de qué semillas fueron obtenidas de qué plantas madre. Las colectas se realizaron en cuatro poblaciones: dos de chiles domesticados y dos de chiles silvestres. Las variedades domesticadas seleccionadas para el experimento son el Chicuarote, una variedad originaria de la zona chinampera de la Ciudad de México y el chile Huacle de la región de La Cañada, en Oaxaca. Los chiles silvestres reciben diferentes nombres en cada región (Jardón Barbolla, 2020); en este caso fueron colectados el chile silvestre llamado localmente Tempinchile del ejido Benito Juárez en la costa de Chiapas y el chile silvestre conocido como Chiltepín del ejido Colorado Chico en Veracruz (Figura 1). El chile Huacle fue colectado por mí en 2018 en un campo de cultivo con manejo semi-tecnificado que incluía riego y monocultivo. La colecta de Chicuarote la realicé en 2020 en una chinampa con un grado de manejo que incluye policultivo y riego con agua del canal, pero sin uso de agroquímicos. El Tempinchile fue colectado por el grupo del trabajo al que pertenezco en 2019 en la cañada de un río. El Chiltepín también fue colectado por el grupo de trabajo en 2020 en un solar abandonado donde las plantas de chile crecieron espontáneamente. El Tempinchile y el Chiltepín fueron identificados como silvestres por sus diferencias morfológicas con respecto a las plantas domesticadas y por provenir de plantas reconocidas como no cultivadas por personas de las localidades.

Estas variedades fueron seleccionadas porque su germoplasma formaba parte de la colección de semillas existente de nuestro grupo de trabajo o su colecta era más accesible en el período de restricciones en las salidas al campo durante la realización de este trabajo derivadas de la pandemia de COVID-19. Para todas las muestras se tienen los datos a qué localidad pertenecen y cuáles son sus coordenadas.

De cada una de las poblaciones se colectaron semillas de al menos ocho plantas, obteniendo un mínimo de 50 semillas por planta domesticada y entre 80 a 100 semillas por planta silvestre. Las semillas provenientes de una misma planta conforman una familia materna, pues aproximadamente la mitad de su información genética proviene de la misma

planta madre, mientras que la mitad heredada parentalmente a través del polen puede provenir de diversos individuos, incluyendo la propia planta madre.



**Figura 1.** Mapa de los sitios de colecta. Se muestra el nombre de la variedad y la localidad.

### *Preparación y germinación de las semillas*

Antes de ser expuestas a las condiciones ambientales del experimento, las semillas fueron lavadas con hipoclorito de sodio al 5% durante un minuto, pasadas por agua dos minutos y puestas a remojar en una solución de ácido giberélico a 500 ppm durante 24 horas. Después, fueron colocadas dispersas sobre toallas de papel en charolas al interior de cámaras de crecimiento *Thermo Scientific Precision Model 818 Incubator* (Figura 2) programadas con fluctuación de temperatura y luz para estimular la ruptura de la latencia: 35°C en la luz y 25°C en la oscuridad, con 12 horas luz y 12 horas oscuridad (Hernández-Verdugo, et al., 2010). Las toallas de papel se mantuvieron húmedas a través de riego con un aspersor una vez al día.

Después de 3 días en charolas con toallas de papel, las semillas sin germinar, junto con las plántulas que iniciaron su germinación durante esos primeros días, fueron transferidas a charolas de germinación, en pozos individuales, con una mezcla de tierra comercial “EcoSustrato” con 10% de agrolita y 10% arena. Las semillas y plántulas se

colocaron sobre los pozos llenos de sustrato y se cubrieron con una capa de aproximadamente 2 mm de espesor. Las charolas permanecieron en las mismas condiciones para la ruptura de latencia durante 4 días más. Pasado este tiempo, las semillas asignadas al tratamiento de temperatura que representa a la selva (22°C/14°C) entraron directamente al experimento, mientras que las semillas asignadas al tratamiento de condiciones similares al campo de cultivo pasaron 3 días con una oscilación de temperatura de amortiguamiento (32°C/18°C) antes de pasar a las condiciones de campo de cultivo (32°C/14°C).

### *Diseño experimental*

El experimento se llevó a cabo con plantas de las cuatro variedades de chile en dos tratamientos de temperatura fluctuante en cámaras de crecimiento. Los tratamientos simulaban respectivamente la fluctuación de la temperatura promedio de la selva (22°C durante el día y 14°C durante la noche con intervalos de 12 horas luz y 12 horas oscuridad) y la fluctuación de temperatura de un campo de cultivo (32°C durante el día y 12°C durante la noche con intervalos de 12 horas luz y 12 horas oscuridad). El tratamiento de campo de cultivo es llamado “*milpa*” a modo de simplificación, pero es una aproximación de la fluctuación de temperatura ambiente de un campo de cultivo.

Un total de 80 plántulas de cada variedad fueron sembradas para buscar garantizar ese número de plántulas para cada variedad y tomando en cuenta que el éxito de germinación no es del 100%, se puso a germinar más de una semilla por pozo en las charolas. Se emplearon 351 semillas de Tempinchile (BJ), 400 de Chiltepín (ECC), 240 de Chicuarote (CH) y 222 de Huacle (HUA), dando un total de 1213 semillas (Tabla 1; Figura 4). De esta manera, se buscó contar con un mínimo de 10 plantas provenientes de la misma familia materna en cada uno de los dos tratamientos, teniendo cada familia materna dos plantas por repisa.

Las cámaras de crecimiento contaban con 5 repisas cada una, y en cada repisa se colocó una charola de germinación. Se aleatorizó la posición de las semillas tomando en consideración que en cada una de las repisas hubiera dos plantas de cada familia materna, dando un total de 32 semillas por repisa, de manera que estuvieran representadas todas las variedades en todas las charolas (2 plantas x 4 familias maternas x 4 variedades = 32 plantas) como se ilustra en la Figura 3. Se trabajó con una sola réplica por tratamiento con 5

pseudo-réplicas (cada uno de los 5 niveles por cada cámara de crecimiento). En cada tratamiento (milpa y selva) hubo 32 plantas por cada uno de las 5 pseudo-réplicas (los 5 entrepaños), dando un total de 160 plantas por tratamiento y un total de 320 plantas entre los dos tratamientos. Las plantas fueron rotadas 90° una vez por semana para evitar que se deformaran por fototropismo dado que la fuente de luz al interior de las cámaras venía de una sola cara (la puerta). Ambos tratamientos tuvieron riego tres veces por semana, manteniendo la tierra húmeda y la disponibilidad de agua en charolas.

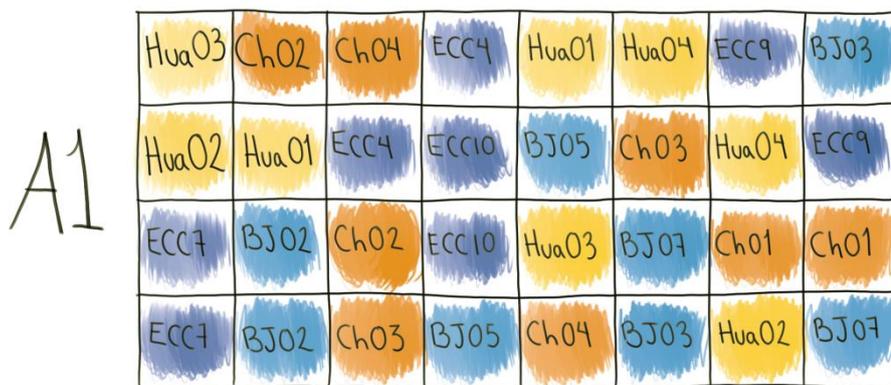
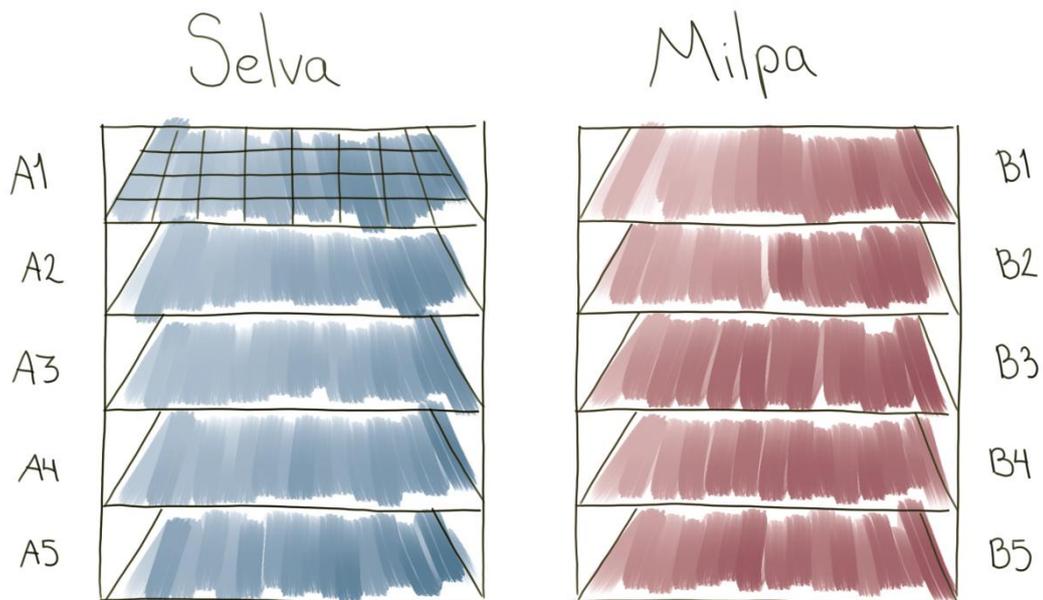
El experimento se realizó en las instalaciones del Instituto de Ecología de la UNAM y las mediciones posteriores se hicieron en el Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución del mismo instituto.



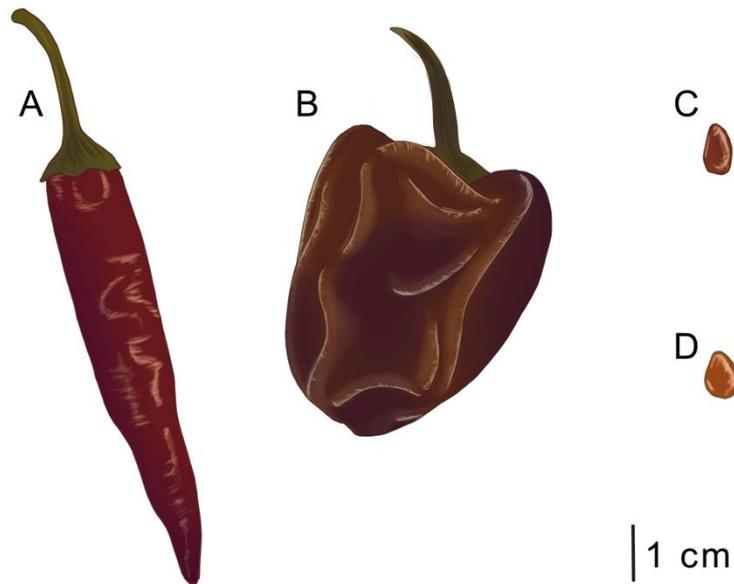
**Figura 2.** Cámaras de ambiente controlado. Instituto de Ecología, UNAM. Fotografía: Anayansi Sierralta Gutiérrez.

**Tabla 1.** Número de semillas correspondientes a las variedades silvestres y domesticadas que se pusieron a germinar para obtener las plántulas del experimento.

