



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS

Licenciatura en Biología

Efecto de la disponibilidad de luz en la plasticidad fenotípica de plantas silvestres y domesticadas de Chile (*Capsicum annuum*)

Proyecto de Tesis de

**Emil Omar Téllez Villagómez**

como requisito parcial para obtener el  
Título Profesional de Biólogo

Director de Tesis. Dr. Rafael Bello Bedoy

Directora de Tesis: M. C. María Virginia Solís Montero

Ensenada, Baja California. México a Marzo del 2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
CAMPUS ENSENADA.



**“Efecto de la disponibilidad de luz en la plasticidad fenotípica de plantas silvestres y domesticadas de Chile (*Capsicum annuum*)”**

TESIS

PARA CUBRIR LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**Biólogo**

PRESENTA

**Emil Omar Téllez Villagómez**  
**357663**

A quien el Comité de Tesis autoriza el trabajo terminal y de acuerdo con el Art. 19 del R.G.E.P.E.P, emite los siguientes votos aprobatorios mediante rubrica:

Dr. Rafael Bello Bedoy

**DIRECTOR**

M.C. María Virginia Solís  
Montero  
**CODIRECTOR**

Dr. Julio Lorda Solórzano

**SINODAL**

Dra. María Clara Arteaga  
Uribe  
**SINODAL**

**“Por la Realización Plena del Ser”**

Resumen de la tesis de Emil Omar Téllez Villagómez como requisito parcial para la obtención de la Licenciatura en Biología.

Ensenada, Baja California, México. Marzo de 2023.

**Efecto de la disponibilidad de luz en la plasticidad fenotípica de plantas silvestres y domesticadas de chile (*Capsicum annuum*)**

La plasticidad fenotípica es un carácter que algunas especies poseen para modificar su fenotipo con el objetivo de sobrevivir a un medio heterogéneo. En las plantas, la luz es un elemento crucial que lleva a la realización de diversas estrategias para optimizar su uso, como cambios vegetativos, fisiológicos y reproductivos. La plasticidad fenotípica al ser un carácter con base genética, la domesticación juega un papel importante ya que esta limita el flujo de genes a través de las generaciones. El chile (*Capsicum annuum*) es una planta cuyo fruto se ha domesticado desde la época prehispánica. En este estudio se observaron cambios fenotípicos, fisiológicos y reproductivos de chile cuando crecieron en tres ambientes con diferente cantidad de luz: luz total (C), 35% menos luz (S) y 70% de restricción de luz (SS) con el objetivo de mostrar si este proceso alteró la plasticidad fenotípica de esta especie. Los resultados mostraron que, en términos de plasticidad, tanto las poblaciones silvestres como las variedades domesticadas no presentan mucha diferencia. Tanto la concentración de clorofila y el crecimiento de las hojas sí mostraron cambios significativos en los genotipos  $\times$  tratamiento. La tasa de crecimiento no fue significativamente diferente. El total de frutos producidos fue diferente entre los tratamientos del experimento, pero la interacción con el genotipo no muestra diferencias. Pareciera que la domesticación de las plantas de chile no ha afectado significativamente a la plasticidad fenotípica, eso se podría explicar porque la selección artificial de esta especie es dirigida a su fruto, ya que es el rasgo de interés para los humanos, haciendo que la plasticidad fenotípica no difiera tanto a través de la domesticación.

Palabras clave: *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*; domesticación; normas de reacción; estrés lumínico; clorofila.

Summary of Emil Omar Téllez Villagómez's thesis as a partial requirement for obtaining a bachelor's degree in Biology.

Ensenada, Baja California, Mexico. March 2023.

**Effect of light availability on the phenotypic plasticity of wild and domesticated chili pepper plants (*Capsicum annuum*)**

Phenotypic plasticity is a trait that some species possess to modify their phenotype in order to survive in a heterogeneous environment. In plants, light is a crucial element that leads to the realization of various strategies to optimize its use, such as vegetative, physiological, and reproductive changes. Phenotypic plasticity, being a genetically based trait, plays an important role in domestication as it limits the flow of genes across generations. Chili pepper (*Capsicum annuum*) is a plant whose fruit has been domesticated since pre-hispanic times. This study observed phenotypic, physiological, and reproductive changes in chili pepper when grown in three environments with different amounts of light: full light (C), 35% less light (S), and 70% light restriction (SS) with the aim of showing whether this process altered the phenotypic plasticity of this species. The results showed that, in terms of plasticity, both wild populations and domesticated varieties do not show much difference. Both chlorophyll concentration and leaf growth showed significant changes in genotype  $\times$  treatment. Growth rate was not significantly different. The total number of fruits produced was different between the experimental treatments, but the interaction with genotype did not show differences. It seems that domestication of chili pepper plants has not significantly affected phenotypic plasticity. This could be explained because artificial selection of this species is directed towards its fruit.

