

## ARTÍCULO TÉCNICO

Gloria Patricia Barrera<sup>1</sup>,  
Rodrigo Alfredo Martínez<sup>1</sup>  
y Manuel Fernando Ariza<sup>2</sup>

ABSTRACT  
**Identification of mitochondrial DNA  
of *Bos taurus* origin in Colombian  
Zebu Brahman cattle**

The American continent was colonised in the XVI century by the Europeans who introduced the *Bos taurus* cattle. The introduction of *Bos indicus* cattle was done a few years later with cattle from India, mainly males. In order to study the participation of *Bos taurus* females in the origin of the Colombian Zebu cattle, a 374 bp mitochondrial DNA fragment was sequenced (D-Loop) in six animals belonging to Colombian Zebu Brahman breed and 20 individuals representative of the five Colombian native breeds: 6 of Blanco Orejinegro (BON), five of Costeño Con Cuernos (CCC), three of Romosinuano (ROMO), four of Casanareño (CAS) and two of San Martinero (SM). As a reference to *Bos taurus*, two individuals of the Spanish Pirenaica breed were also sequenced for the same fragment. Comparison between sequences revealed that the Zebu Brahman cattle has mitochondrial DNA of *Bos taurus* origin and closer to the native breeds of Spanish origin. Although described as *Bos indicus*, it showed the lowest genetic divergence when compared with the consensus sequence of European *Bos taurus*. The genetic divergences of the Colombian native breeds compared with the European *Bos taurus* ranged between 0.005 and 0.014. This suggests the participation of *Bos taurus* matrilineages in the origin of the Colombian Zebu Brahman cattle.

*Key words:* Zebú, mitochondrial, DNA, phylogeny.

Recibido: septiembre 21 de 2006.  
Aceptado: diciembre 4 de 2006.

1. Investigadores master asistente, grupo de Recursos Genéticos y Biotecnología Animal, Centro de Investigación Tibaitatá, CORPOICA. e-mails: gbarrera@corpoica.org.co y rmartínez@corpoica.org.co  
2. Docente - investigador, Departamento de Producción Animal, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

## Identificación de ADN mitocondrial *Bos taurus* en poblaciones de ganado Cebú Brahman colombiano

## RESUMEN

El continente americano fue colonizado en el siglo XVI por los europeos quienes introdujeron por primera vez el ganado bovino de origen *Bos taurus*. La introducción de ganado *Bos indicus* ocurrió muchos años después, con las primeras importaciones desde la India, las cuales incluyeron principalmente machos. Con el fin de estudiar la participación de hembras *Bos taurus* en el origen del ganado Cebú colombiano, se secuenció un fragmento del ADN mitocondrial de 374 pb (D-Loop) en seis animales de la raza Cebú Brahman colombiano y 20 individuos representativos de las cinco razas criollas colombianas: seis de Blanco Orejinegro (BON), cinco de Costeño con Cuernos (CCC), tres de Romosinuano (ROMO), cuatro de Casanareño (CAS) y dos de San Martinero (SM). Adicionalmente, para el mismo fragmento se secuenciaron dos individuos de la raza española Pirenaica, como referente *Bos taurus*. La comparación de las secuencias reveló que los animales de la raza Cebú Brahman colombiano analizados presentaron ADN mitocondrial de origen taurino con mayor cercanía respecto de las razas criollas de origen *Bos taurus* europeo que con relación a las secuencias consenso *Bos indicus*, frente a las que se hallaron mayores divergencias. Adicionalmente, las divergencias de las razas criollas colombianas con respecto al consenso *Bos taurus* europeo variaron entre 0,005 y 0,014, resultado que sugiere la participación de matrilineajes *Bos taurus* en el origen del Cebú Brahman colombiano.

*Palabras clave:* cebú, ADN mitocondrial, filogenia, razas criollas.

## INTRODUCCIÓN

LA HISTORIA DEL GANADO BOVINO en América comienza 500 años atrás con los viajes de Cristóbal Colón; en ellos se introdujeron a República Dominicana y Haití los primeros animales de origen *Bos taurus* provenientes de la Península Ibérica, los cuales dieron origen a las hoy denominadas razas criollas. Posteriormente, a comienzos del siglo XIX, el ganado Cebú fue introducido al continente Americano mediante importaciones que incluyeron al menos 300 cabezas traídas desde India a Norteamérica, la mayoría de los cuales eran toros; por lo tanto, posiblemente hembras de origen *Bos taurus* suplieron los requerimientos reproductivos de los animales fundadores de esta raza en América (Meirelles *et al.*, 1999).

La introducción de ganado *Bos indicus* a Colombia se remonta a principios del siglo XX. Los primeros animales fueron dos machos de las razas Nelore y Guzerat importados directamente de la India, los cuales fueron cruzados con distintos tipos de bovinos criollos presentes en el territorio. Las principales importaciones de la época se realizaron desde Texas, Estados Unidos, en 1936, en donde se

embarcaron 20 hembras y 20 machos de ganado cebú Brahman.

Los primeros estudios de filogenia en ganado bovino utilizando ADN mitocondrial demostraron el origen separado de los ancestros domésticos del ganado *Bos indicus* y *Bos taurus* (Loftus *et al.*, 1994); de esta manera todos los haplotipos de ADN mitocondrial hallados en las razas criollas suramericanas son de origen *Bos taurus* (Mirol *et al.*, 2003; Miretti *et al.*, 2002; Carvajal-Carmona, 2003). Las comparaciones de un fragmento corto del D-Loop de razas africanas mostraron que la diversidad mitocondrial taurina puede ser agrupada dentro de dos haplotipos principales, uno que representa razas taurinas africanas y otro que corresponde al consenso europeo (Bradley *et al.*, 1996).

Mediante el uso de patrones de restricción enzimática en el ADN mitocondrial Meirelles *et al.* (1999) demostraron la presencia de polimorfismos de origen *Bos taurus* en las razas Nelore, Gyr y Brahman de Brasil, donde el 100% de los individuos de la raza Brahman analizados presentaron exclusivamente ADNmt de origen taurino; ello indica que la participación de las razas *Bos indicus* en la formación del cebú americano tuvo

lugar completamente a través de genes paternos. Hallazgos similares se encontraron en la raza Brahman de Bolivia (Mirol *et al.*, 2003).

Con el fin de estudiar la participación de hembras *Bos taurus* en el origen del ganado cebú colombiano, se secuenció un fragmento de 374 pb de la región hipervariable del *D-Loop* procedente de animales de la raza Cebú Brahman y de cinco razas criollas colombianas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Población

Se analizaron muestras de 28 animales procedentes en los centros de investigación de CORPOICA. La muestra incluyó seis individuos de la raza Cebú Brahman seleccionados de un núcleo comercial de la E.E. El Nus y 20 representantes de cinco razas criollas colombianas pertenecientes a los bancos de conservación de germoplasma, así: seis de Blanco Orejinegro (BON), cinco de Costeño con Cuernos (CCC), tres de Romosinuano (ROMO), cuatro de Casanareño (CAS) y dos de San Martinero (SM). Adicionalmente, se analizaron dos individuos de la raza española Pirenaica como control *Bos taurus*.

La extracción del ADN, se desarrolló a partir de sangre periférica colectada en tubos con anticoagulante. El protocolo de extracción de ADN se desarrolló de acuerdo con los protocolos estándar (Sambrook, Fritsch y Maniatis 1989) utilizando digestión con Proteinasa K (ICN Cat. 193504) y extracción con fenol: cloroformo: isoamil alcohol 25:24:1 (SIGMA P2069).

### Amplificación y secuenciación

A partir de la secuencia de ADN mitocondrial bovino (ADNmt) reportada en el GEN BANK (accesión JO1394), se diseñó una pareja de cebadores (5'-GCC-CATACACAGACCACAGAAT-3') y (5'-GATGAGATGGCCCTGAAGAA-3') a partir de la región hipervariable del *D-Loop* del ADN mitocondrial para amplificar un fragmento de 374 pb mediante PCR. En cada reacción se utilizaron 50 ng de ADN genómico bovino, 0,5  $\mu$ M de cada cebador, 200  $\mu$ M de dNTPs, 2,0 mM de MgCl<sub>2</sub> y 2U Taq polimerasa. La PCR se llevó a cabo en un termociclador PTC 100<sup>®</sup> (MJ Research, Inc.) programado para ini-

ciar con una denaturación a 95°C por 3 min y 30 ciclos así: denaturación a 95°C por 30 seg, anillaje a 58°C por 1 min, extensión a 72°C por 1 min y 30 seg.

El producto amplificado se confirmó en gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio a una concentración de 0,5  $\mu$ g/mL. El producto de PCR fué purificado mediante Rapid Gel Extraction System<sup>®</sup> (Concert, Gibco BRLG, 11456) y fue clonado en el vector pGem T-Easy (PROMEGA<sup>®</sup>) para transformar la cepa de *E. coli* DH-5 $\alpha$ . Para la secuenciación se utilizó el Kit de secuenciación de ADN Big Dye Terminator Cycle Sequencing<sup>®</sup> (Abi Prism<sup>®</sup>, Applied Biosystems). Se utilizaron 6  $\mu$ l de muestra, 1  $\mu$ l de iniciador T7 ó M13 para cada reacción directa o reversa, y 4  $\mu$ l de BigDye. Las muestras se resolvieron en un secuenciador automático (Abi Prism 310<sup>®</sup> de Perkin Elmer).

Para la edición y alineación de las secuencias se utilizaron los programas ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) y GeneDoc (Nicholas *et al.*, 1997). Las secuencias obtenidas en este trabajo se alinearon con secuencias *Bos taurus* de razas suramericanas (Brasil y Argentina), *Bos indicus* y *Bubalis* (bufalinas) identificadas con los números de acceso AF517787-AF517828, L277361 y BBU12946 del GEN BANK, respectivamente. Las distancias genéticas se estimaron utilizando el modelo de distancia Kimura 2 (1980) del programa MEGA version 2.1 (Kumar *et al.*, 2001).

## RESULTADOS

El alineamiento de las secuencias pertenecientes a la raza Cebú Brahman con la secuencia consenso europea de *Bos taurus* mostró 11 sitios polimórficos, mientras que el alineamiento de las secuencias de las cinco razas criollas colombianas mostró 47 sitios polimórficos respecto de la misma secuencia de consenso.

Utilizando el modelo de distancia Kimura 2 (1980) del programa MEGA version 2.1 se estimaron las distancias genéticas, las cuales incluyeron las secuencias mencionadas del GEN BANK (Tabla 1).

Las distancias entre la raza hindú Tharpaliar (*Bos indicus*) respecto de las razas criollas colombianas, argentinas y brasileras (*Bos taurus*), fueron las de

mayor magnitud, lo cual separa claramente los linajes *Bos taurus* y *Bos indicus*.

Las distancias estimadas muestran que la raza Cebú Brahman colombiana (*Bos indicus*) presenta mayor cercanía con las razas criollas de origen *Bos taurus* que con la raza de origen *Bos indicus* del GEN BANK. Así, las distancias del Cebú Brahman se presentaron entre 0,010 y 0,020 con respecto a las cinco razas criollas, siendo más cercana a la raza Costeño con Cuernos y más distante con las razas Romosinuano y Casanareño, con divergencias de 0,016 y 0,020, respectivamente. La distancia entre los animales Cebú Brahman y la raza hindú Tharpaliar fue equivalente en magnitud a la que presentaron las razas criollas (0,090).

Las divergencias de las razas criollas colombianas con respecto al consenso *Bos taurus* europeo variaron entre 0,005 y 0,014, siendo las razas CCC, BON y SM las que presentaron las menores diferencias. Adicionalmente, entre ellas los valores de divergencia van desde 0,012 hasta 0,023. Las más cercanas fueron BON y CCC, seguidas por CCC y SM con divergencia de 0,013 entre ellas. Las distancias más grandes se observaron en la raza CAS con respecto a las demás razas criollas, con la mayor divergencia respecto de la raza ROMO. La divergencia entre la raza española Pirenaica y las razas criollas colombianas varió entre 0,043 y 0,053, presentando el menor valor con respecto a la raza CCC, y el mayor con respecto a la raza CAS.

Para la construcción del árbol filogenético se utilizó el método de máxima parsimonia con *bootstrap* de 100 réplicas en el programa PAUP 4.0 (Swofford, 2002) (Figura 1). La topología del árbol asume como unidad taxonómica a cada individuo y muestra a las razas criollas colombianas dentro del grupo de los haplotipos *Bos taurus* europeos junto con individuos de las razas Argentino, Caracú, Mochonal, Pantaneiro y Curraleiro. Se observa gran mestizaje dentro de las razas criollas, tanto colombianas como suramericanas, sin mostrar una estructura dentro de razas. Los animales de la raza Cebú Brahman analizados presentan haplotipos netamente *Bos taurus* del consenso europeo y en el árbol se observa junto con las razas criollas suramericanas. El *Bos indicus* hindú (Tharpaliar) y la secuencia de

**Tabla 1.** Matriz de distancias genéticas utilizando la medida de sustitución de nucleótidos de Kimura (1980) del programa MEGA version 2.1 (Kumar *et al.* 2001).