<b>Silvestres</b>			<b>Domesticadas</b>		
<b>Variedad</b>	<b>Familia materna</b>	<b>Número de semillas</b>	<b>Variedad</b>	<b>Familia materna</b>	<b>Número de semillas</b>
Tempinchile	BJ02	100	Chicuarote	CH01	60
Tempinchile	BJ03	100	Chicuarote	CH02	60
Tempinchile	BJ05	100	Chicuarote	CH03	60
Tempinchile	BJ07	100	Chicuarote	CH04	60
Chiltepín	ECC4	86	Huacle	HUA01	60
Chiltepín	ECC7	88	Huacle	HUA02	60
Chiltepín	ECC9	95	Huacle	HUA03	60
Chiltepín	ECC10	82	Huacle	HUA04	42



**Figura 3.** Diseño del experimento. (Arriba) Dos cámaras de germinación con intervalos de temperatura representativos de la Selva (22°C durante el día y 14°C durante la noche) y la Milpa (32°C durante el día y 12°C durante la noche). (Abajo) En cada repisa, una charola con 2 plantas de cada familia materna de las cuatro variedades. Silvestres: Tempinchile (BJ) y Chiltepín (ECC). Domesticadas: Huacle (Hua) y Chicuarote (Ch). Se emplearon 32 plantas por repisa.



**Figura 4.** Frutos de las 4 variedades que se utilizaron. Chicuarote (A), Huacle (B), Chiltepín (C) y Tempinchile (D). Ilustración: Anayansi Sierralta Gutiérrez

Una vez que las plantas de mayor tamaño rebasaron los 8 cm (después de la octava semana de mediciones), todas las plantas fueron transferidas individualmente a macetas con un diámetro de 10 cm (Figura 5) y se volvieron a aleatorizar por repisa. A partir de este momento, además de rotar las plantas 90°, una vez por semana se intercambiaba la posición de las filas de plantas de manera que las plantas de la fila más cercana a la luz se enviaran hacia atrás y las demás se recorrieran hacia el frente.



**Figura 5.** Plantas de chile en las macetas de 10 cm de diámetro, colocadas en charolas después de una segunda aleatorización. Hasta el frente, una planta de chile Huacle. Fotografía: Anayansi Sierralta Gutiérrez.

#### *Documentación de la variación fenotípica*

De cada una de las plantas se registró el período en el que emergió desde la fecha de la siembra. El criterio para registrar el día de germinación fue que la radícula de las plántulas fuera observable. El registro se realizó 3 veces por semana, los mismos días del riego. Una vez que las plantas mostraron hojas verdaderas (pasadas dos semanas desde la germinación), se realizaron las mediciones semanales de los caracteres fenotípicos de interés: longitud del tallo medida en centímetros desde el suelo hasta el meristemo más alto y número de entrenudos (parte del tallo entre dos meristemos) como se muestra en la

Figura 6. Las plantas que fueron incluidas en los análisis estadísticos fueron aquellas que cumplieron con mediciones durante 15 semanas.



**Figura 6.** Esquema de las variables medidas una vez por semana. La longitud del tallo (en rojo) fue medida desde la base recorriendo el tallo más largo posible. Los entrenudos (ejemplificados en azul) fueron contados como cada fracción de tallo entre dos meristemas. Ilustración: Anayansi Sierralta Gutiérrez

Al finalizar las mediciones semanales, las plantas completas fueron cosechadas. Se separaron todas las hojas y se trazaron sus perímetros sobre papel. Las imágenes fueron escaneadas y realizó el cálculo del área foliar total por planta utilizando el programa computacional MorphoJ (Klingenberg, 2011) (Figura 7). También se separaron los tallos de las raíces para hacer estimaciones de las tres secciones de la planta por separado.



**Figura 7.** Proceso de obtención del área de las hojas. Se utilizó una tableta electrónica como fuente de luz. Las hojas de las plantas se colocaron entre la tableta y un vidrio, sobre el cual se colocaron hojas de papel cuadrículadas y se trazó el perímetro, la versión escaneada de esas imágenes es sobre la cual se utilizó el software para calcular el área sombreada. Fotografías: Anayansi Sierralta Gutiérrez.

Para la obtención de la biomasa de las plantas, se sometieron a deshidratación a una temperatura inicial de 30°C durante 48 horas y posteriormente a 70°C durante 48 horas; esta deshidratación fue realizada usando una mufla de laboratorio. Se midió el peso seco de hojas, tallos y raíces usando una báscula con precisión de milésimas de gramo, lo que permitió calcular la biomasa total, el peso del brote (tallos y hojas) y la proporción raíz-brote. Obtuve el área foliar específica (SLA por sus siglas en inglés) dividiendo el área foliar entre el peso seco de las hojas, la proporción entre área foliar y biomasa (LAR), la fracción de masa foliar (LMF) al dividir el peso de las hojas entre la biomasa total, la fracción de masa del tallo (SMF) al dividir el peso de los tallos entre la biomasa total y la fracción de masa de la raíz (RMF) al dividir el peso de las raíces entre la biomasa total. Estos atributos permiten observar diferencias en el desarrollo desde estadios tempranos de las plantas que podrían ser relevantes en el proceso de domesticación. Se sabe que durante la domesticación, se seleccionaron plantas de mayor tamaño en comparación con los parientes silvestres y que, en general, el aumento en la biomasa está relacionado con una mayor capacidad de

aprovechamiento de nutrientes, lo cual es especialmente notorio en los atributos de masa de las hojas y las raíces (Milla et al., 2014).

### *Análisis de variación fenotípica entre ambientes y estados de domesticación*

Para cada semilla, se registró el número de días que transcurrió entre que la semilla recibió el tratamiento para ruptura de latencia en las charolas con toallas de papel y que la semilla germinó. Con estos datos, se realizó una prueba de Wilcoxon para comparar diferencias entre la mediana de los días a la germinación entre plantas domesticadas y silvestres. Después, se realizó una prueba Kruskal-Wallis que permitió comparar las diferencias entre variedades y finalmente, se hicieron comparaciones post-hoc por método de Holm para identificar los pares de grupos que difieren significativamente en la mediana de su tiempo a la germinación. Además de los valores de mediana, también se obtuvo la varianza y la desviación absoluta a la media (DAM).

Para las respuestas fenotípicas a los dos tratamientos, se realizaron modelos lineales mixtos con ANOVA utilizando como factores fijos al estado de domesticación, el tratamiento y la interacción entre ambos; y como factores aleatorios la variedad, la interacción entre la variedad y el tratamiento, y la charola. Se evaluó la significancia de los factores fijos y aleatorios a través de la comparación de modelos completos con modelos reducidos (que no incluían todos los factores) usando pruebas de verosimilitud de  $\chi^2$  (Zuur et al., 2009). Para determinar los estimados de máxima verosimilitud o máxima verosimilitud restringida (REML) de los parámetros se utilizó la función *lmer* para modelos lineales mixtos del paquete *lme4* (Bates et al., 2015) en el lenguaje de programación R versión de 4.3.2 (R Core Team, 2023). Un efecto significativo del estado de domesticación indica que hay variación genética atribuible a las diferencias entre plantas domesticadas y silvestres; un efecto significativo de los tratamientos revelaría que el carácter es plástico y responde a los tratamientos; y si la interacción entre estado de domesticación y tratamiento es significativa eso sería un indicador de que hay variación en la plasticidad fenotípica entre plantas silvestres y domesticadas.

Como consecuencia de que los datos considerados fueron únicamente los de las plantas que completaron 15 mediciones semanales, al final se emplearon las mediciones de 38 plantas silvestres y 59 domesticadas (Tabla 2). Se utilizaron los promedios de cada

variedad en cada charola. En total, contamos con 15 medias para cada dato fenotípico de variedades silvestres y 18 promedios de variedades domesticadas. Dado que no todas las plantas germinaron sincrónicamente, y algunas plantas no sobrevivieron durante todo el período del experimento, existe un sesgo de supervivencia que se consideró al momento de discutir qué tan generalizables son los resultados.

Algunas mediciones de peso seco fueron menores de lo que la balanza era capaz de detectar (0.001g), en esos casos se agregó 0.000001 al valor para poder realizar los análisis estadísticos sin valores en cero. Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuales, algunos modelos se realizaron con valores transformados. Los valores del peso seco de las hojas, de los tallos, de la raíz, la biomasa total, el área foliar total, la fracción de masa foliar (LMF) y la fracción de masa del tallo (SMF) se transformaron mediante su raíz cuadrada; los del área foliar específica (SLA) y la relación entre área foliar y biomasa (LAR) se transformaron con logaritmo natural; y la fracción de masa de la raíz (RMF) así como el peso del brote se transformaron con la función arcoseno de la raíz cuadrada. Las normas de reacción fueron graficadas utilizando el paquete *ggplot2* (Wickham & Wickham, 2016) en R.

**Tabla 2.** Número de plantas consideradas en los análisis por haber cumplido con las 15 mediciones semanales, separadas por Estado de Domesticación, Variedad y Familia Materna. El tratamiento milpa contó con 32 plantas (25 domesticadas y 7 silvestres). El tratamiento selva contó con 65 plantas (34 domesticadas y 31 silvestres).

Estado de domesticación	Variedad	Familia materna	Tratamiento milpa	Tratamiento selva
Domesticada	Chicuarote	CH01	5	8
Domesticada	Chicuarote	CH02	0	3
Domesticada	Chicuarote	CH03	4	6
Domesticada	Chicuarote	CH04	4	9
Domesticada	Huacle	HUA01	0	0
Domesticada	Huacle	HUA02	6	7
Domesticada	Huacle	HUA03	6	1
Domesticada	Huacle	HUA04	0	0
Silvestre	Chiltepín	ECC4	0	5
Silvestre	Chiltepín	ECC7	1	7
Silvestre	Chiltepín	ECC9	1	7
Silvestre	Chiltepín	ECC10	1	5
Silvestre	Tempinchile	BJ02	4	2
Silvestre	Tempinchile	BJ03	0	3
Silvestre	Tempinchile	BJ05	0	1
Silvestre	Tempinchile	BJ07	0	1

Se analizaron las diferencias entre las tasas de crecimiento del tallo de plantas domesticadas y silvestres utilizando modelos lineales mixtos con ANOVA tomando como factores fijos el día de la medición, el estado de domesticación y el tratamiento, mientras que como factor aleatorio se tomó a las plantas anidadas dentro de las variedades. Para estos análisis, se empleó la transformación logarítmica natural de los valores de longitud del tallo. Se utilizó el paquete *nlme* (Pinheiro et al, 2023) de R para los modelos y el paquete *ggplot2* para graficarlos.