Keywords: *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*; domestication; reaction norms; light stress; chlorophyll.

A mi mamá y papá,

por sus palabras, amor y apoyo para seguir siendo curioso.

## Agradecimientos

A esta institución de la que tengo el orgullo de mencionar como mi *Alma mater* quien me formó como profesional y fue el centro de esta etapa de mi vida.

Al Centro Regional de Servicios Integrales para la Agricultura Protegida (CRESIAP) por donar las semillas utilizadas en este estudio.

Al Dr. Rafael Bello, quien me tuvo la confianza y abrió las puertas de su laboratorio hace más de 3 tres años llenos de aprendizajes.

A la M.C Virginia Solís, Vicky, además de una tutora fue una gran compañera y amiga durante este proyecto.

A mis compañeros en el laboratorio Betsa, Harán Peiro, Carlos Serrano, Alex, Juan, Poulette y una mención muy especial a Elisa Luna, la reina polilla con quien compartí buenos momentos.

A todas las personas que me enseñaron con pasión y profesionalidad las virtudes, formas, procesos, nombres y sobre todo seguir motivando la curiosidad hacia este maravilloso fenómeno al que llamamos vida. Gracias a la Dra. Alejandra Ramos, Dr. Gonzalo del León, Dr. Alejandro Sánchez, Dr. Ángel Rendón, Dr. José Delgadillo y Dr. Gorgonio Ruiz.

A mis amigas y amigos que me apoyaron y me dieron los ánimos para seguir trabajando con mi pasión. Fanny, a quien siempre le compartiría mi otro mollete. Marcela quien fue la mejor compañía en esas tardes largas en el invernadero. A las marmotas Andrea, Heryen, Naths, Ilseli, Carlitos, Clau, Jorge, Glow, Sam, Ale, Belén, Javi, Julián. A Daniela, quien me muestra que siempre hay otra perspectiva. Sin olvidar a los amigos que me apoyaron desde otra ciudad, gracias, Celia, Chema, Varela, Sahian, Betsy y Malkah.

A mi familia, o como me gusta llamarles, mi tribu. Mi mamá, quien con un abrazo me quitaba toda la carga de encima. Mi papá, el sujeto que me hizo enamorarme de la ciencia. Mis hermanos mayores Marco, Marcela y Melisa quienes me apoyan y sobre todo me enseñan. Mis mascotas y el jardín de mi casa, ese privilegiado laboratorio natural que me hace no dudar de lo que hago.

Agradezco a la vida. Este extraño proceso del que somos parte y se expresa en una impresionante cantidad de formas, colores, tamaños, en niveles de complejidad que ni siquiera nos podemos imaginar. Este extraordinario conjunto de características que forma colonias de bacterias que viven en ambientes extremos, hongos con hectáreas de tamaños, plantas de las formas más diversidad, animales magníficos con sus propias sociedades. Gracias vida.

Y sin temor a la prepotencia, me agradezco a mí. Por no rendirme, por seguir trabajando en esto. Por seguir con esta curiosidad. Para enorgullecer a ese pequeño niño que quería ser científico de grande.

# ÍNDICE

## A) Contenidos

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
Aspectos evolutivos de la plasticidad fenotípica	2
Influencia de la domesticación en la plasticidad fenotípica	3
Hipótesis	8
Objetivos	8
Objetivo general	8
Objetivo específico	8
<b>2. METODOLOGÍAS</b>	<b>9</b>
Material Vegetal	9
Diseño experimental	9
Mediciones	12
Análisis estadístico.	13
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>14</b>
<b>4. DISCUSIÓN</b>	<b>25</b>
<b>5. CONCLUSIÓN</b>	<b>29</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>30</b>
<b>7. ANEXO</b>	<b>36</b>