	<i>Bos taurus</i> europeo	Cebú Brahman colombiano	BON	CAS	CCC	ROM	SM	PIRE	ARGt	CARA	CURR	MOCH	PANT	INDI	BUF
Bos taurus europeo	0.000														
Cebú Brahman colombiano	0.005	0.000													
BON	0.007	0.011	0.000												
CAS	0.014	0.020	0.021	0.000											
CCC	0.005	0.010	0.012	0.019	0.000										
ROMO	0.011	0.016	0.017	0.023	0.016	0.000									
SM	0.007	0.013	0.015	0.020	0.013	0.019	0.000								
PIR	0.038	0.043	0.045	0.053	0.043	0.047	0.046	0.000							
ARG	0.007	0.012	0.011	0.021	0.012	0.017	0.015	0.045	0.000						
CARACU	0.008	0.013	0.012	0.022	0.013	0.018	0.016	0.046	0.012	0.000					
CURRALEIRO	0.006	0.011	0.011	0.020	0.011	0.016	0.014	0.043	0.010	0.013	0.000				
MOCHONAL	0.009	0.013	0.013	0.023	0.014	0.019	0.017	0.047	0.013	0.012	0.013	0.000			
PANTANEIRO	0.021	0.024	0.020	0.035	0.025	0.028	0.029	0.057	0.019	0.013	0.024	0.016	0.000		
INDI	0.087	0.090	0.090	0.100	0.089	0.095	0.096	0.117	0.090	0.090	0.087	0.089	0.091	0.000	
BUF	0.114	0.117	0.113	0.126	0.117	0.120	0.120	0.149	0.116	0.117	0.114	0.116	0.118	0.126	0.000

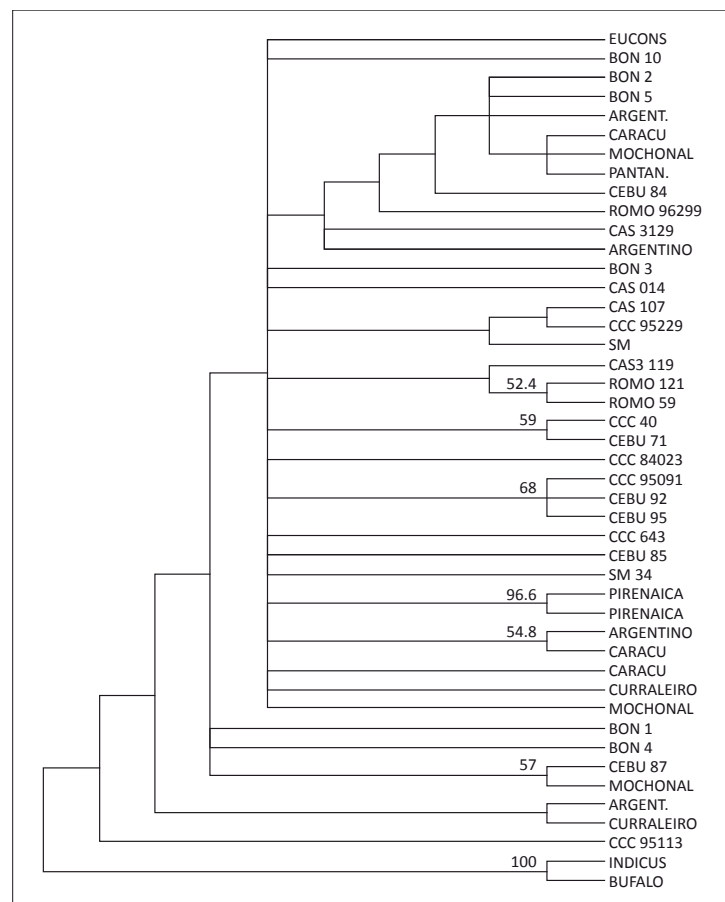
BON: Blanco Orejinegro; CAS: Casanareño; CCC: Costeño con Cuernos; ROMO: Romosinuano; SM: Sanmartinero; PIR: raza Pirenaica europea; ARG: raza autóctona *Bos taurus* argentino; Caracú, Curraleiro, Mochnal y Pantaneiro son razas criollas brasileñas; INDI: raza Tharpaliar *Bos indicus* de referencia; BUF: Búfalo.

búfalo se encuentran claramente separadas del linaje *Bos taurus*.

## DISCUSIÓN

Las razas de ganado doméstico actualmente se clasifican en dos grandes grupos: ganado sin joroba (*Bos taurus*) y ganado jorobado (*Bos indicus*). Los primeros estudios de filogenia en ganado bovino utilizando ADN mitocondrial los realizaron Loftus *et al.* (1994), donde examinaron seis razas europeas (taurinas), tres hindúes (Cebú) y cuatro africanas (tres Cebú y una taurina) e identificaron dos grupos, los cuales son representativos de las líneas ancestrales de *Bos indicus* (Cebú) y *Bos taurus* (taurino). Estos análisis muestran gran influencia de la herencia materna debido a que las mitocondrias espermáticas se pierden en la embriogénesis temprana (Manfredi *et al.*, 1997).

Los resultados del presente trabajo dilucidan el origen materno de individuos de las razas Cebú Brahman colombiano, de cinco razas criollas colombianas y una raza española. Indican que los animales de la raza Cebú Brahman presentaron ADNmt taurino, a pesar de que es una raza descrita como *Bos*



**Figura 1.** Árbol de relaciones filogenéticas entre la raza Cebú Brahman colombiana, trazas de ganado criollo colombiano, y otras razas (Tharpaliar, autóctonas de Brasil y Argentina), mediante secuencia de ADNmt utilizando el método de máxima parsimonia.

*indicus*, lo cual tendría explicación por la introducción del cebú en América a comienzos del siglo XIX y su posterior cruzamiento con hembras *Bos taurus*. Los resultados de este trabajo concuerdan con el presentado por Meirelles *et al.* (1999), en el cual 23 animales de la raza Brahman presentaron exclusivamente ADNmt de origen taurino, lo que señala una influencia importante de razas *Bos taurus* en la conformación de esta raza. Hallazgos similares se encontraron en la raza Brahman de Bolivia (Mirol *et al.*, 2003). Gran proporción de los matrilineajes cebú americanos son derivados del entrecruzamiento con hembras nativas de origen *Bos taurus* y toros importados de India con genotipos mitocondriales *Bos indicus* (Meirelles *et al.*, 1999).

En Colombia, la Asociación Cebú ha establecido diferentes categorías para el registro de animales: Puro de Origen Importado, Puro de Origen Colombiano y Cebú Colombiano Clasificado. Es importante realizar la labor de análisis de los genotipos mitocondriales de individuos de estas categorías para poder establecer la presencia de matrilineajes *taurus* en ellas.

Las razas cebú americanas son fuente para investigaciones acerca de la participación del genoma citoplasmático en características de producción, ya que incluyen animales con diversos genotipos de ADN mitocondrial, pero con genes nucleares similares (Meirelles *et al.*, 1999).

Las razas criollas colombianas reportadas en este estudio, así como las razas criollas de Brazil y Argentina reportadas en el GEN BANK, presentaron haplotipos *Bos taurus* y se encontraron distantes del *Bos indicus*. No se observó ADNmt con origen *Bos indicus*, lo cual demuestra que a este nivel no se presenta introgresión de ADNmt *Bos indicus* en las razas criollas colombianas. Adicionalmente, éstas presentan principalmente haplotipos del consenso *Bos taurus* europeo, lo cual concuerda con los reportes acerca de que el bovino criollo americano desciende directamente de los animales traídos por Cristóbal Colon en su segundo viaje (Rouse, 1977).

Estudios en otras razas suramericanas, encaminados a determinar la contribución del ganado europeo y africano en la formación de las razas criollas, repor-

tan animales de la raza criolla Argentina y animales de las razas Curraleiro, Pantaneiro y Caracú de Brasil como portadores de haplotipos de *Bos taurus* europeo, como resultado de la introducción de los bovinos españoles a América (Miretti *et al.*, 2002; Mirol *et al.*, 2003).

El ADNmt no presenta evidencia de estructura para las razas criollas colombianas, lo cual se observa por el hecho que individuos de razas diferentes no se agrupan en *clusters* únicos. Una topología similar se observa con las razas suramericanas. Este resultado puede deberse al origen común de estas razas. Una de las hipótesis sostiene que cada raza es un conjunto de animales producto de una mezcla indiscriminada de algunas de las ocho razas importadas de España durante la conquista de América (Pinzón, 1984). Las distancias observadas entre la raza española Pirenaica y las razas criollas suramericanas, podrían sugerir que los ascendientes para esta raza no tuvieron mayor influencia durante la conquista española para la formación de las razas criollas. Rouse (1977) indica que algunas razas españolas actuales podrían ser descendientes de los mismos planteles de los cuales provienen los criollos; este es el caso de las razas Retinta, Berrenda, Cacerena y Andaluza negra.

#### CONCLUSIONES

El análisis de las secuencias de un fragmento de ADN mitocondrial del *D-Loop* mostró gran diversidad en las razas criollas colombianas, similar a otras razas suramericanas, con haplotipos de ADN *Bos taurus* de origen europeo y con amplios valores de divergencia respecto al *Bos indicus*. Por el contrario, los individuos de la raza Cebú Brahman colombiano analizados presentan haplotipos *Bos taurus*, lo que indica que la participación de las razas *Bos indicus* en la formación de los animales del presente estudio fue a través de genes paternos.

#### BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Bradley D.G., D.E. MacHugh, P. Cunningham, R.T. Loftus. 1996. Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93(10): 5131-5135.
- Carvajal-Carmona L., N. Bermúdez, L. Estrada, J. Ossa, G. Bedoya, A. Ruiz. 2003.

Abundant mtADN diversity and ancestral admixture in Colombian criollo cattle (*Bos taurus*). *Genetics* 165:1457-1463.

- Kumar, S., K. Tamura and M. Nei. 1994. MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software for microcomputers. *Comput. Appl. Biosci.* 10: 189-191.
- Loftus, R.T.; D.E. Machugh, D.G. Bradley, P.M. Sharp y P. Cunningham. 1994. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91. 2757-2761.
- Manfredi, G., D. Thyagarajan, L.C. Papadopoulou, F. Palloti y E.A. Schon. 1997. The fate of human sperm-derived mtADN in somatic cells. *Am. J. Hum. Gen.* 61: 953-960.
- Meirelles, F.V., A.J. Rosa, R.B. Lobo, J.M. García, L.C. Smith y A.M. Duarte. 1999. Is the american Zebu really *Bos indicus*? *Gen. Mol. Biol.* 22: 543-546.
- Miretti, M.M., H.A. Pereira, M.A. Poli, E.P. Contel y J.A. Ferro. 2002. African-derived mitochondria in South American native cattle breeds (*Bos taurus*): evidence of a new taurine mitochondrial lineage. *J. Hered.* 93: 323-330
- Mirol, P.M., J.P. Giovambattista, J.P. Liron y F.N. Dulout. 2003. African and European mitochondrial haplotypes in South American Creole cattle. *Heredity* 91: 248-254.
- Nicholas, K.B., H.B. Jr. Nicholas y D.W. II Deerfield. 1997. GeneDoc (Version 2.6.002): Analysis and visualization of genetic variation. EMBNEW.NEWS, EBI Newsletter 4:14.
- Pinzón, E. 1984. Historia de la ganadería bovina en Colombia. *Suplemento Ganadero* 4: 208.
- Rouse, J.F. 1977. The Criollo: spanish cattle in the Americas. University of Oklahoma Press, Norman, p. 303.
- Sambrook, J., E.F. Fritsch y T. Maniatis. 1989. *Molecular cloning: A laboratory manual*. 2nd edition. Cold Spring Harbor Laboratory Press. 917 p.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other methods), version 4 (Sinauer, Sunderland, MA, 1998).
- Thompson, J.D., D.G. Higgins, y T.J. Gibson. 1994. Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* 22: 4673-4680.

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Clara Inés Medina<sup>1</sup>, Mario Lobo<sup>2</sup>  
y Aldemar Farley Gómez<sup>3</sup>

ABSTRACT

Phenotypic variation in chili and sweet pepper populations of the *Capsicum* genera in the national Colombian collection

To determine the qualitative and quantitative variability of 111 populations from the national *Capsicum* germplasm collection, an experiment was carried out to analyse *C. annum*, *C. baccatum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. pubescens*, and *C. spp.* (wild) at CORPOICA's "La Selva" Research Center located at Rionegro (Antioquia, Colombia). A list of descriptors with 69 characteristics was used: 47 qualitative and 22 quantitative. A wide qualitative variability was found with 45 out of the 47 variables being polymorphic; and 146 descriptor states (morphoalleles) out of the 176 recognised and published. This indicates that in the metapopulation on the average there are 3.1 morphoalleles per variable, with a range at species level between 1.5, in the wild species, and 2.6 in *C. annum* and *C. chinense*. The qualitative phenogram indicated a minimum similarity of 48% between accessions, which considered jointly with the % of total morphoalleles, points out the diverse variable arrangements at individual populations level. Quantitative variability was observed at the metapopulation level for all registered characteristics. The quantitative variability was mainly related to fruit attributes for domesticated species, and with foliage characters for wild populations. Fruit attributes related to bird attraction for seed dispersion contributed significantly to quantitative variability. The wide qualitative and quantitative variability studied in *Capsicum* populations point out the potential of the evaluated germplasm for breeding purposes.

**Key words:** chili, characterization, evaluation, genetic resources, phenograms, phenotypic variation.

Recibido: julio 13 de 2006.  
Aceptado: diciembre 4 de 2006.

1. Investigadora master asistente, grupo de Recursos Genéticos Vegetales, C.I. La Selva, Rionegro (Antioquia), CORPOICA. e-mail: cmedina@corpoica.org.co
2. Investigador titular, grupo de Recursos Genéticos Vegetales, C.I. La Selva, Rionegro (Antioquia), CORPOICA. e-mail: mlobo@corpoica.org.co; Profesor asociado (catedrático), Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Medellín (Antioquia).
3. Ingeniero Agrónomo, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Medellín (Antioquia).

# Variabilidad fenotípica en poblaciones de ají y pimentón de la colección colombiana del género *Capsicum*

RESUMEN

A fin de conocer la variabilidad cualitativa y cuantitativa de 111 poblaciones de la colección nacional de referencia del género *Capsicum*, a cargo de CORPOICA en el Centro de Investigación "La Selva", se analizaron las especies *C. annum*, *C. baccatum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. pubescens* y *C. spp.* (silvestres). Se aplicó una lista de descriptores con 69 atributos, 47 cualitativos y 22 cuantitativos, a partir de los cuales se encontró amplia variabilidad cualitativa con polimorfismos en 45 de las 47 variables, así como 146 estados (morfoalelos) diferentes frente a 176 que han sido reconocidos y publicados. Esto indica que la metapoblación posee 3,1 morfoalelos por atributo en promedio con un intervalo intraespecífico entre 1,5 para los silvestres y 2,6 para *C. annum* y *C. chinense*. El fenograma cualitativo mostró una similaridad mínima del 48% entre poblaciones lo cual, considerado en forma conjunta con el porcentaje total de morfoalelos, denota que hay arreglos variables en las poblaciones individuales. Se detectó variabilidad cuantitativa en la metapoblación para todas las características de esta índole. Los polimorfismos cuantitativos se relacionaron principalmente con atributos del fruto en las especies domesticadas y del follaje en las silvestres. En estas últimas se halló una contribución importante a la variabilidad de los atributos del fruto relacionados con la atracción de pájaros frugívoros dispersores de la semilla. La variabilidad cualitativa y cuantitativa encontrada en las poblaciones de *Capsicum* evaluadas indica que se cuenta con suficiente germoplasma de calidad para programas de fitomejoramiento.

**Palabras clave:** recursos genéticos vegetales, chiles, caracterización, variabilidad fenotípica, fenogramas.

INTRODUCCIÓN

EL GÉNERO *CAPSICUM* es originario de los trópicos americanos (Pickersgill, 1996; Walsh y Hoot, 2001; Votaba, Baral y Bosland, 2005); agrupa un conjunto de aproximadamente 20 a 30 especies, de acuerdo con los criterios de diferentes investigadores (Esbaugh, 1993a; De Witt y Bosland, 1993; Bosland y Votaba, 2000; Moscone *et al.*, 2003; Yamamoto y Nawata, 2005 y Votaba, Baral y Bosland, 2005). Entre estos materiales, cinco corresponden a taxa domesticados: *Capsicum annum* L., *Capsicum frutescens* L.; *Capsicum chinense* Jacq., *Capsicum pubescens* Ruiz & Pav. y *Capsicum baccatum* L. var *pendulum* (Willd.) (Esbaugh 1993b; Bosland, 1994; Pickersgill, 1997; Paran, Aftergoot y Shifriss, 1998; Toquica *et al.*, 2003), los cuales fueron seleccionados para la siembra por parte de comunidades precolombinas, de manera independiente en regiones separadas de Sur, Centro y Norte América, varios miles de años antes del contacto con los europeos (Votaba, Baral y Bosland, 2005). Con relación a las anteriores entidades biológicas, se ha indicado

que *C. annum*, *C. chinense* y *C. frutescens* podrían ser formas políticas de la misma especie (Toquica *et al.*, 2003), lo cual se apoya en la compatibilidad genética que ocurre entre los taxa (diferentes autores, citados por Debouck y Libreros, 1996).