## Resultados

### Germinación

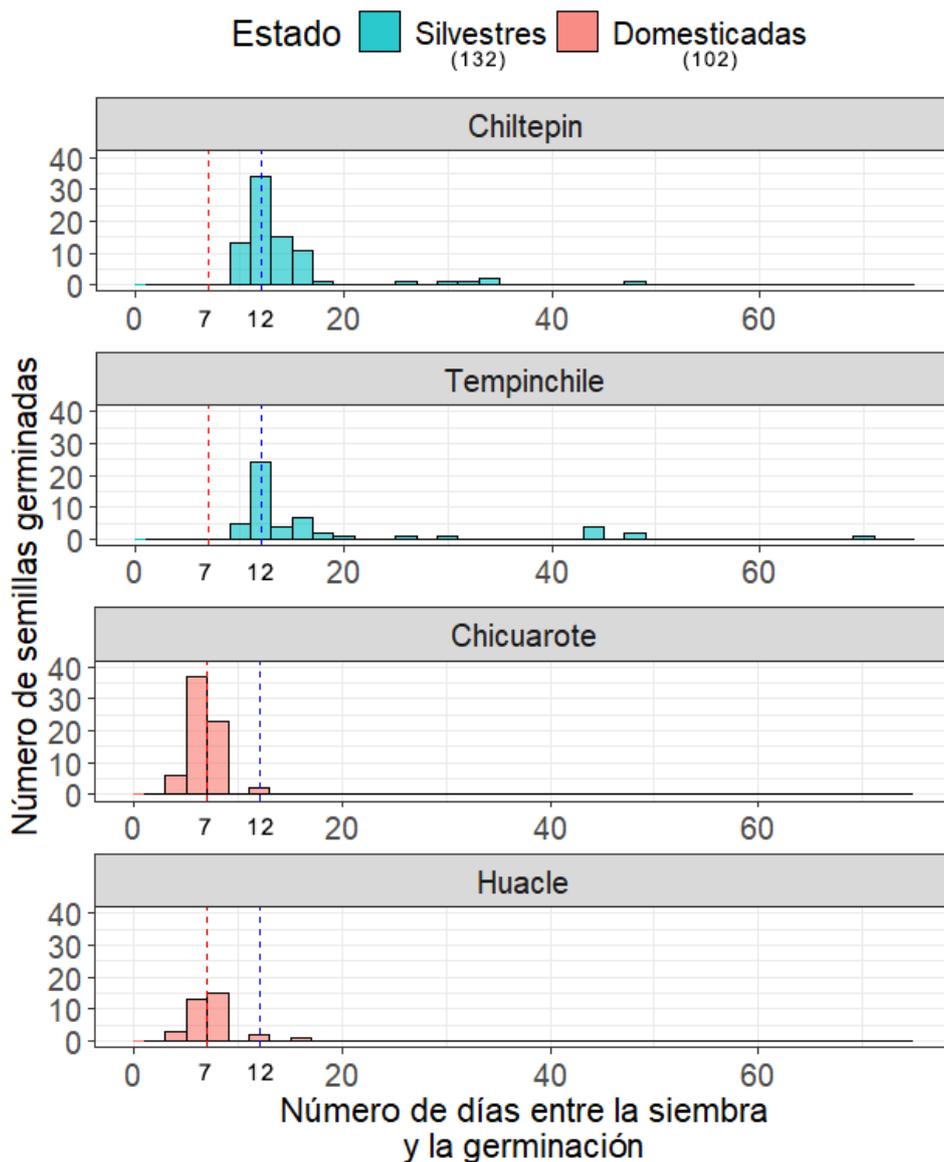
La mediana de germinación de las semillas domesticadas fue de 7 días ( $\sigma^2 = 2.92$ , DAM = 2). Por su parte, la mediana de germinación de las semillas silvestres fue de 12 días ( $\sigma^2 = 98.66$ , DAM = 2). Se encontró que las plantas muestran diferencia en su mediana de germinación por estado de domesticación (Prueba de Wilcoxon,  $P < 2.2e-16$ ).

Todas las semillas domesticadas que germinaron lo hicieron antes del día 18 después de recibir el tratamiento de inicio de la germinación, mientras que las silvestres germinaron de manera más espaciada en el tiempo (presentando individuos de Chiltepín y Tempinchile que germinaron en el día 49). El valor extremo de tiempo a la germinación correspondió a un individuo de la variedad Tempinchile (silvestre) que germinó el día 70 (Figura 8).

Las plantas mostraron diferencia en su mediana de germinación entre variedades (Chiltepín = 12 días, Tempinchile = 12 días, Chicuarote = 7 días, Huacle = 9 días; Prueba de Kruskal-Wallis,  $P < 2.2e-16$ ). Con una comparación post-hoc por método de Holm se distingue que las variedades domesticadas no difieren entre ellas en la mediana de su tiempo de germinación pero sí al ser comparadas con las silvestres, y de la misma manera las silvestres no difieren entre sí, pero son diferentes con respecto a las domesticadas (Tabla 3). En términos generales, la germinación de las plantas domesticadas es más sincrónica y ocurre más rápidamente.

**Tabla 3.** Comparaciones post-hoc por método Holm. Chicuarote y Huacle (domesticadas) no difieren entre sí, pero sí lo hacen con respecto a Chiltepín y Tempinchile (silvestres).

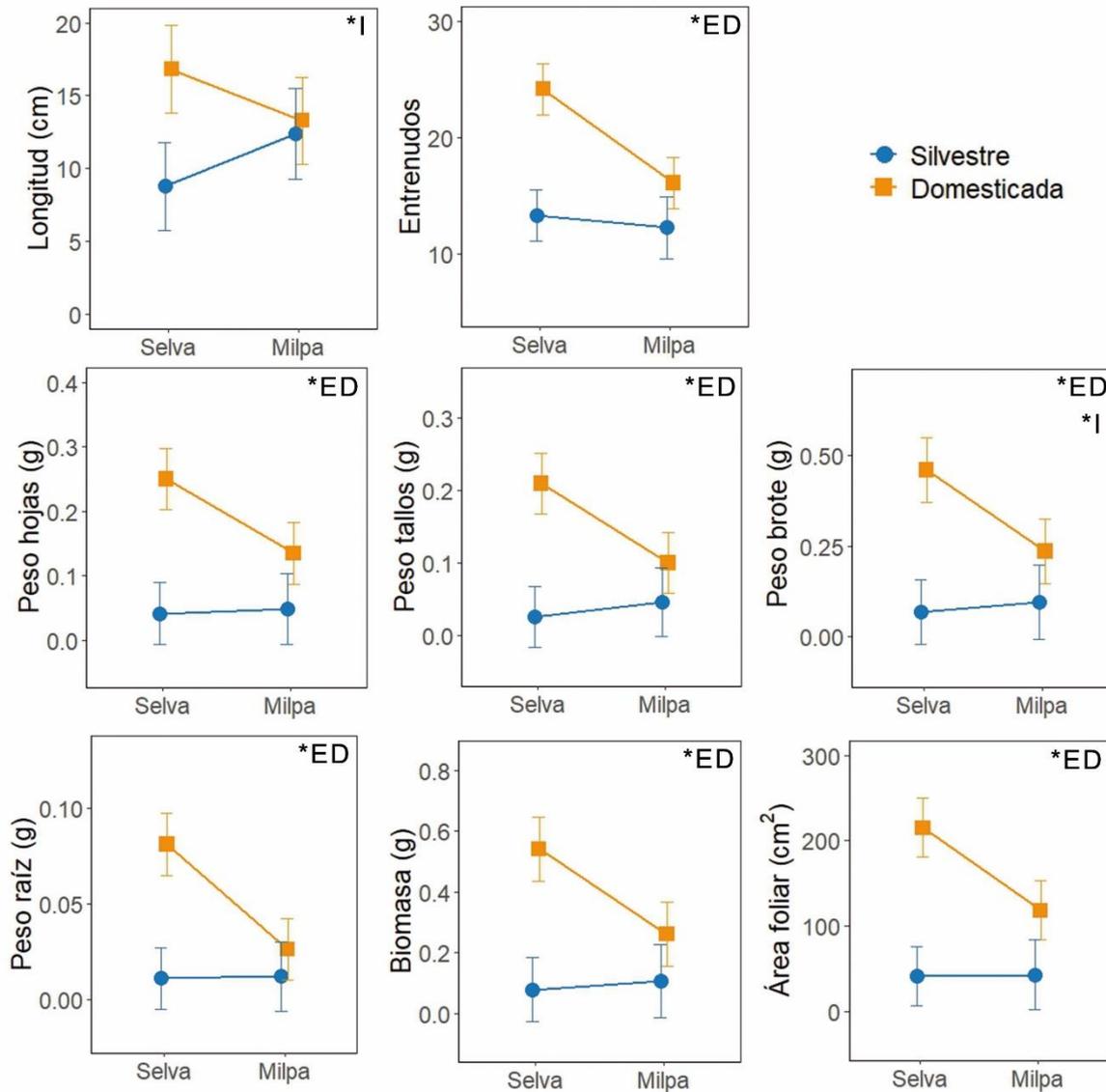
	<b>Chicuarote</b> (7 días)	<b>Chiltepín</b> (12 días)	<b>Huacle</b> (9 días)
<b>Chiltepín</b> (12 días)	<b>&lt; 2e-16</b>	-	-
<b>Huacle</b> (9 días)	0.280	<b>2.1e-14</b>	-
<b>Tempinchile</b> (12 días)	<b>&lt; 2e-16</b>	0.280	<b>5.9e-13</b>



**Figura 8.** Tiempo de germinación de las variedades de chiles silvestres y domesticadas. Se registró la germinación de 132 semillas silvestres y 102 domesticadas. La línea punteada indica la mediana de los valores de las silvestres (12) en azul y la mediana de los valores de las domesticadas (7) en rojo. Se observa que el tiempo a la germinación es más corto para las variedades cultivadas y que en términos generales la varianza del tiempo a la germinación de las variedades silvestres es mayor.

### *Caracteres morfológicos*

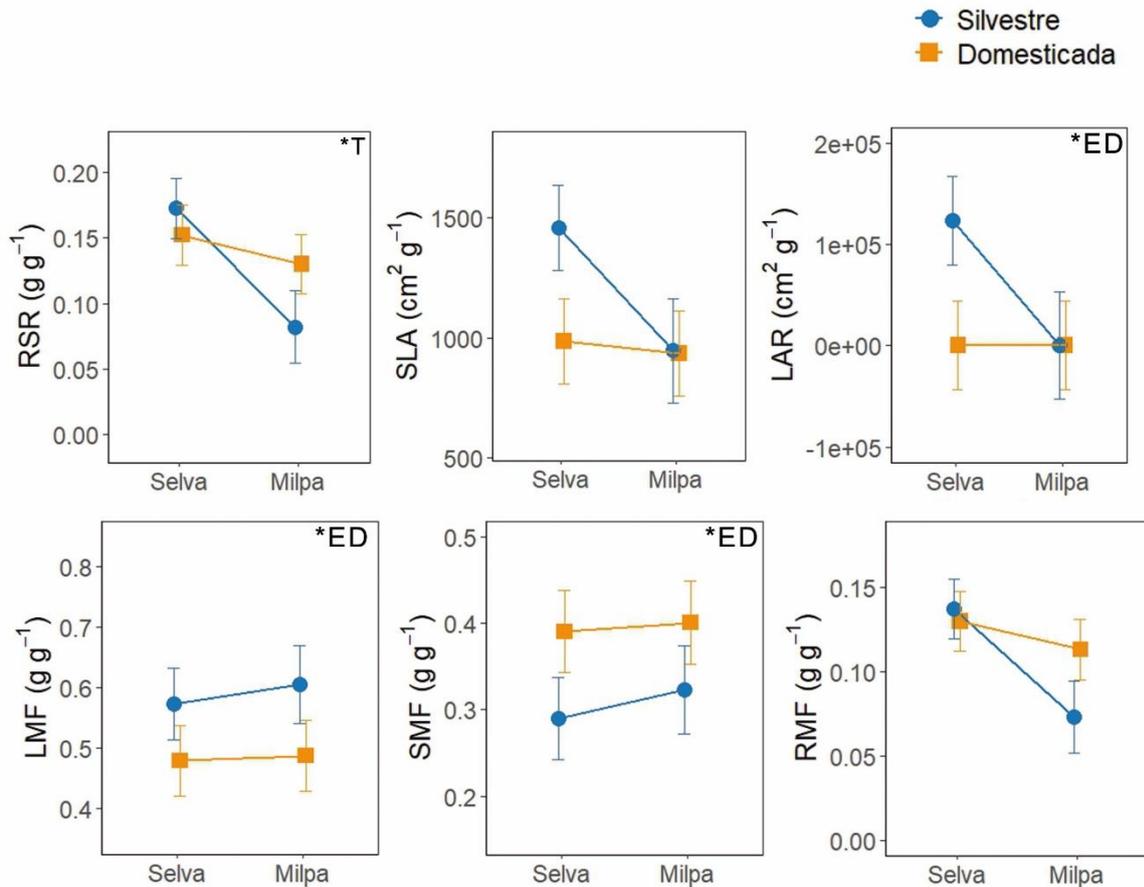
Se encontraron diferencias significativas por estado de domesticación para los atributos de número de entrenudos ( $\chi^2 = 27.709$ ,  $P < 0.01$ ), el peso seco de las hojas ( $\chi^2 = 25.804$ ,  $P < 0.01$ ), el peso seco de los tallos ( $\chi^2 = 27.358$ ,  $P < 0.01$ ), el peso seco de la raíz ( $\chi^2 = 24.562$ ,  $P < 0.01$ ), el peso del brote ( $\chi^2 = 27.843$ ,  $P < 0.01$ ), la biomasa ( $\chi^2 = 26.380$ ,  $P < 0.01$ ), el área foliar total ( $\chi^2 = 29.549$ ,  $P < 0.01$ ), la relación entre área foliar y biomasa (LAR) ( $\chi^2 = 7.853$ ,  $P < 0.01$ ), la fracción de masa foliar (LMF) ( $\chi^2 = 4.399$ ,  $P < 0.05$ ), y la fracción de la masa del tallo (SMF) ( $\chi^2 = 16.303$ ,  $P < 0.01$ ). En los atributos fenotípicos evaluados mediante mediciones directas (Figura 9), observamos que los valores de tamaño, peso y área de las plantas silvestres suelen ser menores que los de las plantas domesticadas independientemente del tratamiento. Sin embargo, su longitud del tallo y el peso del brote (la suma del tallo y las hojas) muestran una tendencia a aumentar sus valores en el tratamiento milpa en contraste con el tratamiento selva. Por su parte, las plantas domesticadas suelen tener valores consistentemente altos en el tratamiento selva y menores en el tratamiento milpa.