## B) Figuras

- Figura 1.** Cambio hipotético del fenotipo que presentarán los genotipos silvestres y genotipos domesticados en un ambiente contrastante 4
- Figura 2 .** Representación del efecto de la domesticación en la diversidad genética de las especies, a través de cuellos de botella. 5
- Figura 3.** Foto de los tratamientos de diferente nivel de luz a los que las plantas de chile *C. annuum* fueron sometidas. 11
- Figura 4.** Flujo de fotones ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que reciben las plantas en cada tratamiento durante los días 12
- Figura 5.** Promedio del área foliar de las variedades domesticadas y poblaciones silvestres de *C. annuum* a los 79 días creciendo en diferentes ambientes de luz. 16
- Figura 6.** Promedio del área foliar del grupo de variedades domesticadas y del grupo de poblaciones silvestres de *C. annuum* a los 79 días creciendo en diferentes ambientes de luz. 17
- Figura 7.** Cambio en el índice de contenido de clorofila de las variedades domesticadas y poblaciones silvestres de *C. annuum* durante 10 días creciendo en diferentes ambientes de luz. 19
- Figura 8.** Índice de contenido de clorofila (ICC) de las variedades domesticadas y poblaciones silvestres de *C. annuum* a los 40 días creciendo en diferentes ambientes de luz. 20
- Figura 9.** Índice de contenido de clorofila promedio del grupo de variedades domesticadas y del grupo de poblaciones silvestres de *C. annuum* a los 40 días creciendo en diferentes ambientes de luz. 21
- Figura 10.** Plantas de chile a los 72 días de tratamiento. 22

**Figura 11.** Cantidad de frutos producidos por las variedades domesticadas y poblaciones silvestres de *C. annuum* a los 72 días creciendo en diferentes ambientes de luz.

### **C) Tablas**

**Tabla I.** Resultado de análisis de varianza de dos vías para cada característica de *Capsicum annuum*. 14

**Tabla II.** Resultado de análisis de varianza de medidas repetidas para el cambio en la concentración de clorofila de *Capsicum annuum*. 18

### **D) Anexos** 36

**Anexo I.** Medias  $\pm$  error estándar de variación para las características medidas por variedades de *Capsicum annuum*. 36

**Anexo II.** Medias  $\pm$  error estándar para las características medidas por genotipo silvestre-domesticado de *Capsicum annuum*. 37

## 1. INTRODUCCIÓN

Las plantas en ambientes naturales y cultivados dependen de factores del medio abiótico para su supervivencia, tales como la luz solar para la producción de moléculas energéticas y conversión de productos derivados de la fotosíntesis en componentes de su metabolismo (Taiz y Zeiger, 2006). Sin embargo, la cantidad de luz que reciben las plantas varía temporal y espacialmente, afectando el desempeño en la historia de vida de estas. La variación puede modificar aspectos como el crecimiento, el metabolismo y la adecuación biológica (i.e. *fitness*) del organismo (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

La respuesta de las plantas al estrés por limitación de luz se puede caracterizar de acuerdo con la rapidez con que responden (Taiz y Zeiger, 2006). Una respuesta rápida a nivel estructural, por ejemplo, es el cambio en la orientación de las hojas para recibir luz o evitarla, mientras que una respuesta celular puede ser el reordenamiento de los cloroplastos (Rubam, 2009). A mediano plazo, se han observado modificaciones en la concentración de pigmentos fotosintéticos, como la clorofila o los carotenoides, pigmentos responsables de la captura de la luz (Melis, 2019). Estas respuestas pueden variar; por ejemplo, en pinos las condiciones de sombra provocan un incremento en la concentración de clorofila (Cambrón-Sandoval *et. al.*, 2011) mientras que los árboles de café no presentan dicha respuesta (Matos *et. al.*, 2009), aunque esta es una característica que hace falta investigar con otros modelos vegetales. Una respuesta a largo plazo al estrés por limitación de luz son las modificaciones morfológicas en los caracteres vegetativos (i.e., plasticidad fenotípica). Estudios previos han demostrado en diferentes especies que el área foliar, altura y ancho del tallo incrementa bajo condiciones limitadas de luz (Valladares, 2003; Hernández-Verdugo, *et al.*, 2015). También se ha encontrado que los caracteres reproductivos como el día de

floración, el número de flores y cantidad de frutos, se ven influenciados por la heterogeneidad lumínica (Almeida, *et al.*, 2021; Matos, *et al.*, 2015). Hace falta investigar con mayor detalle los efectos a mediano plazo y en qué etapa se ve la mayor magnitud de los cambios plásticos en condiciones de estrés lumínico en distintas especies vegetales como la planta de chile (*Capsicum annuum*).

### *Aspectos evolutivos de la plasticidad fenotípica*

En un ambiente natural, la variación en las condiciones de desarrollo actúa como fuerza seleccionadora recompensando a los organismos que implementan mecanismos de respuesta ante esta heterogeneidad ambiental, maximizando la sobrevivencia y la reproducción (Pigliucci, 2001). La domesticación de las especies integra otra presión selectiva a los organismos, particularmente en aquellos rasgos que generan un interés directo para el aprovechamiento humano, cambiando características morfológicas, reproductivas o conductuales (Meyer y Purugganan, 2013).