El conjunto de especies de *Capsicum* fue descrito por primera vez por Joseph Pitón de Tournefort en 1700 (citado por Andrews, 1995), siendo motivo de controversia el origen de la denominación. En este sentido, Fuchs en 1542 y otros tratadistas citados por Andrews (1995) señalaron que en el siglo XIII el naturalista Actuaris le dio al género el nombre latino de '*Capsicon*' por su relación con '*capsa*' o '*capsula*', lo cual significa cesto o caja, haciendo alusión a la forma de los frutos. Otro grupo de investigadores señaló que el nombre se deriva de las palabras griegas '*kaptein*' o '*kapto*' que significan "morder", debido a la pungencia de las bayas (Andrews, 1995), la cual es causada por la presencia de uno o más de los 14 alcaloides conocidos como capsaicinoides (Kobata *et al.*, 1998), atributo condicionado genéticamente cuya

expresión se ve afectada por el ambiente (Zewdie y Bosland, 2000).

Los ajíes y pimentones, todos clasificados en el género *Capsicum*, se originaron, de acuerdo con De Witt y Bosland (1996), en un área comprendida entre las montañas del sur de Brasil como límite al este, Bolivia al oeste, y Paraguay y el norte de Argentina al sur, zona en la cual se encuentra la mayor concentración de especies silvestres del mundo y donde se cultivan todas las taxa domesticados del conjunto genético. De Witt y Bosland (1996), señalan que los científicos creen que las aves fueron los primeros responsables de la dispersión de las formas silvestres y domesticadas del género.

*Capsicum* se considera entre los géneros que fueron domesticados más tempranamente, lo cual se basa en evidencias arqueológicas halladas en Centroamérica de hace por lo menos 7.000 años (Basu y Krishna, 2003). Al respecto, Heiser (1976), citado por Toquica *et al.* (2003), indicó que los ajíes o pimentones fueron cultivados por primera vez entre los años 5200 a 3400 AC y Pickersgill (1977), citado por Toquica y colaboradores (2003), postuló la presencia de diferentes centros de domesticación y especiación en el Nuevo Mundo. Debouck y Libreros (1996) consideraron que uno de los sitios de domesticación correspondió a la parte norte de la amazonía colombiana, con base en la gran variabilidad observada en *Capsicum* a lo largo del Ecuador. En este contexto, De Witt y Bosland (1996) señalaron que las especies del complejo *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens*, se establecieron en forma silvestre en Colombia para migrar luego, en forma individual, a América Central y a la Amazonía. Al respecto, De Witt y Bosland (1996) informaron que las taxa *C. baccatum* y *C. pubescens* no fueron sujetos del proceso migratorio.

Los frutos de este conjunto de especies fueron conocidos con diversos nombres por parte de las comunidades ancestrales del neotrópico. Así, en las Antillas los frutos fueron llamados 'axi' en el extinto lenguaje Arawak, palabra de la cual se derivó el nombre españolizado ají, agí o ajé (Andrews, 1995). En la publicación *De Orbo Novo*, escrita en el siglo XVI, se señaló que los nativos llamaban 'boniatum' a los axi dulces y 'caribe' a los axi picantes, lo cual significaba fuertes (Andrews, 1995). Las especies también

fueron nominadas 'chil', palabra del idioma Nahuatl de los Aztecas, a partir de la cual se derivaron los vocablos *chile*, *chili* y *chilli* (Bosland, 1996).

Los taxa de *Capsicum* domesticados por las comunidades ancestrales han sido explotados a escala global después del descubrimiento del Nuevo Mundo, debido al valor de los frutos (Moscone *et al.*, 2003); actualmente estos taxa son ampliamente cultivados en todo el mundo, con especies de importancia económica como condimentos, hortalizas y plantas medicinales (Yamamoto y Nawata, 2005). Entre éstos, aquellos con el atributo de pungencia, característica debida a la acumulación del alcaloide capsaicina (8-metil-N-vanillil-6-nononamida) y análogos de éste (Stewart *et al.*, 2005), comenzaron a ser utilizados como especias ('ajíes', 'chiles'), mientras las formas dulces se han usado como hortalizas ('pimentones', 'pimientos') (Moscone *et al.*, 2003).

El potencial medicinal y ornamental de las especies del género *Capsicum*, que se ha traducido en un aumento de su demanda en los mercados, ha sido señalado por diversos investigadores (Hunziker, 1979; Pickersgill, 1991; Eshauagh, 1993 y Heiser, 1995). Al respecto, Marín *et al.* (2004) indicaron que el pimentón dulce —*Capsicum annuum*— contiene una serie de antioxidantes como fenoles, ácido ascórbico y carotenoides, cuyo contenido varía con el grado de maduración de los frutos. También se ha señalado que las sustancias capsaicinoides responsables de la pungencia tienen una amplia aplicación en el campo farmacológico; su uso se remonta a los Mayas, quienes los emplearon para tratar el asma y a los Aztecas, quienes utilizaron los chiles para curar los dolores dentales (Bosland, 1996). Igualmente, en forma comercial se han producido cremas que contienen capsaicina para reducir el dolor postoperatorio asociado con mastectomías y amputaciones, al igual que para la artritis, el tratamiento del herpes y para pacientes sometidos a diálisis (Bosland, 1996).

Se ha postulado que el género *Capsicum* exhibe considerable variación morfológica, relacionada especialmente con la forma, el color y el tamaño del fruto (Walsh y Hoot, 2001). Lo anterior puede deberse al proceso de domesticación a lo largo de miles de años de las variedades

del conjunto de taxa, lo que condujo a la dispersión geográfica de diferentes especies en poblaciones pequeñas, fragmentadas, diseminadas en regiones amplias, circunstancia que incrementó las posibilidades de flujo genético entre las poblaciones domesticadas y las silvestres (Walsh y Hoot, 2001). Lo anterior se vio favorecido por el hecho de que la gran mayoría de taxa del género son diploides ( $2n=24$  y unas pocas  $2n=26$ ) y tienen cariotipos similares (Lippert, 1966; Moscone *et al.*, 1993).

Diversos estudios morfológicos y moleculares de caracterización de la variabilidad de taxa del género *Capsicum* han sido realizados en el país (Correa, 1997; Quintero, 2000; Melgarejo *et al.*, 2000; Ligarreto, Espinosa y Méndez, 2004; Pardey, García y Vallejo, 2006; Toquica *et al.*, 2003). Un común denominador de los trabajos anteriores ha sido la demostración del amplio polimorfismo genético y morfológico del género, con excepción del trabajo de Toquica y su grupo (2003), quienes en un estudio que incluyó accesiones de los taxa *C. chinense* Jacq., *C. baccatum* L., *C. annuum* L. y *C. frutescens* L. procedentes del departamento del Amazonas, y usando marcadores moleculares AFLP, reportaron una variabilidad genética limitada y una relación estrecha entre las diversas especies.

En Colombia existe una demanda creciente por las bayas de las especies de *Capsicum*, tanto dulces como picantes, siendo frecuente la utilización de materiales importados para la siembra. No obstante, hay muchas poblaciones dispersas en zonas de cultivo y en ecosistemas no intervenidos, algunas originarias del país y otras introducidas por agricultores e investigadores. Una porción de estos materiales ha sido incorporada al Sistema de Germoplasma para Alimentación y Agricultura de la Nación Colombiana. La utilización de este recurso genético, que favorece la oferta de cultivares, requiere el conocimiento del material en cuanto sus atributos y composición genética, aspecto que fue puntualizado en la formulación del Plan Mundial de Acción para la Conservación y la Utilización Sostenible de los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (FAO, 1996). Dicho conocimiento parte de la caracterización cualitativa y la evaluación cuantitativa de diver-

tos materiales, aspecto que constituye el objetivo del presente estudio, en el cual se incluyó un conjunto de accesiones de la colección, correspondiente a los taxa *C. annuum*, *C. chinense*, *C. baccatum*, *C. pubescens*, *C. frutescens* y algunos *Capsicum* spp. silvestres.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el Centro de Investigación "La Selva" de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria —CORPOICA—, ubicado en el municipio de Rionegro (departamento de Antioquia), a una altitud de 2.120 m.s.n.m., una temperatura promedio de 17°C y una humedad relativa media del 78%. La locación pertenece a la zona de vida Bosque Húmedo Montano Bajo (bh-MB) y está ubicado a 06° 08' 06" de latitud norte y 75° 25' 03" de longitud oeste. La siembra se realizó en campo, con el transplante de 10 individuos por accesión, a 50 cm entre plantas y un metro entre surcos. En cada una de las poblaciones se registró la información en forma individual a partir de cinco plantas en plena competencia. Para asegurar la uniformidad de los registros, se sembraron surcos bordes a ambos lados de los bloques experimentales.

La metapoblación objeto del estudio, la cual se relaciona en la Tabla 1, estuvo constituida por 111 subpoblaciones procedentes de 34 accesiones de *Capsicum annuum*, 15 de *Capsicum baccatum*, 47 de *Capsicum chinense*, 9 de *Capsicum pubescens*, 2 de *Capsicum frutescens* y 4 de *Capsicum* spp. (especies silvestres). Para la caracterización fenotípica, la cual corresponde a atributos cualitativos y a la evaluación morfológica relacionada con variables cuantitativas, se empleó un listado de descriptores propuestos por el Instituto Internacional de Recursos Fito-genéticos en colaboración con otras instituciones (IPGRI, AVRDC y CATIE, 1995) con modificaciones realizadas por el programa de Recursos Genéticos y Mejoramiento Vegetal de CORPOICA. En total se tomaron 47 características cualitativas y 22 cuantitativas (Tabla 2) las cuales se clasificaron en diferentes categorías: cualitativas binarias, cualitativas multiestado con orden lógico, cualitativas multiestado sin orden lógico, cuantitativas continuas y cuan-

titativas discontinuas o merísticas, de acuerdo con la categorización propuesta por Crisci y López (1983).

Con las variables cualitativas que presentaron polimorfismo se realizó un análisis de conglomerados. Para este fin se construyó una matriz de similitud entre cada par de materiales con base en el coeficiente propuesto por Sokal y Michener (1958). Con esta matriz se generó un fenograma cualitativo mediante el empleo del algoritmo de las medias no ponderadas (UPGMA) que forma parte del paquete de programación NTSYS® (Sistema de Taxonomía Numérica), versión 2.0 (Rohlf, 1998).

En el caso de las características cuantitativas se realizó un análisis univariado para estimar los parámetros según atributos de la metapoblación y de cada una de las especies. Éstos correspondieron al promedio, los valores máximo y mínimo, la desviación estándar y el coeficiente de variación. Luego, con las variables polimórficas, se realizó un análisis de componentes principales para determinar las características con mayor contribución a la variabilidad total. Posteriormente, con los atributos polimórficos y en unidades estándar, se realizó un análisis de conglomerados. Para ello se elaboró una matriz de distancias entre pares de materiales mediante el empleo del coeficiente de diferencias medias propuesto por Cain y Harrison (1958). Finalmente, se construyó un fenograma cuantitativo con el uso del algoritmo de las medias no ponderadas (UPGMA) a través del paquete de programación NTSYS® (Sistema de Taxonomía Numérica), versión 2.0 (Rohlf, 1998).

La hipótesis experimental del trabajo fue la presencia de amplia variabilidad morfológica cualitativa y cuantitativa entre las poblaciones estudiadas, tanto a nivel de la metapoblación, como de cada una de las especies de ésta. El supuesto anterior se fundamentó en el hecho de que la mayoría de las accesiones estudiadas corresponden a materiales de agricultor provenientes de agroecosistemas sometidos a selección antrópica y sembrados en una gran diversidad de nichos ecológicos. Sobre lo anterior, algunos grupos de científicos han apoyado la idea de que hay más diversidad en los ecosistemas manejados antrópicamente que en los

naturales (diversos investigadores citados por Long *et al.*, 2003).

#### RESULTADOS Y DISCUSION

##### Variabilidad cualitativa

En la Tabla 3 se incluye la moda de cada uno de los atributos cualitativos, el número de estados descritos por variable, los estados encontrados en la colección según atributo, variantes que se presentaron en un solo material y población en la cual se encontraron estos últimos, se detectó una amplia variabilidad fenotípica cualitativa en el grupo poblacional evaluado. Esto puede colegirse del hecho que en 45 de las 47 características registradas en la metapoblación se encontraron polimorfismos, lo cual señala un 95,7% de atributos con variabilidad.

Si se toma en consideración el número de variantes totales del descriptor (176 morfoalelos), se detectaron 146 en las poblaciones estudiadas, lo cual indica una ocurrencia de 82,9% de los polimorfismos cualitativos descritos hasta el presente e incluidos en referencias bibliográficas y bases de datos. La amplia variabilidad morfológica cualitativa de las accesiones evaluadas era de esperarse, ya que en su gran mayoría éstas provienen de poblaciones locales dispersas, sembradas por pequeños productores en zonas incluidas en áreas de domesticación de las especies del género. En este contexto, Votava, Baral y Bosland (2005) señalaron que los materiales locales de *Capsicum* han sido seleccionados por los agricultores teniendo en cuenta características hortícolas y agronómicas importantes para ellos, como son: nivel de pungencia, tamaño y color del fruto; al respecto Pickersgill (1997) afirma que la variabilidad genética disponible en los materiales domesticados ha sido poco explotada y que ésta es mucho más fácil de utilizar si se compara con las metodologías de transferencia interespecífica de genes.

Así mismo, en línea con el hecho de que la mayoría de los materiales estudiados corresponden a materiales locales seleccionados por los agricultores se ha indicado que en *Capsicum*, como en otros taxa en los que la autopolinización es facultativa, la diversidad genética se obtiene más eficientemente a través de muestras extensivas de un número consi-

**Tabla 1.** Poblaciones del género *Capsicum* incluidas en el estudio de caracterización y evaluación morfológica. Centro de Investigación La Selva (Rionegro, Antioquia).