**Figura 9.** Normas de reacción de plantas de Chile por estado de domesticación (plantas silvestres y plantas domesticadas). Se observan los valores de longitud del tallo, número de entrenudo, peso seco de las hojas, peso seco de los tallos, peso del brote, peso seco de la raíz, biomasa y área foliar total en los dos tratamientos de temperatura que representan a la selva y la milpa. Cuando un factor es significativo en los modelos lineales, se marca en las normas de reacción con un asterisco: \*ED, estado de domesticación; \*I, interacción entre estado de domesticación y tratamiento.

Las normas de reacción de los atributos fenotípicos compuestos, derivados de las mediciones directas —aquellos valores que muestran relaciones o proporciones entre las mediciones directas— (Figura 10) muestran que las plantas silvestres tienen una tendencia a

tener valores más altos en la selva que en la milpa para características como la proporción entre raíz y brote (RSR), el área foliar específica (SLA), la relación área foliar/biomasa (LAR) y la fracción de masa de la raíz (RMF). La fracción de masa de las hojas (LMF) es mayor en plantas silvestres que domesticadas sin importar el tratamiento, mientras que la fracción de masa del tallo (SMF) es mayor en las domesticadas que en las silvestres sin importar el tratamiento.



**Figura 10.** Normas de reacción de plantas de Chile por estado de domesticación (plantas silvestres y plantas domesticadas). Se observan los valores de proporción raíz-brote (RSR), área foliar específica (SLA), relación área foliar/biomasa (LAR), fracción de masa foliar (LMF), fracción de masa del tallo (SMF) y fracción de masa de la raíz (RMF) en los dos tratamientos de temperatura que representan a la selva y la milpa. Cuando un factor es significativo en los modelos lineales, se marca en las normas de reacción con un asterisco: \*ED, estado de domesticación; \*T, tratamiento.

En lo que respecta al efecto del tratamiento, fue significativo para la proporción raíz-brote ( $\chi^2 = 4.397$ ,  $P < 0.05$ ) mostrando valores más altos para ambos estados de domesticación en el tratamiento selva y más bajos en el tratamiento milpa. La interacción entre estado de domesticación y tratamiento fue significativa para la longitud del tallo ( $\chi^2 = 6.531$ ,  $P < 0.05$ ) y el peso seco del brote ( $\chi^2 = 5.180$ ,  $P < 0.05$ ). Las normas de reacción sugieren que, para los rasgos asociados al tamaño, peso y área, tanto las plantas silvestres como las domesticadas presentan plasticidad, y concretamente en los atributos de longitud del tallo y peso del brote, la plasticidad de las plantas silvestres y domesticadas va en direcciones opuestas (lo que en el modelo lineal mixto se observa como un efecto significativo de la interacción entre estado de domesticación y tratamiento). Esto se traduce en que, para las plantas silvestres, los valores más altos de estos dos caracteres se presentan en la milpa y los más bajos en la selva, mientras que para las plantas domesticadas ocurre lo contrario.

Las variedades de Chile fueron incorporadas como factores aleatorios porque, aunque sus historias evolutivas resultan de interés, no representan el foco de esta investigación. Sin embargo, cabe mencionarse que para la longitud del tallo, el factor variedad fue significativo ( $\chi^2 = 7.328$ ,  $P < 0.01$ ). La norma de reacción de ese carácter por variedad (Figura 12 en el Anexo A) muestra que, aunque la tendencia de las dos variedades silvestres es a aumentar la longitud del tallo en la milpa, la variedad Tempinchile tuvo una respuesta mucho más notoria. De la misma manera, la interacción entre variedad y tratamiento fue significativa ( $\chi^2 = 6.742$ ,  $P < 0.05$ ) para la fracción de la masa foliar (LMF), con diferencia en los valores de las variedades silvestres en el tratamiento milpa. Los resultados completos de los modelos se muestran en las Tablas 4 y 5.



**Tabla 5.** Resultados de las pruebas de relación de verosimilitud entre los modelos lineales mixtos para distintos atributos morfológicos. Se muestran los factores aleatorios. Los términos significativos se marcan en negritas y con asteriscos (\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ).

Variable	Variedad			Variedad*Tratamiento			Charola		
	$\chi^2$	gl	p	$\chi^2$	gl	p	$\chi^2$	gl	p
Longitud	7.328	1	<b>0.007**</b>	2.363	2	0.307	3.384	1	0.066
Entrenudos	0.000	1	1.000	0.000	2	1.000	13.753	1	<b>2.1E-04**</b>
Peso de las hojas	0.203	1	0.652	0.019	2	0.991	6.422	1	<b>0.011*</b>
Peso de los tallos	1.257	1	0.262	0.095	2	0.953	5.497	1	<b>0.019*</b>
Peso de la raíz	1.319	1	0.251	0.000	2	1.000	5.278	1	<b>0.022*</b>
Peso del brote	0.760	1	0.384	0.000	2	1.000	6.687	1	<b>0.010*</b>
Biomasa	0.651	1	0.420	0.003	2	0.999	5.877	1	<b>0.015*</b>
Área foliar total	0.172	1	0.678	0.004	2	0.998	11.319	1	<b>0.001**</b>
Proporción raíz-brote (RSR)	0.007	1	0.935	0.614	2	0.736	0.000	1	1.000
Área foliar específica (SLA)	2.5E-13	1	1.000	0.000	2	1.000	0.447	1	0.504
Área foliar/Biomasa (LAR)	0.000	1	1.000	0.000	2	1.000	5.401	1	<b>0.020*</b>
Fracción de masa foliar (LMF)	2.764	1	0.096	6.742	2	<b>0.034*</b>	5.7E-14	1	1.000
Fracción de Masa del tallo (SMF)	1.852	1	0.174	3.265	2	0.195	0.229	1	0.632
Fracción de Masa de la raíz (RMF)	0.000	1	1.000	0.000	2	1.000	0.000	1	1.000

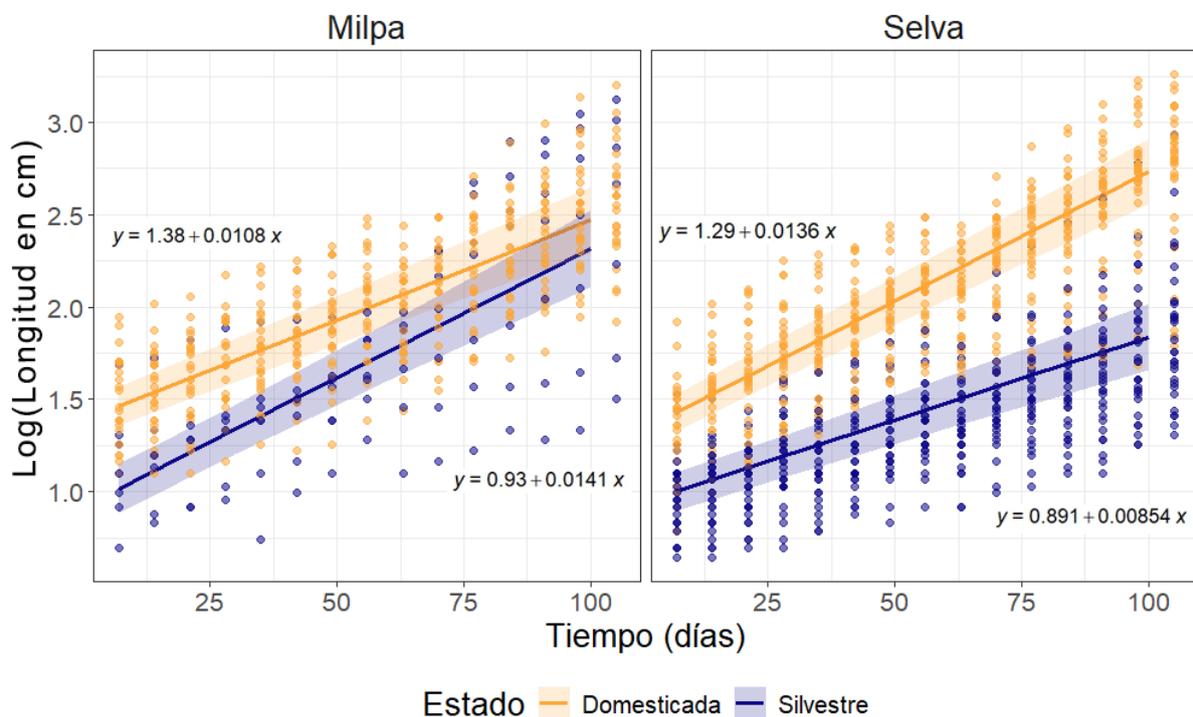
### *Tasas de crecimiento*

Al comparar con modelos lineales mixtos las tasas de crecimiento de las plantas de *C. annuum* silvestre y domesticado durante 15 semanas en los dos tratamientos de temperatura, encontramos que hay un efecto significativo del estado de domesticación, la interacción entre el estado y el tratamiento, y la interacción entre los días, el estado de domesticación y el tratamiento (Tabla 6). El factor “Días” representa los valores de longitud del tallo en función del día de medición, es significativo ( $\chi^2 = 220.056, P < 0.01$ ) porque la longitud naturalmente cambia durante el desarrollo conforme pasan los días. La significancia del estado de domesticación ( $\chi^2 = 5.962, P < 0.05$ ) es indicativa de una diferencia entre las longitudes del tallo, el cual es más largo en las plantas domesticadas que en las silvestres. La interacción significativa entre estado de domesticación y tratamiento ( $\chi^2 = 8.124, P < 0.01$ ) muestra que la longitud de los tallos de las plantas silvestres y las domesticadas responde de manera distinta a los tratamientos de temperatura. Finalmente, la interacción significativa entre los días de medición, el estado de domesticación y el tratamiento ( $\chi^2 = 11.482, P < 0.01$ ) implica que las longitudes de los tallos durante los días de medición fueron diferentes para silvestres y domesticadas según el tratamiento, es decir, las tasas de crecimiento del chile silvestre y el domesticado son diferentes entre tratamientos.