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo (información genética de un individuo) para expresar diferentes fenotipos en diferentes ambientes (Tonsor, *et al.*, 2013). La plasticidad fenotípica tiene bases genéticas (Pigliucci, 2005; Scheiner y Lyman, 1989; Vía y Lande, 1985) y la presencia de variación genética favorece la transmisión de este rasgo entre generaciones. La selección mantiene la plasticidad ya que favorece la capacidad de los genotipos de expresar un fenotipo en respuesta a un ambiente estresante (Matesanz y Milla, 2018. Via, *et. al.*, 1995). Esta plasticidad al ambiente permite la expresión de fenotipos óptimos con una elevada tolerancia a condiciones heterogéneas y maximizará la adecuación (Gianoli, 2004).

Se ha encontrado dentro de las poblaciones o especies que existe variación en la respuesta de la plasticidad fenotípica (Hernández-Verdugo, 2015; Matesanz y Milla, 2018).

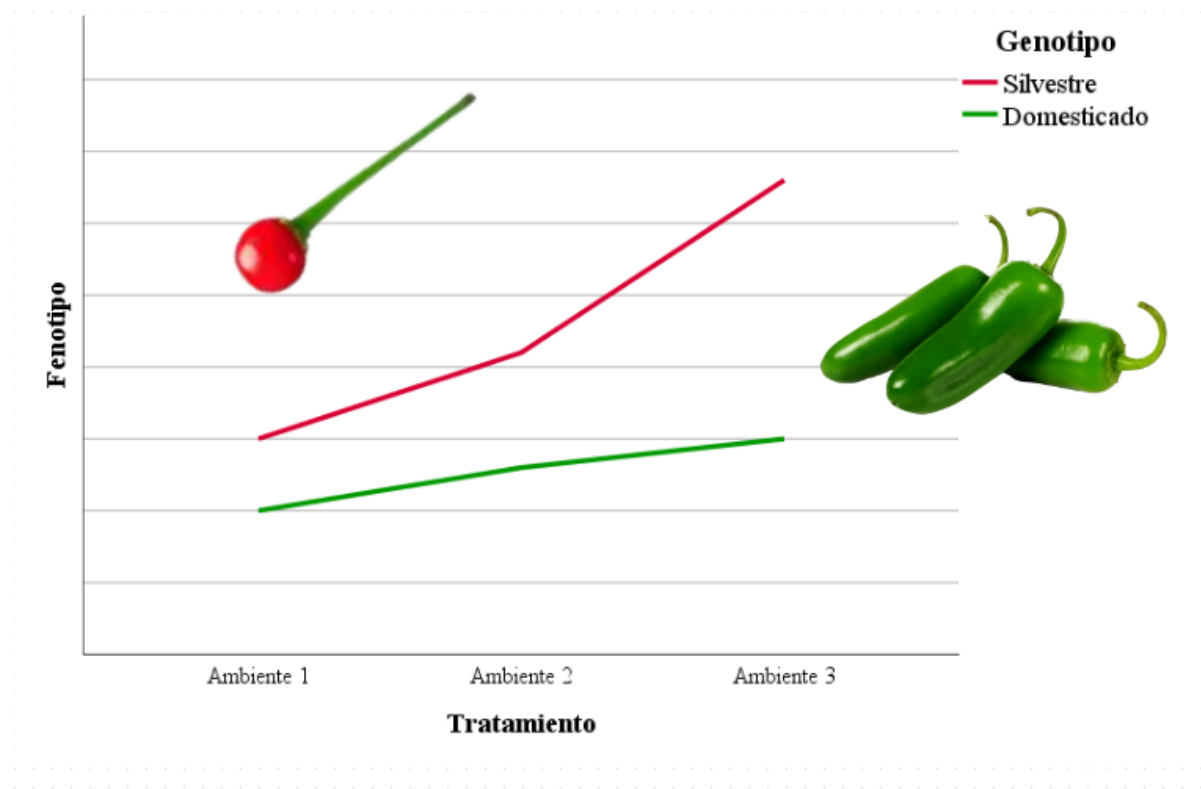
Esta variación se detecta cuando en una población, algún genotipo cambia de manera distinta a los demás genotipos si son expuestas a diferentes ambientes. En este sentido, los fenotipos altamente plásticos exhiben cambios abruptos al ser expuestos a ambientes contrastantes (Figura 1), mientras que aquellos genotipos sin plasticidad expresan canalización del fenotipo (similar fenotipo para distintos ambientes).