Accesión	País	Departamento	Localidad	Especie	Accesión	País	Departamento	Localidad	Especie
420001	Colombia	Valle	Darién	<i>C. frutescens</i>	420072	Colombia	Boyacá	Tinjacá	<i>C. baccatum</i>
420002	Colombia	Amazonas	No registra	<i>C. annuum</i>	420073	Colombia	Putumayo	Colon	<i>C. pubescens</i>
420003	Colombia	Valle	No registra	<i>C. annuum</i>	420074	Colombia	Nariño	Florida	Silvestre
420004	México	No registra	No registra	<i>C. frutescens</i>	420075	Colombia	Nariño	Florida	<i>C. chinense</i>
420005	Colombia	Putumayo	No registra	<i>C. chinense</i>	420076	Colombia	No registra	No registra	<i>C. chinense</i>
420006	Colombia	Pasto	No registra	<i>C. chinense</i>	420077	Colombia	Nariño	Pasto	<i>C. pubescens</i>
420007	Guatemala	CATIE	No registra	<i>C. annuum</i>	420078	Colombia	Nariño	Pasto	<i>C. baccatum</i>
420008	Estados Unidos	Cultivar comercial	No registra	<i>C. chinense</i>	420079	No registra	No registra	No registra	<i>C. chinense</i>
420009	Colombia	Cauca	Silvia	<i>C. baccatum</i>	420080	Colombia	Cauca	Timbio	<i>C. baccatum</i>
420010	Colombia	Cauca	Timbio	<i>C. annuum</i>	420081	Colombia	Cauca	Timbio	<i>C. annuum</i>
420011	Colombia	Cundinamarca	No registra	<i>C. baccatum</i>	420082	Colombia	Cauca	Patía	<i>C. chinense</i>
420012	USA	Cultivar comercial	No registra	<i>C. annuum</i>	420083	Colombia	Cundinamarca	Nilo	<i>C. annuum</i>
420013	Colombia	Guaviare	No registra	<i>C. chinense</i>	420084	Colombia	Cundinamarca	Nilo	<i>C. pubescens</i>
420014	Colombia	Guaviare	No registra	<i>C. chinense</i>	420085	Colombia	Nariño	Linares	<i>C. chinense</i>
420015	Perú	No registra	No registra	<i>C. annuum</i>	420086	No registra	No registra	No registra	<i>C. chinense</i>
420016	Colombia	Tolima	Cunday	<i>C. chinense</i>	420087	Colombia	Santander	Simácota	<i>C. chinense</i>
420017	Colombia	Cundinamarca	Nilo	<i>C. annuum</i>	420088	No registra	No registra	No registra	<i>C. chinense</i>
420018	Colombia	Cundinamarca	Nilo	Silvestre	420089	No registra	No registra	No registra	<i>C. chinense</i>
420020	Colombia	Cundinamarca	Nilo	Silvestre	420091	Colombia	Amazonas	No registra	<i>C. annuum</i>
420022	Colombia	Cundinamarca	No registra	<i>C. annuum</i>	420092	Colombia	Amazonas	No registra	<i>C. chinense</i>
420023	Colombia	Cundinamarca	No registra	<i>C. chinense</i>	420093	Colombia	Amazonas	No registra	<i>C. annuum</i>
420024	Colombia	Córdoba	Cereté	<i>C. chinense</i>	420097	Colombia	Córdoba	Paso Nuevo	Silvestre
420026	Estados Unidos	Nuevo México	No registra	<i>C. chinense</i>	420102	Colombia	Córdoba	Tierra Alta	<i>C. chinense</i>
420027	Colombia	Valle	Buga la Grande	<i>C. chinense</i>	420107	Colombia	Amazonas		<i>C. chinense</i>
420029	Colombia	Choco	No registra	<i>C. chinense</i>	420108	Italia	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420031	Brasil	Belem de Para	No registra	<i>C. chinense</i>	420110	Italia	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420032	Ecuador	Quito	Mercado local	<i>C. baccatum</i>	420111	Italia	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420033	Colombia	Antioquia	Murri	<i>C. chinense</i>	420112	Italia	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420034	Colombia	Antioquia	Támesis	<i>C. pubescens</i>	420115	Colombia	Nariño	Mercado de Potrerito	<i>C. pubescens</i>
420036	Colombia	Córdoba	San Antero	<i>C. chinense</i>	420116	Colombia	Nariño	Mercado local	<i>C. chinense</i>
420037	Colombia	Antioquia	Marinilla	<i>C. chinense</i>	420117	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. chinense</i>
420038	Colombia	Antioquia	Nariño	<i>C. chinense</i>	420118	Colombia	Nariño	Mercado local	<i>C. baccatum</i>
420039	Colombia	Antioquia	San Vicente	<i>C. baccatum</i>	420119	Colombia	Nariño	Pasto	<i>C. annuum</i>
420040	Colombia	Santander	Rionegro	<i>C. annuum</i>	420120	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. baccatum</i>
420041	Bolivia	Cochabamba	Mercado local	<i>C. pubescens</i>	420121	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. annuum</i>
420042	Colombia	Antioquia	Santa Rosa de Osos	<i>C. pubescens</i>	420122	Colombia	Nariño	Mercado local	<i>C. annuum</i>
420043	Colombia	Antioquia	Santa Rosa de Osos	<i>C. chinense</i>	420123	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. chinense</i>
420044	Colombia	Antioquia	Entreríos	<i>C. pubescens</i>	420124	Colombia	Nariño	San Bernardo	<i>C. chinense</i>
420045	Brasil	Bahía	Ilheus Ceplac	<i>C. baccatum</i>	420125	Colombia	Nariño	Mercado local	<i>C. pubescens</i>
420046	Bolivia	Sta Cruz de la Sierra	Centro de Investigación	<i>C. baccatum</i>	420126	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. baccatum</i>
420047	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. baccatum</i>	420127	Colombia	Nariño	Mercado local	<i>C. annuum</i>
420048	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. chinense</i>	420128	Colombia	Antioquia	Mercado local	<i>C. chinense</i>
420049	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. chinense</i>	420129	Colombia	Antioquia	Mercado local	<i>C. annuum</i>
420050	Colombia	Nariño	San José de Albán	<i>C. baccatum</i>	420130	Italia	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420051	Colombia	Córdoba	Lorica	<i>C. chinense</i>	420132	Colombia	Cundinamarca	Cáqueza	<i>C. chinense</i>
420052	Chile	Santiago de Chile	Mercado local	<i>C. annuum</i>	420133	Colombia	Valle	Cali	<i>C. chinense</i>
420055	Chile	Santiago de Chile	Mercado local	<i>C. annuum</i>	420134	Colombia	Valle	Dagua	<i>C. chinense</i>
420056	Chile	Santiago de Chile	Mercado local	<i>C. pubescens</i>	420135	Colombia	Quindío	Montenegro	<i>C. annuum</i>
420057	Chile	Santiago de Chile	Mercado local	<i>C. annuum</i>	420136	Colombia	Chocó	Murri	<i>C. chinense</i>
420058	Chile	Santiago de Chile	Mercado local	<i>C. annuum</i>	420137	USA	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420059	Colombia	Nariño	Mercado local	<i>C. baccatum</i>	420138	USA	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420064	Italia	Variedad	Comercial	<i>C. chinense</i>	420139	Estados Unidos	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420066	Colombia	Amazonas	No registra	<i>C. chinense</i>	420140	Estados Unidos	Cultivar comercial	Mercado	<i>C. annuum</i>
420069	Colombia	Amazonas	No registra	<i>C. chinense</i>	420141	Italia	Cultivar comercial	Comercial	<i>C. annuum</i>
420071	Colombia	Boyacá	Nuevo Colon	<i>C. pubescens</i>	420142	Estados Unidos	Cultivar comercial	Mercado	<i>C. annuum</i>
					420144	Colombia	Antioquia	Mercado	<i>C. chinense</i>



**Tabla 2.** Atributos morfológicos cualitativos y cuantitativos registrados en las poblaciones de la colección de *Capsicum* y su categorización.

Variable	Cualitativa			Cuantitativa	
	Binaria	Multiestado lógico	Multiestado no lógico	Continua	Discontinua
Color hipocótilo			X		
Pubescencia hipocótilo		X			
Color hoja cotiledonar			X		
Forma hoja cotiledonar			X		
Longitud hoja cotiledonar				X	
Ancho hoja cotiledonar				X	
Color del tallo			X		
Antocianina del nudo			X		
Forma del tallo			X		
Pubescencia del tallo		X			
Altura de la planta		X			
Hábito de crecimiento			X		
Ancho de la planta				X	
Longitud del tallo				X	
Díámetro del tallo				X	
Densidad de ramificación		X			
Macollamiento		X			
Densidad de hojas		X			
Color de las hojas			X		
Forma de la hoja			X		
Margen de la lámina foliar			X		
Pubescencia de las hojas		X			
Longitud de la hoja madura				X	
Ancho de la hoja madura				X	
Días a floración					X
Número de flores por axila					X
Posición de la flor			X		
Color de la corola			X		
Color mancha corola			X		
Forma de la corola			X		
Longitud de la corola		X			
Color de las anteras			X		
Longitud de las anteras				X	
Longitud del filamento				X	
Excursión del estigma		X			
Pigmentación del cáliz	X				
Margen del cáliz			X		
Constricción anular cáliz	X				
Días a fructificación					X
Manchas de antocianina	X				
Color de fruto inmaduro			X		
Cuajado del fruto		X			
Período de fructificación					X
Color del fruto maduro			X		
Forma del fruto			X		
Longitud del fruto				X	
Ancho del fruto				X	
Peso del fruto				X	
Longitud pedicelo del fruto				X	
Espesor pared del fruto				X	
Tipo de epidermis			X		
Forma fruto unión pedicelo			X		
Cuello en la base del fruto	X				
Forma del ápice del fruto			X		
Apéndice en el fruto	X				
Arrugamiento transversal fruto		X			
Número de lóculos					X
Persistencia pedicelo fruto		X			
Persistencia pedicelo tallo		X			
Longitud de la placenta		X			
Sólidos solubles				X	
Pungencia del fruto	X				
Color de la semilla			X		
Superficie de la semilla			X		
Tamaño de la semilla		X			
Díámetro de la semilla				X	

derable de subpoblaciones, que en colectas de pocas poblaciones representadas intensivamente (Marshall y Brown, 1981; citados por Pickersgill, 1997).

Las únicas dos variables sin polimorfismos fueron: 1) La relación longitud de la placenta : longitud del fruto, ya que todos los materiales exhibieron placentas mayores que la mitad de la longitud de la baya; y 2) la presencia o ausencia de macollamiento, el cual fue escaso en todas las accesiones estudiadas. La ausencia de variabilidad en atributos cualitativos se ha atribuido a diversas causas, entre las que se cuentan la selección dirigida por parte de las comunidades que realizaron los procesos de domesticación y los fitomejoradores, la ventaja selectiva de las características con relación al valor reproductivo y las consecuencias del efecto fundador durante la domesticación (Medina y Lobo, 2001; Rosso, Medina y Lobo, 2002). Al respecto, Pickersgill (1997) señaló que la domesticación del género *Capsicum* ha impuesto un "cuello de botella" debido al efecto fundador, ya que se ha restringido la variabilidad de aquellos caracteres menos apreciables a simple vista.

Con relación al número de morfoalelos encontrados en la población estudiada se ha indicado que el objetivo de un grupo de materiales conservado *ex situ* es adquirir y mantener tantos alelos como sea factible, de manera que sea posible una utilización eficiente en conjuntos de accesiones del menor tamaño posible (Votaba, Nabham y Bosland, 2002). Por su parte, Howard y Sackville Hamilton (1997) señalaron que históricamente el germoplasma ha sido colectado sin una evaluación previa de la variabilidad genética, lo cual ha conducido a la conformación de colecciones grandes con muchas accesiones duplicadas.

Cabe señalar que en la metapoblación evaluada se hallaban especies *Capsicum* dulces y picantes (con atributo de pungencia), aspectos que han dado lugar a dos grandes categorías: especies pungentes y no pungentes (Lanteri *et al.*, 2003). Al respecto, se sabe que un gene simple dominante en el locus C determina la presencia o ausencia de pungencia (Blum *et al.*, 2002), la cual es modificada por caracteres cuantitativos y se ve también afectada por el ambiente (Zewdie y Bosland, 2000); Aluru y colaboradores (2003) informan que la biosíntesis de

sustancias capsaicinoides responsables de la pungencia en la placenta de los frutos tiene componentes de genes del complejo de la sintasa de los ácidos grasos.

En la Tabla 3 puede apreciarse la existencia de materiales con estados únicos. Estos corresponden a: color blanco del hipocótilo, hoja cotiledonar de color morado, folíolos ciliados, corola de color amarillo, manchas blancas en la corola, longitud de ésta entre 1,5 y 2,5 cm, frutos inmaduros de color morado, bayas maduras de colores amarillo-limón y amarillo naranja pálido, ápice del fruto hundido y puntiagudo y apéndice presente en las bayas. Los materiales con estados únicos adquieren prioridad de conservación ya que éstos pueden corresponder a atributos con valor potencial, como es el caso de los colores de los frutos, sobre los cuales se ha señalado que es importante la calidad y cantidad de éstos, tanto para consumo en fresco, como para la obtención de procesados (Pérez-Gálvez, Hornero-Méndez y Minguez-Mosquera, 2004) y que la presencia de nuevos colores de las bayas han causado un incremento en el consumo y venta de los *Capsicum* (Bosland, 1996). Al respecto, Lang y colaboradores (2004), postularon que el color de los *Capsicum* picantes es un atributo de importancia económica en el mejoramiento de los pimentones y que se ha incrementado la demanda de frutos con colores varios, además del rojo, tales como el amarillo y el anaranjado. Adicionalmente, el polimorfismo único puede servir como marcador de otros atributos estrechamente ligados; así, algunos atributos morfológicos han sido considerados como marcadores genéticos (van Hintum, 1995).