La gráfica de las tasas de crecimiento para los dos tratamientos (Figura 11) muestra que la tasa de crecimiento de las plantas domesticadas se mantiene relativamente constante independientemente del tratamiento de temperatura, mientras que la tasa de crecimiento de las plantas silvestres sí responde al tratamiento. En promedio, las plantas silvestres mostraron tener un crecimiento más rápido en el tratamiento milpa (que se asemeja al hábitat de sus parientes domesticadas) y un crecimiento más lento en el tratamiento selva (el tratamiento más similar a las condiciones que suelen encontrar en su ambiente silvestre).

**Tabla 6.** Resultados de las pruebas de relación de verosimilitud entre los modelos lineales mixtos para las tasas de crecimiento. Se muestran los factores fijos. Los términos significativos se marcan en negritas y con asteriscos (\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ).

Factor	$\chi^2$	gl	p
Días	220.056	1	< <b>2.2E-16**</b>
Estado	5.962	1	<b>0.015*</b>
Tratamiento	0.011	1	0.916
Días*Estado	3.423	1	0.064
Días*Tratamiento	0.644	1	0.422
Estado*Tratamiento	8.124	1	<b>0.004**</b>
Días*Estado*Tratamiento	11.482	1	<b>0.001**</b>



**Figura 11.** Tasas de crecimiento de plantas domesticadas y silvestres de *C. annuum* al ser expuestas a dos condiciones de temperatura durante 15 semanas. Los puntos indican cada medición individual. Las pendientes de las tasas de crecimiento se calcularon mediante la regresión lineal de los datos ajustando una línea de regresión con la función `geom_smooth()` en `ggplot`, especificando el método de ajuste 'lm' (modelo lineal).

## Discusión

En este trabajo, contrastamos las respuestas fenotípicas de variedades silvestres y domesticadas de *C. annuum* a dos tratamientos de temperatura y se tomaron en cuenta los efectos de su estado de domesticación, el tratamiento y la interacción entre ambos. La principal diferencia que se observó en las variables de respuesta estuvo dada por el estado de domesticación, es decir, la mayor parte de los atributos que mostraron diferencia significativa lo hicieron en función de si las plantas eran silvestres o domesticadas (Tabla 7). Es posible interpretar estas diferencias como parte de la diversificación fenotípica que ha tenido lugar durante la domesticación. Esta diversificación ha sido ilustrada en otros sistemas de estudio, como es el caso del maíz. Meyer y Purugganan (2013) describen cómo después de una primera etapa de diferenciación entre el teocintle y el maíz derivada del proceso de cultivo, siguió un proceso de diversificación. Primero, incrementando las poblaciones con los atributos deseables y seleccionando esos fenotipos, lo que en el caso del maíz implicó acentuar las diferencias con respecto al teocintle (por ejemplo, aumentando el tamaño de las mazorcas y el número de granos en ellas). Conforme las poblaciones de maíz expandieron su rango geográfico, se adaptaron a nuevos ambientes y preferencias locales. Esto se ejemplifica al comparar las mazorcas de maíz de distintas regiones: el maíz palomero en Perú es morfológicamente distinto del maíz rojo italiano o del maíz dentado de las poblaciones originarias de América del Norte (Meyer & Purugganan, 2013).

Anteriormente se hizo referencia a que el concepto de *síndrome de domesticación* suele utilizarse para agrupar las características que diferencian a los organismos domesticados de los silvestres y que abarcan caracteres morfológicos y fisiológicos (Abbo, et al., 2014). Aunque no todos los atributos que distinguen a las plantas domesticadas de las silvestres pueden considerarse parte del síndrome de domesticación, vale la pena explorar de qué manera la historia evolutiva conjunta con los seres humanos transformó a las plantas. Los ecosistemas constantemente se ven transformados por los organismos que los habitan, pero algo que distingue a los agroecosistemas es que son resultado de una construcción de nicho particular, la de los seres humanos. La historia de las plantas domesticadas, además de un nivel de complejidad biológico, tiene uno social. La

domesticación implicó no sólo que las plantas se adaptaran a ambientes contruidos con cuidados e intencionalidad humana, sino también que sus atributos satisficieran expectativas humanas (Jardón-Barbolla, 2019). Los fenotipos de las plantas domesticadas existen de la forma que lo hacen como resultado de procesos biológicos de selección y adaptación al medio, pero también resultan de un interés humano en determinados sabores, colores y formas.

Aunque no formen parte del experimento de plasticidad, los resultados del protocolo de germinación de las semillas de chile de este trabajo fueron un primer acercamiento a las huellas que han dejado los procesos evolutivos en las plantas silvestres y las domesticadas. La primera diferencia entre plantas silvestres y domesticadas que se observó durante este trabajo fue la diferencia en los tiempos y la homogeneidad de la germinación. Las semillas de las variedades silvestres tardaron más tiempo en germinar y la varianza en el tiempo a la germinación fue mayor; en resumen, los resultados del proceso de germinación de las semillas de chiles mostraron una geminación poco sincrónica y con una mediana a la germinación mayor. Por su parte, nuestra evidencia indica que las semillas domesticadas germinan sincrónicamente y con una mediana a la germinación más corta. Esto es consistente con que la pérdida de la dormancia de las semillas y la uniformidad en la germinación se consideran parte del síndrome de domesticación (Smith, 2006; Meyer & Purugganan, 2013).

Los chiles silvestres deben lidiar con un ambiente marcado por estacionalidad en la disponibilidad de agua e intervalos de temperatura, así como intermitencia en las lluvias (Martínez-Ainsworth, 2023), lo cual permite hipotetizar que una mayor asincronía y dispersión de las fechas de geminación garantiza que al menos algunas plantas germinen en el momento adecuado del año. Otro elemento a considerar es que las aves, los principales dispersores de las plantas de chile silvestre, juegan un papel importante en su germinación. La capsaicina presente en el fruto aumenta el tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo, incrementando así su escarificación y favoreciendo la germinación (Tewksbury et al., 2008). La ausencia de ese proceso puede resultar en un aumento en el tiempo que la semilla requiere para hidratarse en comparación con aquellas que sí lo atravesaron, provocando una mayor varianza en los tiempos de germinación.

La diferencia observada hacia tiempos de germinación más cortos en las variedades cultivadas son un resultado congruente con lo que sabemos acerca de que durante el

proceso de domesticación las comunidades campesinas habrían favorecido o seleccionado preferentemente plantas con una germinación más sincrónica. Las plantas que no germinan a tiempo, no participan en la cosecha siguiente y eso va generando un sesgo hacia la homogenización en los tiempos fisiológicos de los cultivos (Harris & Fuller, 2013). Los tiempos de germinación observados como resultado colateral del presente trabajo indican que el chile es una de las plantas cuya velocidad de germinación fue homogenizada al domesticarse. Desde el punto de vista del trabajo campesino, la similitud y consistencia en los tiempos de germinación de las plantas permite organizar el trabajo, experimentar con las fechas de siembra y controlar de mejor manera la probabilidad de tener cosechas en determinada época del año.

En el experimento realizado encontramos que, en los dos tratamientos de intervalo de temperatura, los dos estados de domesticación (silvestre y domesticado) mostraron diferencias significativas en los caracteres que se midieron de manera directa (número de entrenudos, peso de las hojas, tallos, brote y raíz, biomasa y área). Lo anterior, en combinación con la representación gráfica de las normas de reacción (Figura 9) muestra que las plantas de *C. annuum* domesticadas tienden a ser de mayor tamaño que las silvestres comparando organismos de la misma edad. Desde el punto de vista del proceso de domesticación, un mayor tamaño en menor tiempo, es decir, una mayor tasa de crecimiento neto en las primeras semanas de desarrollo de las plantas, es posible porque los chiles domesticados son por lo general plantas anuales, a diferencia de los silvestres que son plantas perennes multianuales (Hernández-Verdugo et al., 1999).

En las plantas de *C. annuum* var. *annuum* (domesticadas) se ha favorecido que su desarrollo —desde la germinación hasta la producción de frutos— se complete en un año, en el cual se concentra el esfuerzo reproductivo, de manera que alcanzan tallas mayores en menos tiempo que las silvestres que tienden a ser perennes y en vida silvestre continúan su crecimiento después del primer año. Esta respuesta consistente independientemente del tratamiento nos habla de que estos caracteres, fundamentalmente relacionados con el tamaño de las plantas, son representativos de cómo la domesticación diferenció a las plantas domesticadas de sus parientes silvestres. Se ha mencionado anteriormente el trabajo de Milla y colaboradores (2014; 2017) comparando los tamaños de plantas domesticadas y silvestres, y los resultados del presente trabajo coinciden con la conclusión

general de que uno de los efectos de la intervención humana sobre los fenotipos silvestres resultó en un agrandamiento de los caracteres de interés.

La relación entre el área foliar y la biomasa (LAR) de ambos tipos de planta difiere en que las plantas domesticadas muestran valores consistentemente bajos, mientras que las plantas silvestres asignan en promedio mayor área foliar por gramo de biomasa. Aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa al comparar los modelos lineales mixtos, en la norma de reacción se observó que las plantas silvestres tenían una tendencia a aumentar su área foliar por biomasa en el tratamiento selva. Es posible que las plantas silvestres tengan una relación área foliar/biomasa ligeramente mayor en condiciones más favorables (como oscilaciones de temperatura menos pronunciadas) y la disminuyan en condiciones de temperatura estresantes (como los intervalos de temperatura más amplios característicos de los campos de cultivo), en las cuales existe una mayor posibilidad de deshidratación y por tanto una mayor superficie de evapotranspiración por unidad de peso resultaría desventajosa para las plantas.

Relacionado con lo anterior, los resultados de la fracción de masa foliar (LMF) mostraron que las plantas silvestres asignaron mayor masa a sus hojas en proporción al resto de la biomasa de lo que lo hicieron las domesticadas, que tuvieron valores más altos de fracción de masa del tallo (SMF). Esto quiere decir que las plantas domesticadas asignaron más biomasa proporcionalmente a sus estructuras de soporte (los tallos) que a las hojas. La tendencia de la domesticación a agrandar las partes aéreas de las plantas es algo que ha sido reportado antes en estudios como el de Matesanz y Milla (2018).

En cuanto a plasticidad, la proporción raíz-brote (RSR) fue un rasgo cuya variación estuvo asociada al tratamiento y no al estado de domesticación. Hay estudios en los que se ha reportado que, para plantas de distintas familias, la proporción raíz-brote tiene una correlación negativa con ambientes con temperaturas medias más altas (Qi et al., 2019). En los resultados de este trabajo, observamos que las plantas asignaron proporcionalmente menor biomasa a las raíces que a la parte aérea en el tratamiento milpa, esto es congruente con el reporte de Qi y colaboradores (2019) en lo que respecta a que en ambientes con temperaturas medias mayores (en este caso la milpa) la proporción raíz-brote es menor. Dado que la proporción raíz-brote suele ser un indicador de asignación de recursos, la diferencia por tratamiento y no por estado de domesticación nos podría indicar que la capacidad de ajustar las proporciones de biomasa a distintas funciones (absorción de agua y

nutrientes, o fotosíntesis, respectivamente) es de una importancia tal para *Capsicum annuum* que persiste en plantas domesticadas tanto como las silvestres. Sin embargo, en este experimento los tratamientos no diferían en la disponibilidad de recursos, únicamente en la intensidad de la oscilación de temperatura, lo que sugiere que las variaciones térmicas podrían influir en el desarrollo de las raíces independientemente de otros factores.