En la Tabla 4 se incluye una relación de los atributos cualitativos con variabilidad, el número de estados variables por atributo y el número de morfoalelos (variantes) por atributo en cada una de las especies de *Capsicum* incluidas en el estudio. Como puede apreciarse en los taxa del complejo *C. annuum*-*chinense-frutescens* hay una proporción alta de atributos polimórficos en las dos primeras especies, pero ello no ocurre con *C. frutescens*, aspecto que se explica por el número reducido de poblaciones evaluadas de esta especie, de la cual únicamente se incluyeron dos accesiones. De forma congruente, *C. annuum* y *C. chinense* —que corresponden a las entidades biológicas de mayor dispersión

**Tabla 3.** Variables cualitativas registradas en las poblaciones de la colección colombiana de *Capsicum*.

Variable	Moda	Estados descriptor	Estados encontrados	Estados únicos	Accesión
Color hipocótilo	Morado	3	3	Blanco	420057
Pubescencia hipocótilo	Intermedia	3	3	-	-
Color hoja cotiledonar	Verde	8	4	Morada	420097
Forma hoja cotiledonar	Lanceolada	4	3	-	-
Color del tallo	Verde	3	3	-	-
Antocianina nudo	Morado Claro	4	4	-	-
Forma del tallo	Angular	3	2	-	-
Pubescencia tallo	Escasa	3	3	-	-
Altura de la planta	25 y 45 cm	5	5	-	-
Habito de crecimiento	Erecta	3	3	-	-
Densidad ramificación	Intermedia	3	3	-	-
Macollamiento	Escaso	3	1	-	-
Densidad de hojas	Intermedia	3	3	-	-
Color de las hojas	Verde	7	3	-	-
Forma de la hoja	Oval	3	3	-	-
Margen lámina foliar	Ondulada	3	3	Ciliada	420107
Pubescencia hojas	Escasa	3	3	-	-
Posición de la flor	Erecta	3	3	-	-
Color de la corola	Amarillo-verdoso	8	6	Amarillo	420039
Color mancha corola	Ausencia	5	3	Blanca	420097
Forma de la corola	Redondeada	2	2	-	-
Longitud de la corola	< 1,5 cm	3	2	1,5-2,5 cm	420121
Color de las anteras	Morado	5	4	-	-
Color filamento antera	Morado claro	6	4	-	-
Excursión del estigma	Excerto	3	3	-	-
Pigmentación del cáliz	Ausente	2	2	-	-
Margen del cáliz	Entero	3	3	-	-
Constricción anular cáliz	Ausente	2	2	-	-
Manchas antocianina fruto inmaduro	Presente	2	2	-	-
Color fruto inmaduro	Verde	6	5	Morado	420097
Cuajado del fruto	Alto	3	3	-	-
Color del fruto maduro	Rojo	12	8	Amarillo-Limón Amarillo-Naranja pálido	420045 420079
Forma del fruto	Alongado	5	4	-	-
Forma fruto unión pedicelo	Obtusa	5	5	-	-
Cuello base del fruto	Ausencia	2	2	-	-
Forma del ápice del fruto	Puntiagudo	4	4	Hundido y puntiagudo	420122
Apéndice en el fruto	Ausente	2	2	Presente	420117
Arrugamiento transversal del fruto	Levemente corrugado	3	3	-	-
Tipo de epidermis	Semirrugosa	3	3	-	-
Persistencia pedicelo fruto	Fácil	3	3	-	-
Persistencia pedicelo tallo	Fácil	3	3	-	-
Longitud de la placenta	Mayor a la ½ de la long. del fruto	3	1	-	-
Pungencia del fruto	Picante	2	2	-	-
Color de la semilla	Amarillo	3	2	-	-
Superficie de la semilla	Lisa	3	2	-	-
Tamaño de la semilla	Intermedia	3	3	-	-
Número semillas fruto	Mayor de 50 semillas	3	3	-	-

mundial del género *Capsicum* (Esbaugh, 1993; Pickersgill, 1997) siendo *C. annuum* la más ampliamente sembrada (Russo y Biles, 2004)—, presentaron el mayor número de atributos variables, morfoalelos, y proporción de éstos por atributo, lo cual es un índice de la variabilidad presente en los materiales. *C. annuum*, taxón domesticado en las tierras altas de México es la especie más ampliamente dispersa, la cual incluye la mayoría de chiles picantes sembrados en México, el África y el Asia y cultivares de pimentones dulces sembrados en la zona templada (Pickersgill, 1997); sin embargo, por su baja adaptación a trópicos húmedos bajos, es remplazado, en éstas áreas por *C. chinense* y *C. frutescens*, especie, esta última, que también se siembra en África y Asia como condimento, con utilización de los frutos intactos o de oleoresinas extraídas de éstos (Pickersgill, 1997), lo cual se debe a su pungencia y sabores distintivos que mejoran la palatabilidad de alimentos locales en los trópicos (Yamamoto y Nawata, 2005).

En comparación con el complejo *Capsicum annuum-chinense-frutescens*, en las poblaciones de *C. baccatum* y *C. pubescens* se detectó una cantidad ligeramente inferior de atributos variables, reducción que también fue evidente respecto del número de estados totales con variabilidad y la relación de morfoalelos por atributo. Se trata de dos especies con una dispersión discreta que se encuentran especialmente en Sur América (Esbaugh, 1993), con una diseminación amplia de *C. baccatum* en altitudes bajas a medias en zonas adyacentes a los Andes y poco conocimiento del taxón fuera de Sur América (Esbaugh, 1993); esta entidad biológica corresponde al *Capsicum* más comúnmente encontrado y empleado en los países Andinos, tanto en fresco como procesado (seco) (Pickersgill, 1997), el cual presenta una variabilidad en sus bayas relacionada con forma, color y tamaño, tan amplia como la de *Capsicum annuum*, pero con pungencia variable de nula a alta y con aromas y sabores especiales (Bosland, 1996). *Capsicum pubescens*, es un taxón relativamente poco conocido, denominado como 'rocoto' o 'locoto' en Sur América, el cual se encuentra a altas altitudes de los Andes y de Centro América, zonas en las cuales es sembrado a pequeña escala en Guatemala y el sur de México (Esbaugh, 1993), con adaptación a temperaturas entre 4,4°C y 21,1°C (Bosland, 1996).

**Tabla 4.** Atributos cualitativos con variación, número de estados variables y morfoalelos por atributo en poblaciones de la colección colombiana de *Capsicum*.

Especie	Atributos variables	% atributos variables	Número de estados variables	% estados variables	Morfoalelos por atributos
<i>C. annuum</i>	43	91,5	123	69,8	2,6
<i>C. baccatum</i>	37	78,2	101	57,4	2,2
<i>C. chinense</i>	42	89,3	124	70,4	2,6
<i>C. frutescens</i>	14	29,8	61	34,6	1,3
<i>C. pubescens</i>	35	74,5	97	55,1	2,2
<i>C. spp.</i>	22	53,2	72	40,9	1,5

En cuanto a las demás especies silvestres de *Capsicum*, se presentó una variabilidad baja aparente reflejada en el número de atributos variables y en el de morfoalelos por característica estudiada. Esto se atribuye al número reducido de poblaciones incluidas en la evaluación, sólo cuatro accesiones. El resultado también podría estar relacionado con la manifestación de los atributos dominantes en las poblaciones, ya que normalmente, en conjuntos silvestres, hay mayor alogamia y, por tanto, mayor grado de heterocigosis y riqueza de alelos. En el contexto anterior, Votava, Nabhan y Bosland (2002), reportaron que mediante el empleo de marcadores tipo RAPD fue posible revelar heterogeneidad genética 'escondida' en accesiones silvestres de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, las cuales fenotípicamente eran similares. Igualmente, Paran, Aftergoot y Shifriess (1998) reportaron una serie de estudios con marcadores morfológicos, citogenéticos y moleculares, los cuales demostraron que el nivel de variación entre los *Capsicum* domesticados era inferior al de los silvestres; Pickersgill (1997) señala que los *Capsicum* silvestres exhiben una mayor variabilidad cariotípica que los domesticados.

En la Figura 1 se presenta el fenograma cualitativo obtenido con las variables polimórficas. Como puede apreciarse, la similitud mínima fue del 48%; esto indica una diferencia máxima entre pares de materiales del 52%, aspecto que señala una amplia variabilidad en las poblaciones evaluadas. Uniendo el resultado de la proporción de atributos variables, 45 de 47 (95,7%), con el de los morfotipos con polimorfismo, 146 de 176 (89,2%), se puede colegir que en las demes estudiadas se encuentra una gama importante de combinación de morfoalelos para las características cualitativas evaluadas, lo cual les confiere un valor de utiliza-

ción: ello permite seleccionar combinaciones deseadas de características morfológicas o seleccionar parentales para obtener nuevos arreglos de morfotipos con atributos diversos. Al respecto, hay una posibilidad grande de obtención de recombinantes por el elevado número de polimorfismos encontrados, aspecto que se incrementa en los taxa con un número más grande de morfoalelos por atributo. Adicionalmente, hay posibilidades de recombinación en los cruzamientos por el hecho de que las poblaciones estudiadas corresponden a especies con alto grado de heterocigosis, lo que se deriva del grado de alogamia de estas especies; en efecto, éste alcanza valores entre 2 y más del 90% en condiciones naturales, dependiendo de la localidad, el ambiente y el espaciado entre plantas (Quagliotti, 1979; Pozo Campodonico, 1983; Tansley, 1984). Pickersgill (1997) señaló que los valores más bajos de flujo de genes se han obtenido a partir de conjuntos de plantas dispersas unas de las otras. En este contexto, Loaiza-Figueroa y otros (1989), puntualizaron que, tanto en los *Capsicum* domesticados como en los silvestres, la diversidad genética entre poblaciones era mayor que dentro de éstas. Lo anterior podría indicar que, a nivel del conjunto de poblaciones, hay una migración genética reducida, lo cual contribuye a diferenciación entre demes, con un grado variable de acuerdo a la polinización cruzada entre subpoblaciones.

Adicionalmente, con los materiales evaluados existe la posibilidad de buscar combinaciones de atributos entre demes de los taxa *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens*, en los cuales se presentó variabilidad apreciable de acuerdo con el fenograma. Al respecto, se ha indicado que desde la óptica del concepto biológico de especie, las tres entidades conforman una unidad, pues se hallan

**Tabla 5.** Atributos cualitativos con variación, número de estados variables y morfoalelos por atributo en poblaciones de la colección colombiana de *Capsicum*.

Especie	Atributos variables	% atributos variables	Número de estados variables	% estados variables	Morfoalelos por atributos
<i>C. annuum</i>	43	91,5	123	69,8	2,6
<i>C. baccatum</i>	37	78,2	101	57,4	2,2
<i>C. chinense</i>	42	89,3	124	70,4	2,6
<i>C. frutescens</i>	14	29,8	61	34,6	1,3
<i>C. pubescens</i>	35	74,5	97	55,1	2,2
<i>C. spp.</i>	22	53,2	72	40,9	1,5

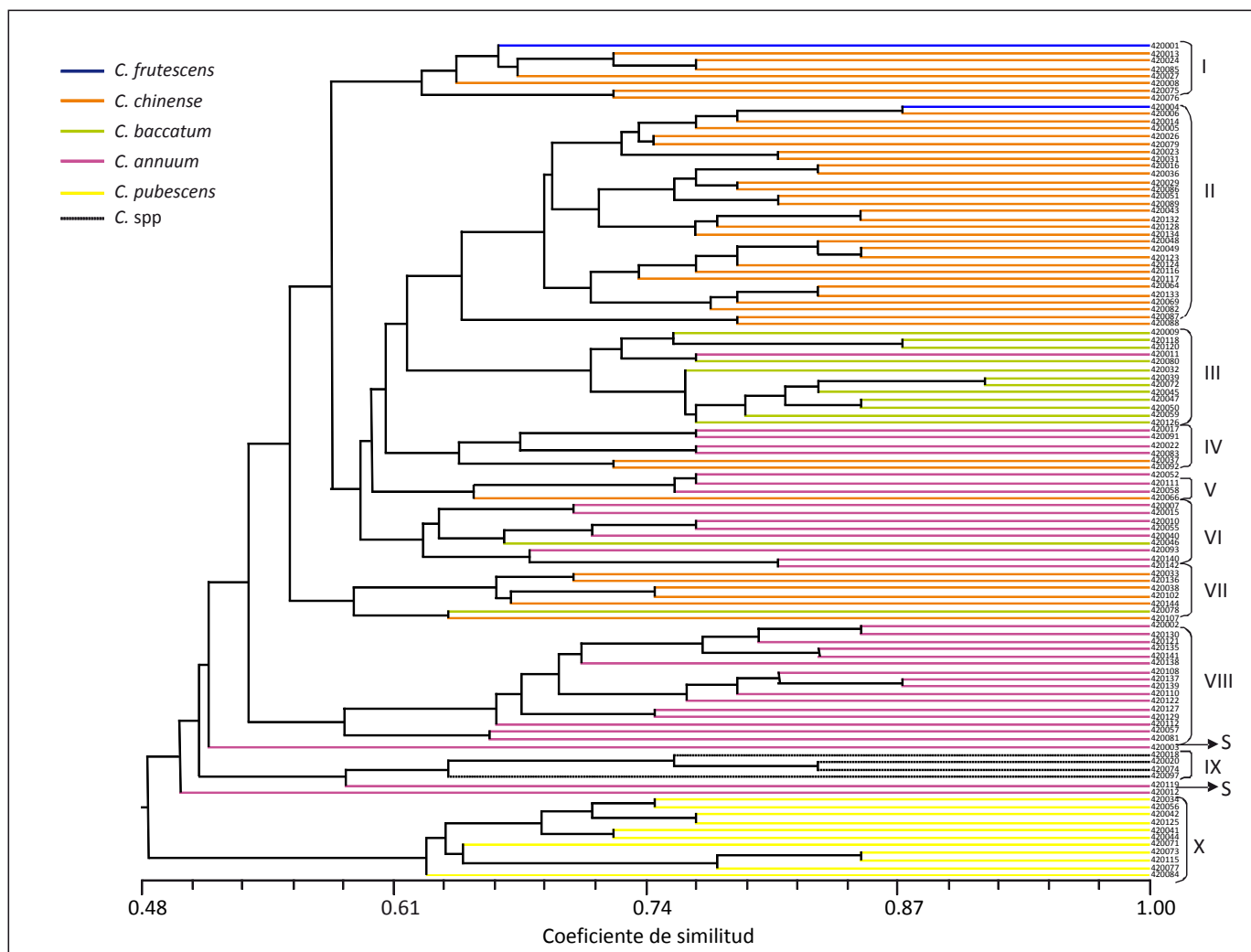
vinculadas genéticamente a un acervo ancestral común (Esbaugh *et al.*, 1983, citados por Andrews, 1995), con reportes de realización exitosa de cruzamientos entre *C. annuum* y *C. chinense* en programas de mejoramiento (Bosland, 1996; Pickersgill, 1997).

Como puede apreciarse en el fenograma cualitativo de la Figura 1, la mayoría de accesiones de *C. chinense* forman dos

agrupamientos (I y II) intercalados con los dos demes de *C. frutescens*, con disimilitud entre todas las accesiones de la especie. Al respecto, algunos investigadores han postulado que *C. chinense* y *C. frutescens* deben ser considerados como una sola entidad sistemática (Pickersgill, 1966; McLeod *et al.*, 1979) ya que éstas se entrecruzan fácilmente (Smith y Heiser, 1957; Lippert *et al.*, 1966; Pickersgill, 1966; Bosland, 1996) y están integrados

en un continuum morfológico (Walsh y Hoot, 2001). *C. frutescens* exhibe atributos que se consideran típicos de especies silvestres (Pickersgill, 1971) y presenta frutos usualmente muy picantes, los cuales se emplean para mejorar el sabor de platos locales en el Trópico (Yamamoto, Nawata, 2005). *C. chinense* no exhibe formas silvestres típicas (Walsh y Hoot, 2001) y tiene una serie de atributos relacionados con el follaje, las flores y los frutos, que sugieren que ha sido cultivado por un tiempo considerable (Pickersgill, 1966, 1971).

En el mismo fenograma cualitativo se aprecia que *C. baccatum* forma un conglomerado (III) con la mayoría de sus demes, con disimilitud evidente entre todas las poblaciones, lo cual es un reflejo del número de morfoalelos encontrados e incluidos en la Tabla 5. Taxonómicamente *C. baccatum* pertenece a un grupo en el cual está incluido



**Figura 1.** Fenograma cualitativo obtenido con poblaciones de diversas especies de *Capsicum* de la colección colombiana de referencia (CORPOICA, C.I. La Selva, 2005-2006).

el taxón y *C. chacoense*, especie no incluida en el estudio. Este conjunto es morfológicamente diverso (Walsh y Hoot, 2001) y se cree que es originario de la parte sur-central de Bolivia en hábitats bajos secos (McCleod *et al.*, 1982). Con relación a la especie y a su valor, por los sabores especiales de sus frutos que tienen alta demanda en las zonas donde se cultiva, Esbaugh (1993) señala que su diseminación restringida se debe al mayor conocimiento y diseminación mundial previos de *C. annuum*.

Las consideraciones anteriores, y la existencia de variabilidad en las poblaciones conservadas de *C. baccatum* incluidas en el trabajo, hace evidente el alto potencial de las accesiones evaluadas. En línea con lo anterior se ha indicado que la variación regional de tipos de frutos y plantas es causada principalmente por preferencias humanas, las cuales puede variar a lo largo del tiempo (Zewdie y Zeven, 1997). Por ello, la evaluación y clasificación de las poblaciones locales ayuda a conocer la historia de éstas en la zona de estudio y para la selección de parentales, entre genotipos aparentemente no relacionados (Zeven, 1990, citado por Zewdie y Zeven, 1997).

*C. annuum* forma cuatro conglomerados (IV, V, VI y VIII) en los cuales se entremezclan las poblaciones del taxón con otras especies en tres de éstos. Así, los conjuntos IV y V comprenden accesiones de *C. annuum* y *C. chinense* y en el VI se intercalan las poblaciones de *C. annuum* con una de *C. baccatum*. Por su parte el acervo VIII incluye únicamente demes de *C. annuum*. Adicionalmente, hay cuatro subpoblaciones de *C. annuum* que agrupan a gran distancia con los conglomerados indicados en el fenograma. El intercalamiento entre accesiones de *C. annuum* y *C. chinense* apoya el postulado de que estas especies son formas polítípicas de la misma especie (Toquica *et al.*, 2003) con compatibilidad genética entre ellas (diferentes autores, citados por Debouck y Libreros, 1996). Adicionalmente, Walsh y Hoot (2001), en un estudio filogenético que empleó ADN de dos regiones no codificantes, llegaron a la conclusión de que los dos taxa pertenecen al mismo grupo taxonómico, además de las especies *C. frutescens* y *C. galapogense*.

Los materiales silvestres (*Capsicum* spp.) formaron un conglomerado (IX) el cual se ubica entre accesiones de *C. annuum*, lo que podría indicar que son materiales silvestres relacionados con *C. annuum*. En este grupo, al igual que en todos los taxa estudiados, todos los demes presentaron niveles de disimilitud, lo cual les confiere valor. Se ha indicado que los recursos genéticos silvestres de *Capsicum* son importantes para el mejoramiento (Tang y Bosland, 1999), con posibilidades de derivar, no sólo atributos de resistencia a enfermedades, sino también para mejorar la calidad nutricional, el rendimiento y la adaptación a condiciones de estrés (Bosland, 1993); por su parte, Bosland y González (2000) señalan que una evaluación completa del acervo de genes de *Capsicum* requiere que todas las especies silvestres estén representadas en las colecciones para conocer su potencial. Al respecto, en la metapoblación estudiada hay una presencia baja de este tipo de materiales, por lo cual es importante enriquecer la representatividad de ejemplares silvestres, tanto desde la óptica intra como interespecífica.

Tewksbury y sus colaboradores (1999), estudiando poblaciones silvestres de *C. annuum* var. *aviculare*, señalaron que las especies silvestres tienen períodos de vida largos, los cuales pueden durar decenas de años, con escaso cono-

cimiento de la longevidad promedio. Los autores puntualizan que, pese a la existencia de reservas de biodiversidad, no existen planes de monitoreo y manejo de las poblaciones de taxa silvestres relacionados con los cultivados, por lo cual están en peligro de erosión genética por falta de estrategias de conservación.

En el fenograma cualitativo de la Figura 1, las accesiones de *C. pubescens* formaron el conglomerado X, sin intercalamiento de materiales de otras especies, con diferenciación clara entre todos los demes del taxón. Esbaugh (1993) reportó que *C. pubescens* forma un linaje aparte en el grupo de los *Capsicum*, el cual morfológicamente es diferente de los demás domesticados. El mismo autor postuló que *C. pubescens* está relacionado con un grupo de taxa silvestres que incluyen *C. eximium*, *C. cardenasi* y *C. tovari* y que es prácticamente desconocido fuera de América. Este material brinda una alternativa para la zona altoandina por su adaptación a las condiciones del área y su tolerancia a bajas temperaturas (De Witt y Bosland, 1996).

#### Variabilidad cuantitativa

En la Tabla 6 se incluyen la desviación estándar, el coeficiente de variación, el promedio y los valores máximos y mínimos de cada una de las características cuantitativas registradas en las poblaciones de *Capsicum*. Como puede apre-

**Tabla 6.** Valores de tendencia central y de dispersión obtenidos con las poblaciones de colección colombiana de *Capsicum*.

Variable	Desviación estándar	Coefficiente de variación	Promedio	Valor máximo	Valor mínimo
Longitud hoja cotiledonar (mm)	5,02	22,93	21,9	39,5	11,2
Ancho de la hoja cotiledonar (mm)	1,41	20,39	6,92	12,5	3,8
Ancho de la planta (cm)	27,54	45,24	60,9	165,3	2,2
Longitud del tallo (cm)	7,0	70,63	9,9	46,3	1,5
Diámetro del tallo (mm)	0,61	44,23	1,4	10,2	0,4
Longitud de la hoja madura (cm)	4,26	71,77	5,9	9,8	1,9
Ancho de la hoja madura (cm)	0,93	32,82	2,8	8,2	0,8
Días a floración	58,52	52,34	112,6	235	52
Número de flores por axila	0,59	41,80	1,4	4	1
Longitud de las anteras (mm)	0,42	18,96	2,2	3,9	1
Longitud del filamento (mm)	0,69	28,74	2,4	4,5	0,8
Días a fructificación	42,46	27,04	157,0	260	75
Período de fructificación (días)	30,71	30,94	99,2	198	34
Longitud del fruto (cm)	3,02	47,30	6,4	18,4	0,8
Ancho del fruto (cm)	1,40	56,59	2,5	8,3	0,4
Peso del fruto (gr)	25,81	141,78	18,2	159,6	0,2
Longitud del pedicelo del fruto (cm)	0,78	27,65	2,8	5,5	1,3
Espesor de la pared del fruto (mm)	1,27	50,22	2,5	8,1	0,3
Número de loculos	0,63	23,52	2,7	6	2
Sólidos solubles (° Brix)	2,60	21,72	12,0	23,6	5,1
Diámetro de la semilla (mm)	0,62	15,92	3,9	7,4	2,2
Peso de 200 semillas (g)	0,33	29,74	1,1	2,4	0,5

ciarse, todos los atributos de esta índole exhibieron variabilidad, lo cual se colige de las medidas de dispersión y de los intervalos en cada uno de los atributos. El análisis de componentes principales realizado en las poblaciones estudiadas mostró que los seis primeros componentes exhibieron valores característicos superiores a 1, con un acumulado del 63,4% de la variabilidad total cuantitativa.

La variabilidad cuantitativa encontrada, analizada conjuntamente con el polimorfismo cualitativo, comprueba la hipótesis planteada de amplia variabilidad cualitativa y cuantitativa en las poblaciones estudiadas, lo cual se fundamenta en la evaluación de diferentes especies en el estudio, la presencia de materiales domesticados, en especial materiales de agricultor, y la inclusión de especies silvestres en las poblaciones evaluadas. Al respecto, se ha indicado (Walsh y Hoot, 2001), que los *Capsicum* exhiben considerable variación, especialmente en cuanto a la forma, color y tamaño de los frutos; la pubescencia en los tallos y hojas que varían del estado glabro al muy pubescente; las inflorescencias, que tienen desde flores solitarias hasta siete por nudo; el cáliz, con sépalos largos, truncados o como proyecciones en forma de espina; la corola, que puede ser rotada o con menor frecuencia campanulada, con coloración variable entre y dentro de las especies y las semillas, las cuales usualmente son de color crema, con excepción de *C. pubescens*, taxón que la presenta de color negro.

Las diferentes especies domesticadas de *Capsicum* han evolucionado en ambientes diversos, lo cual conduce a la existencia de variabilidad genética amplia. Así, *C. baccatum* se extiende en las regiones tropicales desde el sur de Brasil por el este hasta el Océano Pacífico por el oeste, y fue domesticada en Bolivia, Ecuador, Perú y Chile (Esbaugh, 1993; De Witt y Bosland, 1996). Así mismo, *C. pubescens* —la cual de acuerdo con Esbaugh (1979, 1982) se originó a partir de los llamados 'ullupicas' (*C. eximium* y *C. cardenasii*)—, fue domesticado en la zona altoandina de Bolivia, Perú y Ecuador (De Witt y Bosland, 1996); el complejo *C. annuum-chinense-frutescens*, comparte un acervo genético ancestral común que aparentemente se formó de manera silvestre en Colombia, para migrar pos-

teriormente en forma individual a América Central y la Amazonía: *C. annuum* se domesticó México, *C. chinense* en la Amazonia peruana y *C. frutescens* en la parte sur de América Central (De Witt y Bosland, 1996). Lo anterior debe haber conducido a la acumulación de alelos diferentes en los taxa y a la creación de las barreras de cruzabilidad existentes entre el complejo *C. annuum-chinense-frutescens* con *C. baccatum* y *C. pubescens* y entre estos dos últimos.

Los materiales domesticados han estado sometidos a selección antrópica, con un posible efecto fundador, en especial en el caso de las variedades mejoradas. Entre los domesticados, los materiales de agricultor —es decir, aquellos que se han desarrollado por períodos largos de tiempo en sistemas locales de cultivo—, tienen alta tolerancia a factores de estrés biótico y abiótico y poseen alta estabilidad en su rendimiento (Zevin, 1998). Se ha señalado que por lo general estos materiales son genéticamente diversos y están bien adaptados a las localidades y ambientes específicos en los cuales se siembran (Votava, Baral y Bosland, 2005) y que la zona de adaptación de un ecotipo es la región donde éste ha

evolucionado bajo un conjunto de condiciones locales climáticas, pedológicas y bióticas, con presión antrópica en el caso de los materiales cultivados (Pupilli *et al.*, 2000).

En la Tabla 7 se presentan las variables relacionadas con los tres primeros componentes principales por especie (PRIN), los cuales tienen el mayor aporte a la variabilidad total cuantitativa en orden descendente. Como puede apreciarse, en los taxa cultivados el componente 1 está relacionado con variables de fruto, lo cual no fue evidente en los silvestres, en los que el componente 1 estuvo asociado con variables del follaje. Lo anterior es un reflejo de la selección antrópica practicada durante el proceso de domesticación, la cual ha estado orientada a los frutos, el producto importante de los cultivos.

En este contexto, se ha indicado que las diferencias morfológicas entre los *Capsicum* cultivados y silvestres son fáciles de apreciar, presentando las formas silvestres frutos pequeños (Walsh y Hoot, 2001), mientras los cultivados exhiben variabilidad en la coloración y el tamaño de las bayas (diversos autores,

**Tabla 7.** Primeros tres componentes principales (PRIN) por especie y según variables contribuyentes en las poblaciones de *Capsicum* (CORPOICA, C.I. La Selva, 2005-2006).

Especie	PRIN 1	PRIN 2	PRIN 3
<i>C. annuum</i>	Variabilidad acumulada: 0,3295 Ancho de fruto 0,3275 Peso fruto 0,3101 Espesor pared fruto 0,3040 Peso de semilla 0,3023	Variabilidad acumulada: 0,4333 Días a floración 0,4868 Días fructificación 0,4925	Variabilidad acumulada: 0,5145 Ancho planta 0,4937 Diámetro tallo 0,4632
<i>C. baccatum</i>	Variabilidad acumulada: 0,3295 Ancho de fruto 0,3900 Espesor pared fruto 0,3651	Variabilidad acumulada: 0,3967 Longitud fruto 0,4510 Ancho hoja Cotil 0,4129	Variabilidad acumulada: 0,5037 Long pedicelo fruto 0,4369 Número lóculos 0,4281
<i>C. chinense</i>	Variabilidad acumulada: 0,1889 Peso de fruto 0,3960 Ancho fruto 0,3595 Espesor pared fruto 0,3416	Variabilidad acumulada: 0,2908 Longitud hoja 0,4392 Ancho hoja 0,4145	Variabilidad acumulada: 0,3770 Ancho hoja 0,4210 Longitud de hoja 0,4187
<i>C. frutescens</i>	Variabilidad acumulada: 0,5167 Días fructificación 0,2917 Peso semilla 0,2917	Variabilidad acumulada: 0,6728 Peso fruto 0,5065	Variabilidad acumulada: 0,7933 Ancho hoja cotiled. 0,4926
<i>C. pubescens</i>	Variabilidad acumulada: 0,2818 Peso fruto 0,3447 Ancho de fruto 0,3379 Peso 200 semillas 0,3377	Variabilidad acumulada: 0,4511 Días fructificación 0,3929	Variabilidad acumulada: 0,5618 Longitud hoja cotiled. 0,4603 Longitud fruto 0,4547
<i>C. spp.</i>	Variabilidad acumulada: 0,3802 Ancho hoja 0,3323 Longitud hoja 0,3174	Variabilidad acumulada: 0,6407 Espesor pared fruto 0,4200 Peso fruto 0,4030	Variabilidad acumulada: 0,7751 Periodo fructificac 0,5384 Grados Brix 0,4629

citados por Walsh y Hoot, 2001). Los mismos autores señalan que, cuando los primeros taxónomos compararon varias taxa de *Capsicum*, pudieron apreciar que éstos se agrupaban en dos categorías tipificadas, la una, por frutos rojos pequeños y la otra por frutos grandes, lo cual correspondía a las formas silvestres y domesticadas de los *Capsicum*. En el caso de los silvestres, el componente principal 1 giró alrededor del tamaño de la hoja: ancho y longitud, lo cual apunta a señalar la importancia del área fotosintética, en los ecosistemas silvestres, para la captación de la luz, la realización de la función fotosintética y la producción de fotoasimilados indispensables para translocación a los frutos. Éstos, son pequeños en las formas silvestres, como señalaron Walsh y Hoot (2001), pero generalmente numerosos.