Aunque al contrastar los modelos lineales mixtos no se reporta que el factor variedad sea significativo, las normas de reacción (ver la Figura 13 en el Anexo B) sugieren que la variedad silvestre Chiltepín muestra la diferencia más pronunciada en sus valores de proporción raíz-brote de entre las 4 variedades, siendo estos los más altos en la selva y los más bajos en la milpa. Incluso si esta diferencia no es significativa, parece sugerir que el Chiltepín es especialmente flexible en su asignación de masa, priorizando la producción de raíces en la selva y la parte aérea en la milpa. Para este rasgo particular, el Chiltepín no solamente es diferente de las variedades domesticadas, sino también de la otra variedad silvestre representada en este estudio. Estas diferencias son importantes porque muestran que incluso después de que las poblaciones silvestres y las domesticadas se diferenciaron y las poblaciones domesticadas se diversificaron con el manejo humano, las poblaciones silvestres tuvieron sus propios procesos de adaptación local. Aunque el Chiltepín y el Tempinchile sean dos variedades silvestres y en general compartan muchas de sus respuestas fenotípicas, habrá rasgos que las diferencien en función de sus propias historias evolutivas.

La longitud del tallo y peso del brote son las medidas en las que hubo diferencias en la plasticidad fenotípica. Tanto las variedades silvestres como las domesticadas mostraron plasticidad para estas dos características, aunque en direcciones opuestas. Esto es relevante a nivel evolutivo porque significa que, a lo largo de su historia evolutiva, tanto *C. annuum* domesticado como silvestre conservaron la capacidad de responder al ser expuestos a un hábitat que no es el más frecuente en sus poblaciones, pero el tipo de reacción a un ambiente diferente cambia entre silvestres y domesticadas. En el intervalo de temperatura que simula las condiciones de selva, las domesticadas tienen tallos más largos y mayor masa en el brote. En el mismo ambiente, las silvestres tienen tallos más cortos y menor masa. De manera interesante, el hábitat “domesticado” —la milpa— muestra una convergencia en los valores de estos atributos (ver la norma de reacción de longitud del tallo en la Figura 9). Algo similar ocurre con las tasas de crecimiento, que en las plantas domesticadas no varía

entre tratamiento, mientras que para las plantas silvestres se presentó similar a la de las domesticadas cuando se desarrollaron en condiciones de ambiente domesticado (ver la gráfica de tasas de crecimiento en la Figura 11). De esta manera, un par de atributos fenotípicos relacionados con el largo de las plantas parecen *canalizarse* en el contexto de las condiciones de cultivo; esto sugiere que el efecto del ambiente domesticado es variable, pudiendo ampliar los intervalos de variación fenotípica para unos rasgos, pero para otros, como los relacionados con el tamaño de las plantas de chiles, pudo disminuirlos.

**Tabla 7.** Resumen de los factores con efecto significativo sobre los atributos morfológicos medidos en este experimento. Para los factores fijos, está marcado en azul el factor Estado, en rojo el factor Tratamiento y en morado la interacción entre ambos (al ser el morado la interacción entre azul y rojo). De los factores aleatorios, están la Variedad en amarillo y la interacción entre variedad y tratamiento en anaranjado (al ser el anaranjado la interacción entre amarillo y rojo).

Atributo	Factor significativo
Longitud	Interacción E*T, Variedad
Número de entrenudos	Estado
Peso de las hojas	Estado
Peso de los tallos	Estado
Peso del brote	Estado, Interacción E*T
Peso de la raíz	Estado
Biomasa	Estado
Área Foliar Total	Estado
Proporción Raíz/Brote (RSR)	Tratamiento
Área Foliar Específica (SLA)	-
Relación Área Foliar Biomasa (LAR)	Estado
Fracción de Masa Foliar (LMF)	Estado, Interacción V*T
Fracción de Masa del tallo (SMF)	Estado
Fracción de Masa de la raíz (RMF)	-

Las normas de reacción muestran que, para algunos rasgos, en este caso la longitud del tallo y peso del brote, los valores que se presentan en los estados domesticados son compartidos por las plantas silvestres; esta convergencia en valores se observa en que las plantas silvestres son más largas y tienen mayor peso en su brote cuando son expuestas a un intervalo de temperaturas de campo de cultivo (32°C durante el día y 12°C durante la noche). Un posible escenario evolutivo es que las plantas silvestres ancestrales de las que descienden las poblaciones domesticadas hayan sido capaces de presentar esos fenotipos al ser introducidas a ambientes manejados por los seres humanos. De esta manera, el fenotipo que asociamos con las plantas domesticadas existe dentro del repertorio de rasgos que las plantas silvestres son capaces de presentar sin la necesidad de que sean mutaciones nuevas las que los originen. De acuerdo con un escenario de *plasticidad primero*, la plasticidad fenotípica de la de las plantas silvestres ancestrales habría permitido la aparición de fenotipos nuevos (tallos más largos y con mayor masa) al ser introducidas a ambientes nuevos —como el ambiente de cultivo—. Estas nuevas posibilidades fenotípicas precederían a la diferenciación genética entre poblaciones y darían lugar a que después ocurra un proceso de acomodo genético hacia la producción más consistente de estos fenotipos en las plantas domesticadas. La presencia de caracteres asociados a la domesticación en plantas silvestres que se desarrollan en ambientes antropogénicos ha sido documentada antes en especies como *Chenopodium berlandieri* (el huauzontle o “goosefoot”), cuyas semillas silvestres presentan algunas características que las asemejan a las domesticadas cuando crecen en ambientes cultivados (Belcher et al., 2023).

Es importante estudiar la diversidad de respuesta en rasgos funcionales porque distintos eventos evolutivos (como cuellos de botella, selección, exposición a ambientes nuevos) pueden haber impactado de manera diferencial a diversos caracteres. Por ejemplo, si durante la domesticación las plantas fueron expuestas a distintos tipos de suelo, radiación solar y temperatura, la plasticidad de asignar recursos a hojas o a raíces según el contexto puede ser favorecida. Es decir, el rasgo favorecido en la evolución bajo domesticación podría haber sido el potencial de plasticidad fenotípica (Pigliucci, 2005). Esta selección de la capacidad de mantener flexibilidad en sus fenotipos permitiría a dichas poblaciones responder a una multiplicidad de ambientes en los que los grupos humanos fueron introduciendo el cultivo de chiles, especialmente en un país como México que se caracteriza por una amplia gama de ecosistemas con distintos climas, altitudes y estacionalidades.

En sentido contrario, si de manera consistente hubo un sesgo hacia el cuidado —y por lo tanto, la supervivencia— de las plantas que crecen a la misma velocidad, caracteres como la tasa de crecimiento pueden experimentar una pérdida de plasticidad por asimilación genética. En el contexto de las economías campesinas, caracterizadas por el “autoempleo” (como en el trabajo familiar) y una gran énfasis en el autoconsumo, es razonable pensar que para la organización y dosificación del trabajo es preferible que las plantas crezcan a velocidades similares, dado que eso aligeraría el esfuerzo de cuidados cuando se atienden varios cultivos a la vez que se realizan otro tipo de trabajos, como la producción animal, la recolección de plantas no cultivadas, la elaboración de artefactos y la venta de productos en mercados locales (Shanin, 1982; Mullaney, 2014; Cervantes-Herrera et al., 2015).

En lo que respecta a las observaciones hechas en los rasgos de *C. annuum* domesticado, un proceso como el efecto Baldwin puede explicar la presencia de caracteres plásticos. Incluso si el proceso de domesticación ocurre en ambientes con cierto grado de control a raíz del manejo humano, estos ambientes no son necesariamente homogéneos ni han sido iguales a través del tiempo, así que la conservación de la capacidad de responder fenotípicamente a cambios ambientales puede ser relevante como parte de la historia evolutiva de las plantas de Chile en ambientes de cultivo.

Un trabajo que ejemplifica empíricamente la tendencia a favorecer la plasticidad en ambientes heterogéneos es el de Baythavong (2011) con la respuesta de la planta herbácea *Erodium cicutarium* (comúnmente llamada “alfilerillo”) a suelos serpentinos y no serpentinos que forman parte de su hábitat. Los suelos serpentinos resultan de la descomposición de afloramientos rocosos rodeados de una matriz no serpentina y se asocian con paisajes edáficos heterogéneos. El experimento consistió en medir los valores netos y la plasticidad de atributos como el tiempo de emergencia, el ancho de los cotiledones, longevidad y renovación foliar, así como número de semillas producidas a modo de indicador de la adecuación en bloques experimentales de suelo serpentino (heterogéneo) y no serpentino (homogéneo). Al medir las consecuencias sobre la adecuación de la plasticidad en ambos ambientes, la selección favoreció plasticidad en los suelos serpentinos, pero no en los no serpentinos (Baythavong, 2011).

También es pertinente tomar en consideración que la domesticación no es un proceso que ocurre en una sola fase delimitada y discreta. Es un proceso constante en el

que después de la diferenciación inicial con respecto a las poblaciones silvestres siguen procesos de diversificación y es ahí donde pueden explorarse nuevos ambientes y nuevo flujo génico. Meyer y Purugganan (2013) mencionan que después de una primera fase de selección dentro de un nuevo cultivo, se incrementan las poblaciones con los caracteres deseables y aumenta la variación entre fenotipos, eventualmente, las plantas domesticadas abarcan un rango geográfico mayor al inicial y cambian en función de nuevos ambientes y preferencias locales.

En la mayoría de las mediciones directas y los valores proporcionales derivados de ellas, las normas de reacción de las variedades muestran consistencia en la dirección de la respuesta al ambiente dependiendo del estado de domesticación. La excepción para las variedades domesticadas fue para la fracción de masa del tallo. En el tratamiento milpa, el Chicuarote disminuyó ligeramente su fracción de masa del tallo mientras que el Huacle la aumentó.

También pudimos apreciar diferencias en la dirección del cambio entre las variedades silvestres y cultivadas en la fracción de masa del tallo, así como la fracción de masa foliar. Aunque Chiltepín y Tempinchile compartieron el tipo de reacción (ya sea un aumento o una disminución de sus valores), el Chiltepín tuvo las respuestas más pronunciadas. Una posibilidad a futuro podría ser la de expandir el experimento a otras variedades de chile con distintos orígenes.

Sonia Sultan (2015) hace hincapié en la importancia de tratar de representar condiciones realistas cuando trabajamos con variables ambientales, incluso cuando parte de la labor de diseño experimental implique hacer simplificaciones. En el caso del presente trabajo, existe el sesgo de que no todas las condiciones que forman parte del hábitat de las plantas de *C. annuum* pudieron ser representadas, pero fueron controladas estandarizando el tipo de tierra, la luz y el riego. Una posible perspectiva a futuro es la incorporación de otros factores ambientales para respaldar o contextualizar los resultados al tener muestreos más amplios y experimentos con más gradientes.