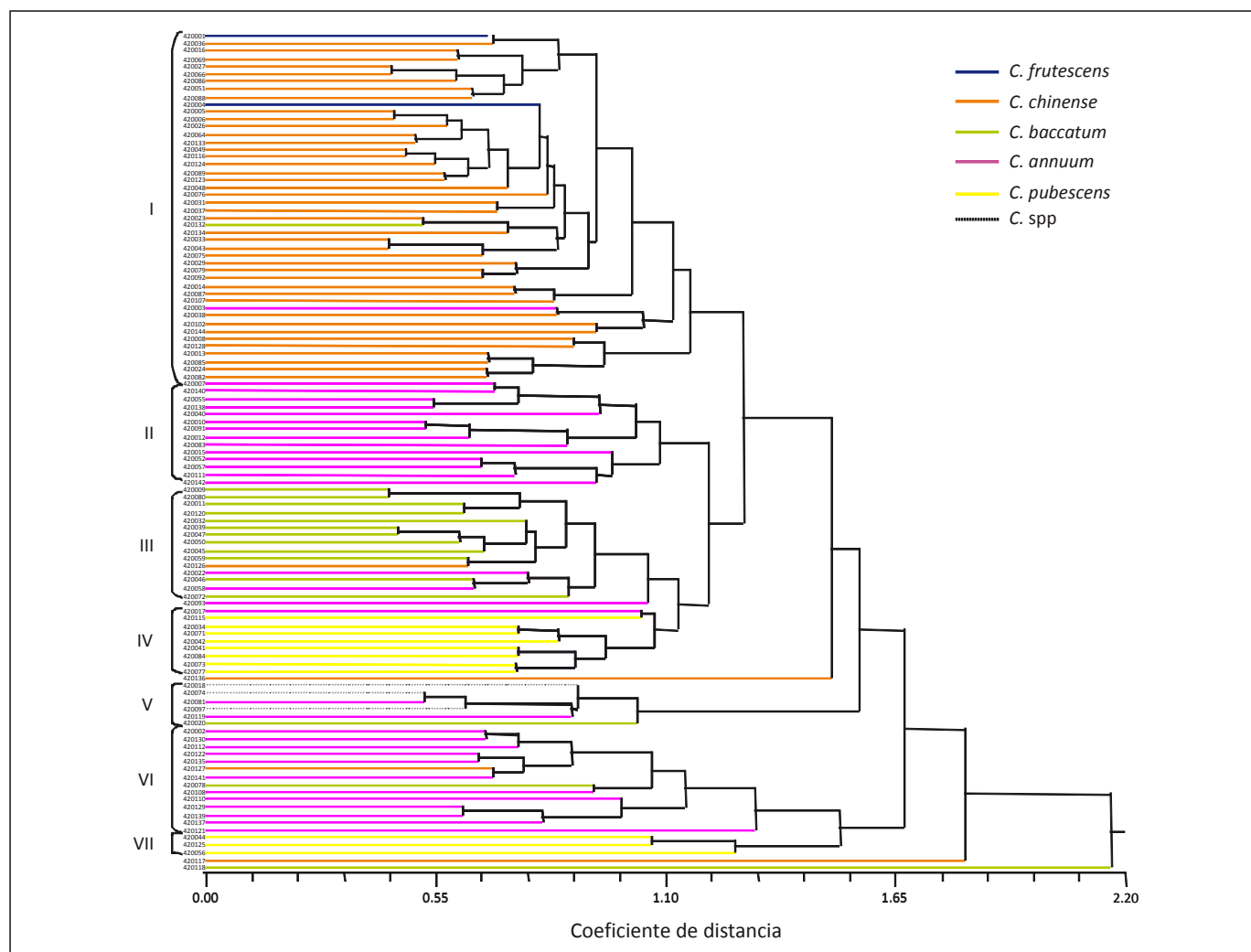
En este conjunto de accesiones se pudo apreciar que en los componentes 2 y 3 aparecieron variables de las bayas,

de las cuales son destacables el espesor de la pared del fruto, los grados Brix y el período de fructificación, los que están relacionados con el mecanismo de dispersión de la semilla, que se realiza por la vía de pájaros frugívoros, en cuya atracción influyen los grados brix y el espesor de la pared del fruto. Igualmente, la duración del período de fructificación es fundamental para asegurar el valor reproductivo de las plantas en los ecosistemas naturales, variable que corresponde al número de semillas total producido por cada individuo. El valor reproductivo está en relación directa con las probabilidades de un mayor número de descendientes en la siguiente generación. Según Walsh y Hoot (2001), las formas silvestres de *Capsicum*, exhiben frutos de tamaño pequeño, en forma de cereza, con colores y tamaños atractivos para los pájaros.

En las accesiones de *C. frutescens* evaluadas, las variables de fruto, en el pri-

mer componente principal, no estuvieron asociadas con el tamaño del fruto, como ocurrió en los otros *Capsicum* domesticados. Al respecto, se ha indicado que el taxón presenta frutos pequeños que caen fácilmente de la planta, con poca variabilidad en cuanto a la forma, lo cual ha sido atribuido al hecho de que éste es más cercano a las formas silvestres, con poca o ninguna selección por tamaño y forma de las bayas (De Witt y Bosland, 1996).

En la Figura 2 se presenta el fenograma cuantitativo obtenido al aplicar el algoritmo UPGMA, mediante la aplicación del coeficiente euclidiano de las distancias promedio, con base en datos estandarizados. Los atributos cuantitativos son de naturaleza compleja y están asociados con características morfológicas y con caracteres agronómicos importantes (Van Hintum, 1995), relacionados muchos de ellos con el rendimiento. Por ello, los agrupamientos cuantitativos obtenidos en



**Figura 2.** Fenograma cuantitativo de diferentes poblaciones de especies de *Capsicum* obtenido con el Coeficiente Euclidiano de las Distancias Promedio (algoritmo UPGMA). (CORPOICA, C.I. La Selva, 2005-2006).

los fenogramas reflejan conjuntos de materiales con adaptaciones similares (Medina y Lobo, 2001; Rosso, Medina y Lobo, 2002).

En el fenograma se puede apreciar que la especie *C. pubescens* forma dos conglomerados (IV y VII) sin intercalamiento de accesiones de otros taxa. Al respecto, como se indicó, esta especie se considera única entre los *Capsicum* domesticados desde la óptica de su adaptación, por encontrarse en la parte altoandina y presentar tolerancia a bajas temperaturas (Esbaugh, 1993; Bosland, 1996) en un intervalo relativamente reducido de éstas (De Witt y Bosland, 1996).

El taxón *C. baccatum* conformó el grupo III en el dendrograma cuantitativo, con inclusión de tres accesiones en otros conglomerados, en los cuales formaron tres núcleos (agrupación de dos materiales), dos con demes de *C. annuum* y el otro con una población de *C. chinense*. Se resalta que un material de la especie *C. baccatum* fue el más distante de todas las accesiones evaluadas en el estudio. El agrupamiento de unos pocos materiales con algunos demes de *C. annuum* y *C. chinense* puede estar en línea con un traslape en las condiciones en las cuales se encuentran las poblaciones de las tres especies. Al respecto *C. baccatum* está ampliamente distribuida en Suramérica, en zonas adyacentes a los Andes, desde tierras bajas a elevaciones medias (Eshbaugh, 1993), lo cual concuerda con algunos ambientes en los cuales se encuentran *C. annuum* y *C. chinense*.

En el árbol jerárquico de distancias, las accesiones de *C. chinense* (conglomerado I) agruparon a diferentes distancias, con intercalamiento de las dos poblaciones estudiadas de *C. frutescens*, uno de *C. baccatum* y uno de *C. annuum*. En la misma especie dos demes presentaron amplia distancia con los conjuntos conformados.

Por su parte, *C. annuum* formó una serie de conglomerados (II, V, VI) con las otras especies estudiadas, los cuales estuvieron dispersos en el fenograma. En esta entidad biológica se pudo apreciar agrupamiento de dos demes del taxón con los materiales silvestres, lo cual apoya lo señalado en el fenograma cualitativo sobre la relación estrecha de los silvestres con *C. annuum*.

Los agrupamientos e intercalamientos de las especies de *Capsicum*, como se señaló, corresponden a aspectos de adaptación (Medina y Lobo, 2001; Rosso, Medina y Lobo, 2002) derivados de los ambientes de dispersión de los materiales y de la zona en la cual se encuentran actualmente, con presencia de especies domesticadas y silvestres en diferentes altitudes sobre el nivel del mar, las cuales van desde la zona altoandina —donde se encuentra *C. pubescens*—, hasta los trópicos bajos en los cuales son comunes las poblaciones de *C. frutescens* y *C. chinense* (Pickersgill, 1997), con transposición de ambientes con *C. annuum*, taxón que exhibe la mayor distribución mundial. Por lo anterior, en el fenograma cualitativo esta entidad biológica está ampliamente dispersa. A su vez, en zonas de elevación media coinciden *C. baccatum* y *C. annuum*, mientras que en regiones secas ocurre el taxón *C. baccatum* (Walsh y Hoot, 2001). El entrecruzamiento de hábitats en *Capsicum* es amplio, sobre lo cual Walsh y Hoot (2001), indicaron que de las 20 a 27 especies reconocidas en el género, las cuales parecen ser nativas de Centro y Suramérica, 17 tienen intervalos de adaptación que se entrecruzan en Bolivia. Al respecto, Walsh y Hoot (2001) indicaron que debido a que la distribución dentro del complejo *Capsicum* presenta transposiciones y es manipulada por el hombre, es difícil correlacionarla con los árboles moleculares filogenéticos.

En el estudio actual no se pudo establecer una relación evidente entre los ambientes de colecta y la variabilidad de las poblaciones, tomando como referente los datos de pasaporte disponibles de los sitios de colecta de los demes, los cuales, en una proporción significativa de casos, faltaban o estaban incompletos. Esta situación es común en las colecciones conformadas a lo largo del tiempo y conservadas en diferentes partes del mundo. Sobre lo anterior Votava, Nabhan y Bosland (2002) indicaron que, desafortunadamente, el germoplasma ha sido colectado y depositado en los repositorios con poca información de los antecedentes relacionados con las poblaciones individuales. Por ello, el proceso de conocimiento de la diversidad genética es de capital importancia para la conservación y la utilización de ésta, aspecto que fue puntualizado por Votava, Nabhan y Bosland (2002) y Toquica y colaboradores (2003) y podría,

de alguna forma, permitir una inferencia de la zona de origen de las accesiones en conservación.

Tomando en consideración los resultados cualitativos y cuantitativos, la metapoblación estudiada exhibe amplia variabilidad, lo cual señala un amplio potencial de utilización con especies que tienen adaptación a diversos hábitats. Al respecto, Pickersgill (1997) señala que la diversidad disponible dentro de los taxa domesticados ha sido muy poco explotada y que la utilización de esta variabilidad es relativamente fácil en comparación con los problemas de transferencia interespecífica de genes. Lo anterior se magnifica en los países del Trópico, como Colombia, ya que se ha indicado que aún cuando los domesticados tienen origen tropical, la mayoría del mejoramiento de *Capsicum* se ha realizado en los países de la zona templada, con énfasis en *C. annuum*. Al respecto, Votava, Nabhan y Bosland (2002) indicaron que el futuro del mejoramiento depende de la disponibilidad y uso estratégico de la diversidad genética y que la variación genética de los silvestres con relación a los domesticados ofrece complejos nuevos de genes para el mejoramiento estratégico de tolerancia ante condiciones adversas bióticas y abióticas. En este contexto, los avances de la biotecnología han suministrado medios adicionales para el fitomejoramiento a través de la identificación precisa y la incorporación rápida de atributos cuantitativos derivados del genoma de silvestres relacionados (Tanksley y Mc Couch, 1997). Lo anterior plantea la necesidad de una mayor representatividad de este tipo de poblaciones en la colección de *Capsicum* a la cual pertenece el grupo de demes incluidos en este estudio.

El mejoramiento de *Capsicum* en Colombia puede orientarse, en un principio, a la selección de materiales promisorios de la colección mediante hibridación intraespecífica, sobre lo cual se ha indicado que en el pimentón híbrido es posible encontrar valores de heterosis promedios del 30% (diversos autores, citados por Baoxi *et al.*, 2000). Lo anterior se favorecería por la amplia variabilidad cualitativa y cuantitativa encontrada en el estudio actual, así como en otro que se realizó previamente con materiales de la colección de este grupo de especies (Correa, 1997). Al respecto, en el país el único programa de mejoramiento



relacionado con *Capsicum* es el de la Universidad Nacional, Seccional Palmira, el cual se ha enfocado en desarrollar cultivares de pimentón *C. annuum*.

Para la selección de los progenitores según productividad puede emplearse el fenograma cuantitativo obtenido en el presente estudio, sobre lo cual, Geleta, Labushagne y Viljoen (2004) indicaron que las distancias morfológicas y las basadas en marcadores AFLP fueron eficientes para la asignación de genotipos de pimentón a grupos heteróticos. Igualmente, los mismos autores encontraron correlaciones entre las distancias morfológicas y la heterosis promedio para días a floración y madurez, por lo cual los autores sugirieron que la precocidad puede ser predicha a partir de las distancias morfológicas entre los parentales. También hay que considerar la distancia máxima morfológica hasta la cual se puede obtener vigor híbrido, ya que entre poblaciones diversas puede existir pérdida de vigor por el fenómeno conocido como 'disgenesia híbrida' (Spillane y Gepts, 2001). Igualmente, para la selección de individuos que reúnen combinaciones de atributos cualitativos deseadas o que pueden ser empleados como parentales para combinar características de esta índole, es conveniente construir un catálogo que incluya, para cada población, los valores modales por atributo, aspecto que ha sido señalado en forma previa por Medina y Lobo (2001) y Rosso, Medina y Lobo (2002).

#### CONCLUSIONES

En las poblaciones de la colección colombiana de *Capsicum* a cargo de CORPOICA se encontró amplia variabilidad cualitativa, tanto a nivel de la metapoblación como en cada una de las especies incluidas; se hallaron 95,7% de los atributos polimórficos y 82,9% de los atributos totales descritos hasta el presente para este grupo de taxa, mientras que no se reconocieron materiales completamente similares.

La mayor variabilidad en cuanto a número de características cualitativas y morfoalelos se obtuvo con las especies *C. annuum* y *C. chinense*, que son los taxa de mayor dispersión mundial y la menor variabilidad se observó en *C. frutescens* y los demes silvestres,

por el bajo número de poblaciones incluidas.

En la metapoblación se encontraron materiales con morfoalelos cualitativos únicos, lo cual indica la necesidad de priorizar su conservación, ya que éstos pueden, además, constituirse en marcadores genéticos de segmentos contiguos con desequilibrio de ligamiento.