En estudios de plasticidad fenotípica y evolución, tomar muestras de poblaciones diversas y replicar las condiciones de ambientes actuales e históricos mantiene relevantes los resultados que se encuentren. Es importante tener presente que la conformación de los fenotipos depende de factores diversos y lo ideal es que al estudiarla se incorporen varias dimensiones, sobre todo cuando el interés de fondo son los procesos evolutivos. Aunque el

papel de la plasticidad fenotípica en la evolución es más difícil de estudiar que el registro de las frecuencias alélicas, no deja de ser relevante si se considera que el fenotipo, con su flexibilidad y su robustez, depende tanto de su ambiente de desarrollo tanto como de sus alelos.

## Conclusiones

Los procesos evolutivos que han formado parte de la domesticación de *C. annuum* han resultado en cambios fenotípicos que diferenciaron a las poblaciones silvestres de las domesticadas en cuanto a los valores netos de atributos morfológicos y de su ciclo de vida. Además de esos cambios en los atributos, la domesticación parece haber tenido como consecuencia la disminución en la plasticidad de rasgos como la tasa de crecimiento o la longitud de los tallos, que son atributos para los cuales la robustez fenotípica facilita a los seres humanos el manejo de las plantas. Sin embargo, hay varios otros rasgos funcionales para los cuales la plasticidad de las plantas domesticadas es igual o mayor a la de sus parientes silvestres, lo que indica que para el caso de *C. annuum*, la domesticación no implicó una disminución completa de la plasticidad fenotípica de las poblaciones de las que descende. Por último, hay evidencia de que, para algunos caracteres, la exposición de las plantas silvestres a los ambientes de cultivo resultó en la presencia de estados de carácter similares a los que asociamos con las plantas domesticadas. Esto abre la posibilidad a que las poblaciones ancestrales de las cuales las silvestres fueron utilizadas como representantes, hayan sido capaces de presentar caracteres similares a los domesticados al ser expuestas a ambientes manejados por los seres humanos y sobre esa nueva diversidad fenotípica ocurriera la selección de los fenotipos de interés para la domesticación.

## Referencias bibliográficas

Abbo, S., van-Oss, R. P., Gopher, A., Saranga, Y., Ofner, I., & Peleg, Z. (2014). Plant domestication versus crop evolution: a conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends in plant science*, 19(6), 351-360.

Aguiar-Meléndez A, Morrell PL, Roose ML, Kim S-C (2009) Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany* 96:1190–1202.

Armillas, P. (1949). *Notas sobre sistemas de cultivo en Mesoamérica*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Secretaría de Educación Pública.

Barboza, G. E., García, C. C., de Bem Bianchetti, L., Romero, M. V., & Scaldaferrro, M. (2022). Monograph of wild and cultivated chili peppers (*Capsicum* L., Solanaceae). *PhytoKeys*, 200, 1.

Barrett, R. D., & Schluter, D. (2008). Adaptation from standing genetic variation. *Trends in ecology & evolution*, 23(1), 38-44.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015). "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4." *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48

Baythavong, B. S. (2011). Linking the spatial scale of environmental variation and the evolution of phenotypic plasticity: selection favors adaptive plasticity in fine-grained environments. *The American Naturalist*, 178(1), 75-87.

Belcher, M. E., Williams, D., & Mueller, N. G. (2023). Turning over a new leaf: experimental investigations into the role of developmental plasticity in the domestication of goosefoot (*Chenopodium berlandieri*) in Eastern North America. *American Antiquity*, 88(4), 554-569.

Bernau, V. M., Jardon Barbolla, L., McHale, L. K., & Mercer, K. L. (2020). Germination response of diverse wild and landrace chile peppers (*Capsicum* spp.) under drought stress simulated with polyethylene glycol. *PLoS One*, 15(11), e0236001.

Bosland, P. W., Votava, E. J., & Votava, E. M. (2012). *Peppers: vegetable and spice capsicums* (Vol. 22). Cabi.

Cervantes-Herrera, J., Castellanos, J. A., Pérez-Fernández, Y., & León, A. C. (2015). Tecnologías tradicionales en la agricultura y persistencia campesina en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 2, 381-389.

Chomicki, G., Schaefer, H., & Renner, S. S. (2020). Origin and domestication of Cucurbitaceae crops: insights from phylogenies, genomics and archaeology. *New Phytologist*, 226(5), 1240-1255.

Conner, J. K., & Hartl, D. L. (2004). *A primer of ecological genetics*. Sinauer Associates Incorporated.

Crispo, E. (2007). The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, 61(11), 2469-2479.

Eshbaugh, William. (2012). The taxonomy of the genus *Capsicum*. Peppers: Botany, Production and Uses. 14-28.

Gepts, P. (2004). Crop domestication as a long-term selection experiment. *Plant breeding reviews*, 24(2), 1-44.

Gottlieb, T. M., Wade, M. J., & Rutherford, S. L. (2002). Potential genetic variance and the domestication of maize. *Bioessays*, 24(8), 685-689.

Harris, D., & Fuller, D. (2013). Agriculture: definition and Overview. In *Encyclopedia of Global Archaeology* (Claire Smith, Ed.). Springer, New York. pp 104-113

Hernández-Verdugo, S., Dávila, P., & Oyama, K. (1999). Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Botanical Sciences*, (64), 65-84.

Hernández-Verdugo, S., López-España, R. G., Porras, F., Parra-Terraza, S., Villarreal-Romero, M., & Osuna-Enciso, T. (2010). Variation in germination among populations and plants of wild chili pepper. *Agrociencia*, 44(6), 667-677.

Hernández Verdugo, S. (2018). *El chile Silvestre. Ecología, evolución y genética*. Editorial del Colegio de Postgraduados, Ciudad de México.

Jardón-Barbolla, Lev. (2020). Chiles, bosques y cultura: domesticación y valor de uso. Encuentros2050, No. 39, UNAM.

Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology*

Kraft, K. H., Brown, C. H., Nabhan, G. P., Luedeling, E., Luna Ruiz, J. D. J., Coppens d'Eeckenbrugge, G., & 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*, 111(17), 6165-6170.

Lauter, N., & Doebley, J. (2002). Genetic variation for phenotypically invariant traits detected in teosinte: implications for the evolution of novel forms. *Genetics*, 160(1), 333–342. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.1.333>

Levins R y Lewontin R. (2000) The Schmalhausen's law. *Capitalism, Nature, Socialism* 11(4): 103-108.

Levis, N. A., & Pfennig, D. W. (2016). Evaluating 'plasticity-first' evolution in nature: key criteria and empirical approaches. *Trends in ecology & evolution*, 31(7), 563-574.

Lorant, A., Pedersen, S., Holst, I., Hufford, M. B., Winter, K., Piperno, D., & Ross-Ibarra, J. (2017). The potential role of genetic assimilation during maize domestication. *PLoS one*, 12(9), e0184202.

Martínez-Ainsworth, N. E., Scheppler, H., Moreno-Letelier, A., Bernau, V., Kantar, M. B., Mercer, K. L., & Jardón-Barbolla, L. (2023). Fluctuation of ecological niches and geographic range shifts along chile pepper's domestication gradient. *Ecology and Evolution*, 13(11), e10731.

Martínez-Ávalos, J. G., Venegas-Barrera, C. S., Martínez-Gallegos, R., Torres-Castillo, J. A., Santibáñez, F. E. O., Mora-Olivo, A., ... & Ocañas, F. G. (2018). A review on the geographical distribution, fruit production and concentration of capsaicinoids in *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* in the northeastern region of Mexico. (En Prensa) doi: 10.20944/preprints201811.0517.v1

Matesanz, S., & Milla, R. (2018). Differential plasticity to water and nutrients between crops and their wild progenitors. *Environmental and Experimental Botany*, 145, 54-63.

Matesanz, S., Ramos-Muñoz, M., Moncalvillo, B., Rubio Teso, M. L., García de Dionisio, S. L., Romero, J., & Iriondo, J. M. (2020). Plasticity to drought and ecotypic differentiation in populations of a crop wild relative. *AoB Plants*, 12(2), plaa006.

McCoy, J. E., McHale, L. K., Kantar, M., Jardón-Barbolla, L., & Mercer, K. L. (2022). Environment of origin and domestication affect morphological, physiological, and agronomic response to water deficit in chile pepper (*Capsicum* sp.). *Plos one*, 17(6), e0260684.

McGuigan, K., & Sgro, C. M. (2009). Evolutionary consequences of cryptic genetic variation. *Trends in ecology & evolution*, 24(6), 305-311

McKey, D. B., Elias, M., Pujol, B., & Duputié, A. (2012). Ecological Approaches to Crop Domestication. 17. en *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*, Editores: P.Gepts, T.R. Famula, R.L. Bettinger et al. Cambridge University Press

Ménard, L., McKey, D., Mühlen, G. S., Clair, B., & Rowe, N. P. (2013). The evolutionary fate of phenotypic plasticity and functional traits under domestication in manioc: Changes in stem biomechanics and the appearance of stem brittleness. *PloS one*, 8(9), e74727.

Meyer, R. S., & Purugganan, M. D. (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature reviews genetics*, 14(12), 840-852.

Milla, R., Morente-López, J., Alonso-Rodrigo, J. M., Martín-Robles, N., & Stuart Chapin III, F. (2014). Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1793), 20141429.

Milla, R., & Matesanz, S. (2017). Growing larger with domestication: a matter of physiology, morphology or allocation?. *Plant Biology*, 19(3), 475-483.

Milla, R., Bastida, J. M., Turcotte, M. M., Jones, G., Violle, C., Osborne, C. P., ... & Byun, C. (2018). Phylogenetic patterns and phenotypic profiles of the species of plants and mammals farmed for food. *Nature ecology & evolution*, 2(11), 1808-1817.

Mueller, N. G., Horton, E. T., Belcher, M. E., & Kistler, L. (2023). The taming of the weed: Developmental plasticity facilitated plant domestication. *PloS one*, 18(4), e0284136.

Mullaney, E. G. (2014). Geopolitical maize: Peasant seeds, everyday practices, and food security in Mexico. *Geopolitics*, 19(2), 406-430.

Munguía-Rosas, M. A. (2022). Domestication reduces phenotypic plasticity in chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) IM Johnst). *Botanical Sciences*, 100(1), 93-106.

Nijhout, H. F. (2003). Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution & development*, 5(1), 9-18.

Pérez-Martínez AL, Eguiarte LE, Mercer KL, et al (2022) Genetic diversity, gene flow, and differentiation among wild, semiwild, and landrace chile pepper (*Capsicum annuum*) populations in Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany* 109:1157–1176.

Pfennig, D. W., & Servedio, M. R. (2013). The role of transgenerational epigenetic inheritance in diversification and speciation. *Non-Genetic Inheritance*, 1.

Pickersgill, B. (1971). Relationships Between Weedy and Cultivated Forms in Some Species of Chili Peppers (Genus *Capsicum*). *Evolution*, 25(4), 683–691.

Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in ecology & evolution*, 20(9), 481-486.

Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367.

Pinheiro J, Bates D, R Core Team (2024). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-166

Piperno, D. R., Holst, I., Moreno, J. E., & Winter, K. (2019). Experimenting with domestication: Understanding macro-and micro-phenotypes and developmental plasticity in teosinte in its ancestral pleistocene and early holocene environments. *Journal of Archaeological Science*, 108, 104970.

Qi, Y., Wei, W., Chen, C., & Chen, L. (2019). Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis. *Global Ecology and Conservation*, 18, e00606.

R Core Team (2023). *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>)

Richard, G., Le Trionnaire, G., Danchin, E., & Sentis, A. (2019). Epigenetics and insect polyphenism: mechanisms and climate change impacts. *Current opinion in insect science*, 35, 138-145.