El valor de la variabilidad cualitativa (95,7%), considerado en forma conjunta con el valor máximo de disimilitud (52%), señala que a nivel de accesiones individuales hay un nuevo ordenamiento u arreglo de los atributos cualitativos, lo que permite seleccionar materiales con las combinaciones deseadas de esos atributos.

Las especies *C. baccatum* y *C. pubescens* formaron conglomerados únicos, lo cual refleja la significativa separación taxonómica de estas dos entidades biológicas con relación a los otros taxa domesticados del complejo *C. annuum-chinense-frutescens*, entre los cuales se presentó intercalamiento en los conglomerados de los fenogramas. Aparentemente, los silvestres estudiados están relacionados con *C. annuum* dado su agrupamiento por atributos cualitativos, lo cual también se presentó a nivel de las variables cuantitativas.

En la metapoblación se encontró amplia variabilidad cuantitativa y dispersión en los valores de las 22 características registradas, con una contribución mayor a la variabilidad por parte de los materiales cultivados, en contraste con los silvestres, en los que dicho polimorfismo se relacionó más con atributos del follaje.

Se apreciaron agrupamientos de cada uno de los diferentes taxa en el fenograma cuantitativo con intercalamientos interespecíficos, lo cual indica transposición de los hábitat en los cuales dichos materiales se encuentran.

En los dendrogramas cuantitativo y cualitativo, las especies silvestres estuvieron ubicadas cerca de demes de *C. annuum*, lo cual señala afinidades entre este taxón cultivado y las poblaciones silvestres evaluadas.

Finalmente, se constató una amplia variabilidad morfológica cualitativa y

cuantitativa que indica un potencial grande en la utilización de las poblaciones estudiadas para apoyar programas de mejoramiento del género *Capsicum*.

#### BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Andrews, J. 1995. Peppers: The domesticated *Capsicums*. New Edition. University of Texas Press, Austin, Texas, USA. 186p.
- Aluru, M.R.; M. Mazourek, L.G., Landry, J. Curry, M. Jahn y M.A. O'Connell. 2003. Differential expression of fatty acid synthase genes, *Acl*, *Fat* and *Kas*, in *Capsicum* fruit. *J. Exp. Bot.* 54: 1655-1664.
- Baoxi, Z., H. Sanwen, Y. Guimei y G. Jizhen. 2000. Two RAPD markers linked to a major fertility restorer gene in pepper. *Euphytica* 113: 155-161.
- Basu, K.S. y A. Krishna. 2003. *Capsicum*. Medicinal and aromatic plants – Industrial profiles. London: Taylor & Francis.
- Blum, E., L. Kede, M. Mazourek, E.Y. Yoo, M. Jahn e I. Paran. 2002. Molecular mapping of the C locus for presence of pungency in *Capsicum*. *Genome* 45: 702-705.
- Bosland, P.W. 1993. Breeding for quality in *Capsicum*. *Capsicum and Eggplant Newsletter* 12: 25-31.
- Bosland, P.W. 1994. Chiles. History, cultivation and uses. En: *Spices, herbs, and edible fungi*. Charambous, G. (edit.). Elsevier Publication, New York, pp. 347-366.
- Bosland, P.W. 1996. Capsicums: Innovative uses of an ancient crop. En: *Progress in new crops*. Janick, J. (edit.). ASHS Press, Arlington, VA, USA. pp. 479-487.
- Bosland, P.W. y M.M. González. 2000. The rediscovery of *Capsicum lanceolatum* (Solanaceae), and the importance of nature reserves in preserving cryptic biodiversity. *Biodiversity Conserv.* 9:1391-1397.
- Cain, A.J. y G.A. Harrison. 1958. An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. *Proceedings of the Zoological Society* 131: 85-98.
- Correa, R.D. 1997. Evaluación y caracterización fenotípica de una colección de ajíes y pimentones. Trabajo de investigación para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 100 p.
- Crisci, J.V. y M.F. López. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la OEA, Programa de Desarrollo Científico y Tecnológico, Wahington, D.C., USA. 133 p.
- Debouck, D. y D. Libreros. 1996. Salsa picante o una breve historia del ají (*Capsicum*) en Colombia. En: *Memorias V Seminario sobre Recursos Vegetales Promisorios*. Vol. 1. Universidad Nacional de Colombia, Palmira. pp. 1-18.

- De Witt, D. y P.W. Bosland, P.W. 1993. The pepper garden. Ten Speed Press, Berkeley, California. 280 p.
- De Witt, D. y P.W. Bosland, P.W. Peppers of the world. Ten Species Press, Berkeley, California, USA. 219 p.
- Esbaugh, W.H. 1993. Peppers: history and exploitation of a *Serendipitous* new crop discovery. En: New Crops. Janick, J. y J.E. Simon (eds). Wiley, New York, USA. p. 132-139.
- FAO. 1996. Plan de Acción Mundial para la conservación y la utilización sostenible de los recursos fitogenéticos para la alimentación y la agricultura. FAO, Roma, Italia. 64 p.
- Hayward, M.D. y N.R.Sackville-Hamilton. 1997. Genetic diversity population: structure and conservation. En: Biotechnology and Plant Genetic Resources (Callow, J.A.; B.V. Fort-Lloyd, H.J. Newbury (eds). CAB International, Wallingorm, U.K., p. 49-76.
- Heiser, C.B. 1995. Peppers: *Capsicum* (Solanaceae) En: Smartt J. y N.W. Simmonds (eds). Evolution of crop plants. Longman, Essex, pp. 449-451
- Hunziker, A.T. 1979. South American Solanaceae: A synoptic survey. En: Hawker, J.G., R.N. Lester, A.D. Skelding (eds). The biology and taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, London, Linnean Society Symposium 7: 49-85.
- IPGRI; AVRDC; CATIE. 1995. Descriptores para *Capsicum* (*Capsicum* spp.). Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Roma, Italia; Centro Asiático para el Desarrollo y la Investigación relativos a los Vegetales, Taipei, Taiwán; Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. 51 p.
- Geleta, L.F.; M.T. Labushagne y C.D. Viljoen. 2004. Relationship between heterosis and genetic distance based on morphological traits and AFLP markers in pepper. Plant Breeding 123: 467-473.
- Kobata, K., T. Todo, S. Yazawa, K. Iwai, T. Watanabe. 1998. Novel capsaicinoid-like substances, capsiate and dihydrocapsiate from the fruits of a nonpungent cultivar CH-19 sweet of pepper (*Capsicum annuum* L.). J. Agric. Food. Chem. 46: 1695-1697.
- Lang, Y., S. Yanagawa, T. Sasanuma, T. Sasaki. 2005. Orange fruit color in *Capsicum* due to deletion of capsanthin-capsorubin synthesis genes. Breeding Science 54: 33-39.
- Lanteri, S., A. Acquadro, L. Quagliotti y E. Portis. 2003. RAPD and AFLP assessment of variation in a landrace of pepper (*Capsicum annuum* L.) grown in North-West Italy. Gen. Res. Crop Evol. 50: 723-735.
- Loaiza-Figueroa, F.K., F.K. Ritland, L. Cancino y S.D. Tanksley. 1989. Patterns of genetic variation of the genus *Capsicum* (Solanaceae) in Mexico. **Plant Syst. Evol.** 165: 159-188.
- Ligarreto, G., N. Espinosa y M.A. Méndez. 2004. Recursos genéticos. En: Recursos genéticos y cultivo del pimentón. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. pp. 21-38.
- Lippert, L.F., P.G. Smith y B.O. Bergh. 1966. Cytogenetics of the vegetable crops: garden pepper, *Capsicum* sp. Bot. Rev. 32: 25-55.
- Long, C., H. Li, Z. Ouyang, X. Yang, Q. Li y B. Trangmar. 2003. Strategies for agrobiodiversity conservation and promotion: case from Yunnan, China. Biodiversity Conserv. 12: 1145-1156.
- Marín, A., F. Ferreres, F. Tomas-Barberan y M. Gil. 2004. Characterization of antioxidant constituents of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). J. Agric. Food Chem. 52: 3861-3869.
- McLeod, M.J., W.H. Eshbaugh y S.I. Guttman. 1979. A preliminary biochemical systematic study of the genus *Capsicum*—Solanaceae. En: The biology and taxonomy of the Solanaceae. (Hawkes, J.G.; R.N. Lester y A.D. Skelding (eds.). Academic Press, London. pp. 701-713.
- Medina, C.I. y M. Lobo. 2001. Variabilidad morfológica en el tomate pajarito (*Lycopersicon esculentum* var *cerasiforme*), precursor del tomate cultivado. Revista Corpoica 3(2): 39-50.
- Moscone, E.A., M. Lambrou, A.T. Hunziker y F. Ehrendorfer. 1993. Giemsa C-banded karyotypes in *Capsicum* (Solanaceae). Plant. Syst. Evol. 186: 213-229.
- Moscone, E.A., M. Baranyi, I. Evert, J. Greilhuber, F. Ehrendorfer y A. Hunziker. 2003. Analysis of nuclear DNA content in *Capsicum* (Solanaceae) by flow cytometry and feulgen densitometry. Ann. Bot. 92: 21-29.
- Paran, I., E. Aftergoot y C. Shiffriss. 1998. Variation in *Capsicum annuum* revealed by RAPD y AFLP markers. Euphytica 99: 167-173.
- Pardey, C., M. García y F.A. Vallejo. 2006. Caracterización morfológica de cien introducciones de *Capsicum* del Banco de Germoplasma de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. Acta Agronómica 55(3): 1-8.
- Pérez-Galvez, A.; D. Hornero-Méndez y M.I. Mínguez-Mosquera. 2004. changes in the carotenoid metabolism in *Capsicum* fruits during application of modeled slow drying process for paprika production. J. Agric. Food Chem. 52: 518-522.
- Pickersgill, B. 1966 The variability and relationships of *Capsicum chinense* Jacq. Ph.D. diss. Indiana University, Bloomington.
- Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). Evolution 25: 683-691.
- Pickersgill, B. 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L. En: Tsuchiya, T. y P.K. Gupta (eds.). Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution. Part B. Elsevier, Amsterdam, pp. 139-160.
- Pickersgill, B. 1997. Genetic resources and breeding of *Capsicum* spp. Euphytica 96: 129-133.
- Pozo-Campodonico, O. 1983. Estimates of natural cross-pollination in Serrano pepper (*Capsicum annuum* L.). *Capsicum* Newsletter 2: 113-115.
- Pupilli, F.; P. Labombarda; C. Scotti y S. Arcioni. 2000. RFLP analysis allows for identification of alfalfa ecotypes. Plant Breeding 119: 271-276.
- Quagliotti, L. 1979. Floral biology of *Capsicum* and *Solanum melongena*. En: Biology and Taxonomy of the Solanaceae. (Hawkes, J.G.; R.N. Lester y A.D. Skelding (eds.). Academic Press, London, pp. 319-419.
- Rohlf, F.J. 1998. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. User guide. Exeter software. Department of Ecology an Evolution. State University of New York, Stony Brook, NY, USA. 31 p.
- Rosso, C.A.; C.I. Medina y M. Lobo. 2002. Morphologic characterization and agronomic evaluation of a Colombian collection of arracacha (*Arracacia xanthorrhiza* Bancroft). Plant Gen. Res. Newsl. 132: 22-29.
- Russo, V.M. y C.L. Biles. 2004. Fertilizer rate and  $\beta$ -galactosidase and prooxidase activity in different stages and years of harvest. Plant Foods for Human Nutrition 58: 231-239.
- Smith, P.G. y C.B. Heiser. 1957. Taxonomy of *Capsicum sinense* Jacq. and the geographic distribution of the cultivated *Capsicum* species. Bulletin Torrey Botanical Club 84: 413-420.
- Sokal, R.R. y C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. University of Kansas Science Bulletin 38: 1409-1438.
- Spillane, C. y P. Gepts. 2001. Evolutionary and genetic perspectives of the dynamics of crop gene pools. En: Broadening the genetic base of crop production (Cooper, H.D., C. Spillane y T. Hodgkin (eds.). CABI Publishing, pp. 25-70.
- Steward, C.; B. Kang, K. Liu, M. Mazourex, S. Moore, E.Y. Yoo, B. Kim y M.M. Jahn. 2005. The *Pun1* gene for pungency in pepper encodes a putative acyltransferase. The Plant Journal 42: 675-688.
- Tanksley, S.D. 1984. High rates of cross-pollination in chile pepper. HortScience 19: 580-582.
- Tanksley, S.D y S.R. McCouch. 1997. Seed banks and molecular maps; unlocking genetic potential from the wild. Science 277: 1063-1066.

- Tewksbury, J.J.; G.P. Nabhan; D. Norman; H. Suzan; J. Tuxill y J. Donovan. 1998. *In situ* conservation of wild chiles and their biotic associates. *Cons. Biol.* 13: 98-107.
- Tong, N. y P.W. Bosland. 1999. *Capsicum tovarii*, a new member of the *Capsicum baccatum* complex. *Euphytica* 109: 71-77.
- Toquica, S.P.; F. Rodríguez; E. Martínez; M.C. Duque; J. Tohme. 2003. Molecular characterization by AFLPs of *Capsicum* germplasm from the Amazon department in Colombia. *Gen. Res. Crop Evol.* 50: 639-647.
- Van Hintum, Th.J.L. 1995. Hierarchical approaches to the analysis of genetic diversity in crop plants. En: Core collections of plant genetic resources (Hodkin, T.; A.D.H. Brown y Th.J.L. van Hintum (edits). Wiley Sayce Publication, United Kingdom. pp. 23-34.
- Votaba, E.J.; G.P. Nabhan y P.W. Bosland. 2002. Genetic diversity and similarity revealed via molecular analysis among and within an *in situ* population and *ex situ* accessions of chiltepin (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*). *Cons. Gene.* 3: 123-129.
- Votaba, E.J.; J.B. Baral y P.W. Bosland. 2005. Genetic diversity of chile (*Capsicum annuum* var. *annuum* L.) landraces from Northern New Mexico, Colorado and Mexico. *Econ. Bot.* 59(1):8-17.
- Walsh, B.M. y S.B. Hoot. 2001. Phylogenetic relationships of *Capsicum* (Solanaceae), using DNA sequences from two noncoding regions: the chloroplast *atpB-rbcL* spacer region and nuclear *waxy* introns. *International Journal of Plant Sciences* 162(6): 1409-1418.
- Yamamoto, S. y E. Nawata. 2005. *Capsicum frutescens* L. in Southeast and East Asia, and its dispersal routes to Japan. *Econ. Bot.* 59(1): 18-28.
- Zewdie, Y. y A.C. Zeven. 1990. Variation in Yugoslavian hot pepper (*Capsicum annuum* L.) accessions. *Euphytica* 97: 81-89.
- Zewdie, Y. y P.W. Bosland. 2000. Evaluation of genotype, environment and genotype-by-environment interaction for capsaicinoids in *Capsicum annuum* L. *Euphytica* 111: 185-190.