Romero-Higareda, C. E., Hernández-Verdugo, S., Pacheco-Olvera, A., Núñez-Farfán, J., Retes-Manjarrez, E., López-Orona, C., & Osuna-Enciso, T. (2022). ADAPTIVE PHENOTYPIC plasticity of wild *Capsicum annuum* (Solanaceae) to variable environments of water-light availability. *Acta Oecologica*, 114, 103807.

Ross-Ibarra, J., & Molina-Cruz, A. (2002). The ethnobotany of chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* ssp. *aconitifolius* Breckon): a nutritious maya vegetable. *Economic Botany*, 56(4), 350-365.

Schmalhausen, I. I. (1949). *Factors of Evolution*. Philadelphia: Blakiston

Schneider, R. F., & Meyer, A. (2017). How plasticity, genetic assimilation and cryptic genetic variation may contribute to adaptive radiations. *Molecular ecology*, 26(1), 330-350.

Shanin, T. (1982). Defining Peasants: Conceptualisations and De-Conceptualisations: Old and New in a Marxist Debate. *The Sociological Review*, 30(3), 407-432

Simpson, G. G. (1953). The Baldwin effect. *Evolution*, 7(2), 110-117.

Smith, B. D. (2006). Documenting domesticated plants in the archaeological record. *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*, 15-24. En Zeder, M. A., Bradley, D., Emshwiller, E., & Smith, B. D. Documenting Domestication New Genetic and Archaeological Paradigms. Univ of California Press.

Smith, B. D. (2007). The ultimate ecosystem engineers. *Science*, *315*(5820), 1797-1798.

Sultan, S. E. (2015). *Organism and environment: ecological development, niche construction, and adaptation*. Oxford University Press.

Tewksbury, J. J., Nabhan, G. P., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J., & Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, *13*(1), 98-107.

Tewksbury, J. J., & Nabhan, G. P. (2001). Seed dispersal. Directed deterrence by capsaicin in chilies. *Nature*, *412*(6845), 403–404.

Tewksbury, J. J., Levey, D. J., Huizinga, M., Haak, D. C., & Traveset, A. (2008). Costs and benefits of capsaicin-mediated control of gut retention in dispersers of wild chilies. *Ecology*, *89*(1), 107-117.

Torres-Martínez, L., McCarten, N., & Emery, N. C. (2019). The adaptive potential of plant populations in response to extreme climate events. *Ecology letters*, *22*(5), 866-874.

Vandermeer, J. H. (2009). *The ecology of agroecosystems*. Jones & Bartlett Publishers.

Vilela, A. E., & González-Paleo, L. (2015). Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *Journal of Arid Environments*, *113*, 51-58.

Waddington, C. H. (1942). Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, *150*(3811): 563-565.

Waddington, C. H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, *118*-126.

Wickham, H., & Wickham, H. (2016). *Data analysis* (pp. 189-201). Springer International Publishing.

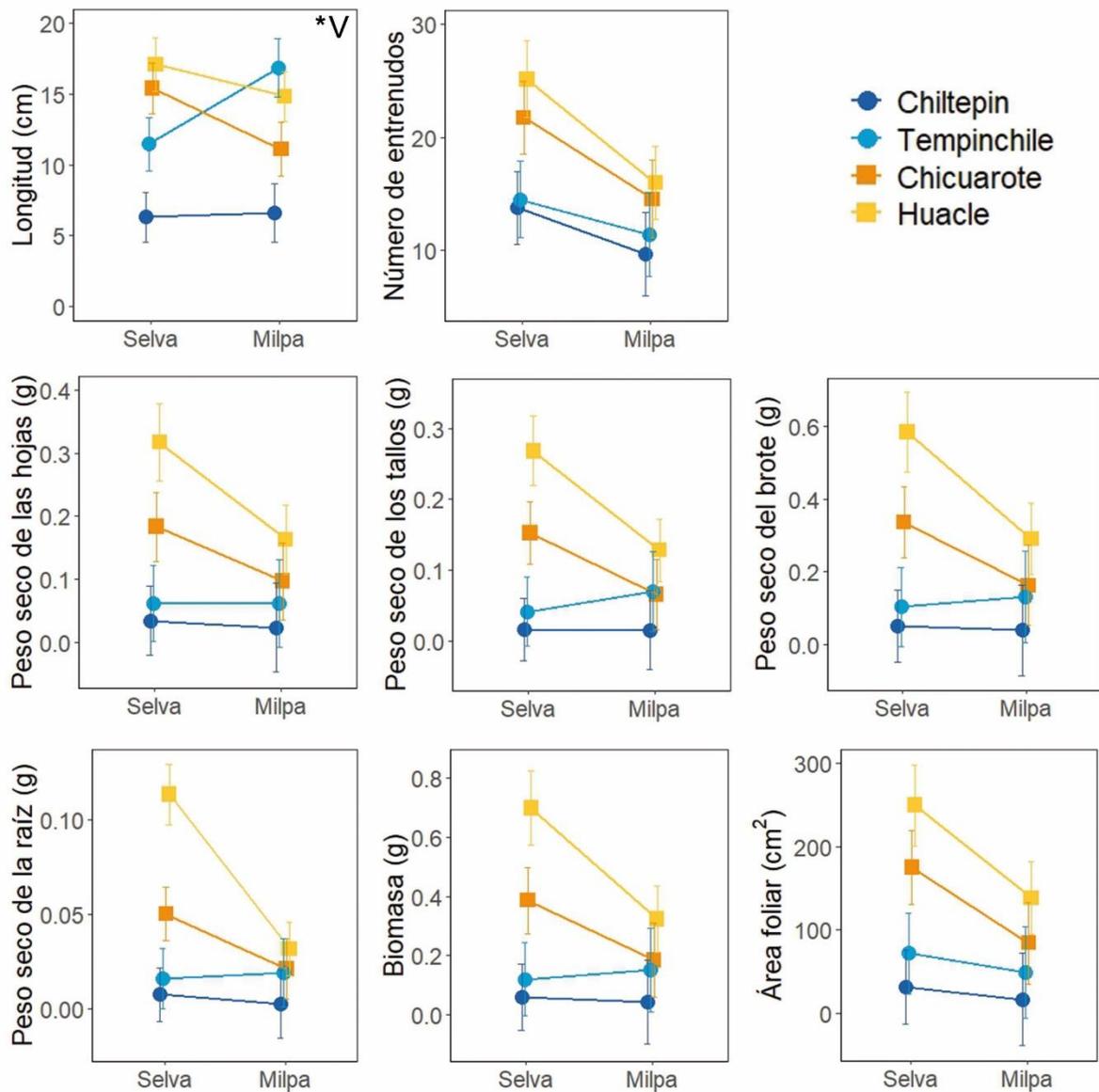
Zeder, M. A. (2012). Pathways to animal domestication. *10*, 227-259. En Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability, Editores: P.Gepts, T.R. Famula, R.L. Bettinger et al. Cambridge University Press

Zeder, M. A. (2017). Domestication as a model system for the extended evolutionary synthesis. *Interface Focus*, 7(5), 20160133.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574, p. 574). New York: Springer.

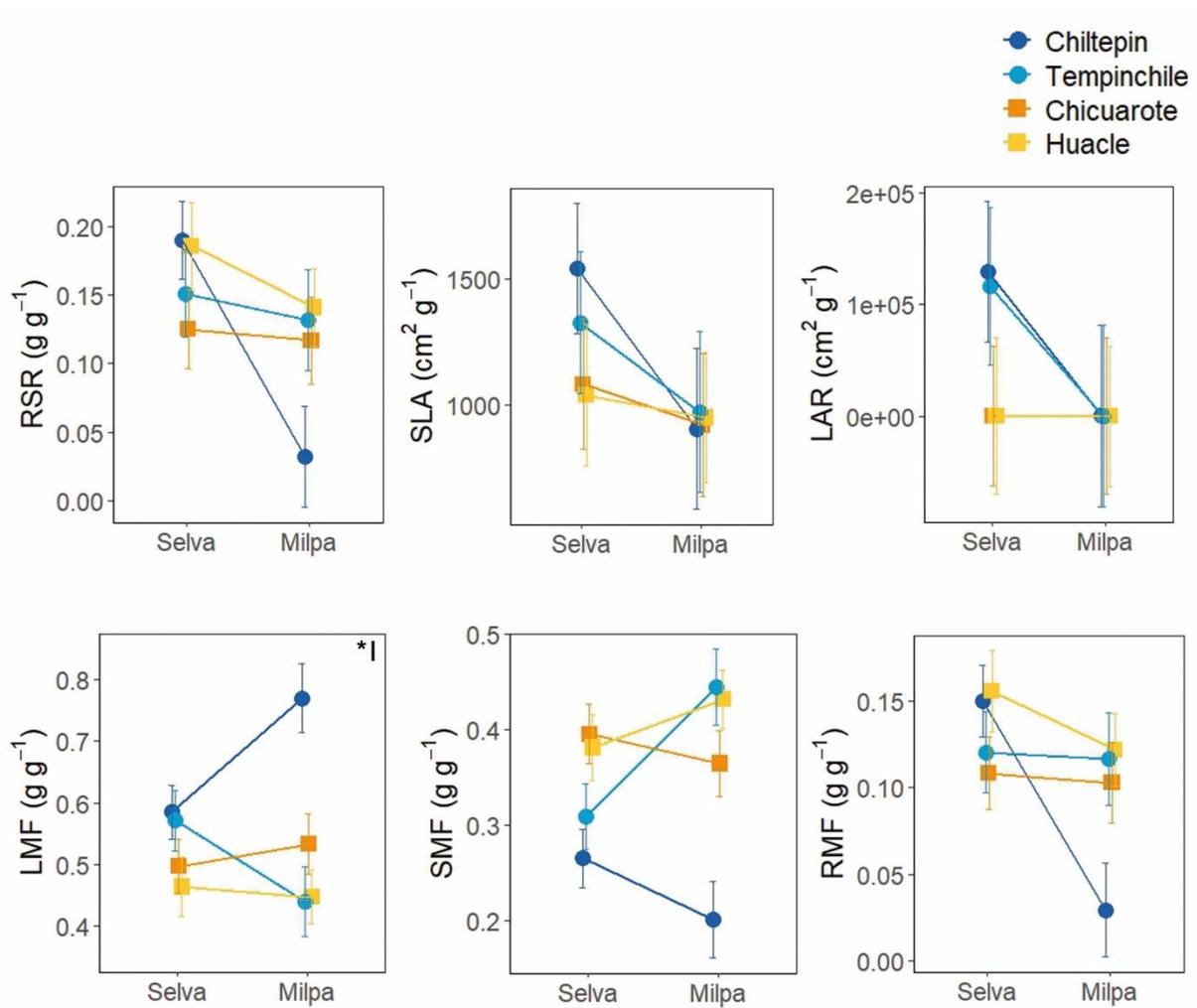
## Anexos

### Anexo A



**Figura 12.** Normas de reacción de plantas de chile por variedad en los dos tratamientos de temperatura (selva y la milpa) para atributos fenotípicos por medición directa. Las variedades Chiltepin y Tempinchile son silvestres, las variedades Chicuarote y Huacle son domesticadas. Se marca con un asterisco (\*) el rasgo para el que hubo un efecto significativo de la variedad (\*V).

Anexo B



**Figura 13.** Normas de reacción de plantas de chile por variedad en los dos tratamientos de temperatura (selva y la milpa) para atributos fenotípicos calculados a partir de relaciones entre las mediciones directas. Las variedades Chiltepin y Tempinchile son silvestres, las variedades Chicuarote y Huacle son domesticadas. Se marca con un asterisco (\*) el rasgo para el que hubo un efecto significativo de la interacción entre variedad y tratamiento (\*I).