Si bien estos cambios fenotípicos pueden ser adaptativos, se ha demostrado que la plasticidad puede resultar en una reducción en la adecuación (Pigliucci, 2001; Van Kleunen y Fischer, 2005; Munguía-Rosas, 2022; Cisneros-Silva, *et. al.* 2017). Por un lado, se sugiere que la asignación de recursos al ajuste del fenotipo vegetativo de las plantas para crecer más o producir hojas más grandes, puede reducir la energía disponible para la producción de flores, frutos y semillas. De esta forma, la plasticidad fenotípica puede ser penalizada al comprometer la adecuación. La limitación de la plasticidad se debe a que los cambios plásticos tienen un límite de expresividad relacionado con la inversión energética. Esto hace que los cambios no sean infinitos al cambio de un gradiente (Van Kleunen y Fischer, 2005; Valladares *et. al.*, 2007). Las respuestas de los genotipos ante los cambios ambientales son variables y, de manera similar, el fenotipo óptimo para un genotipo no será el mismo para todos los ambientes (Pigliucci, 2001). Así, la capacidad de respuesta de un genotipo frente al ambiente permite incrementar la adecuación (Tonsor, *et al.*, 2013) y maximizar el éxito reproductivo y de supervivencia de un organismo (Orr, 2009).

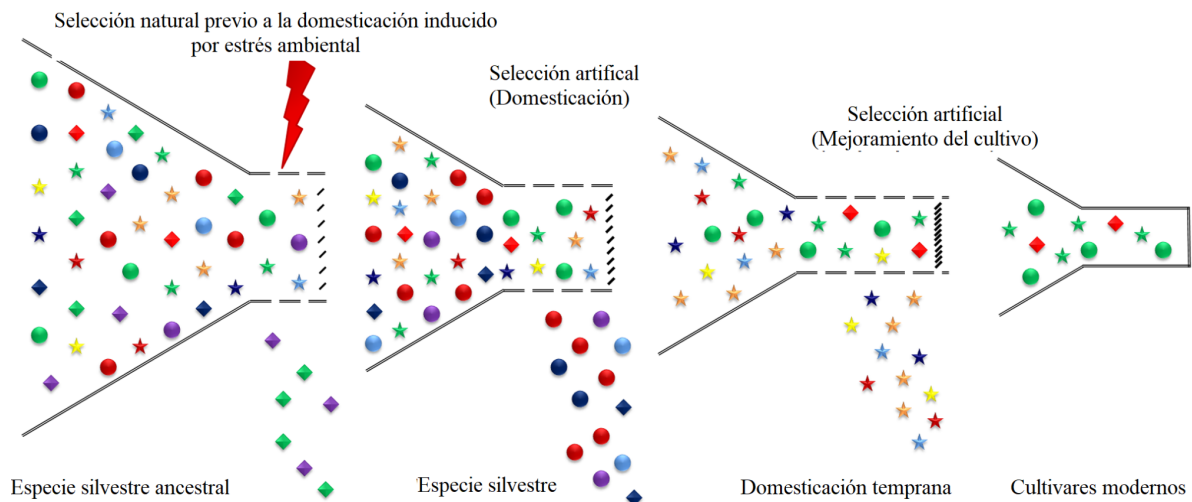
### *Influencia de la domesticación en la plasticidad fenotípica*

Recientemente se ha comenzado a estudiar el posible efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica en plantas (Munguia-Rosas, 2021; Matesanz y Milla, 2018). Una hipótesis del efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica predice que las plantas cultivadas exhibirán menos plasticidad fenotípica que sus parientes silvestres (Figura 1)

(Meyer y Purugganan, 2013). La reducción en la plasticidad fenotípica se asocia con la reducción en la variación genética que controla la respuesta adaptativa de los rasgos fenotípicos a ambientes contrastantes. A nivel genómico se ha encontrado que durante el proceso de domesticación y el mejoramiento genético, la selección artificial actúa como un cuello de botella, reduciendo dramáticamente la variación genética de rasgos adaptativos que originalmente se encuentran en plantas silvestres (Figura 2 en Meyer y Purugganan, 2013; Krishnan, Waters & Henry, 2014 ).



**Figura 1.** Cambio hipotético del fenotipo que presentarán los genotipos silvestres y genotipos domesticados en un ambiente contrastante. La hipótesis planteada por Meyer y Purugganan (2013) menciona que las variedades domesticadas exhiben menor plasticidad en comparación a las poblaciones silvestres ya que la domesticación busca la uniformidad del cultivo.



**Figura 2.** Representación del efecto de la domesticación en la diversidad genética de las especies, a través de cuellos de botella. Cada forma y color de la figura representa la diversidad alélica para los rasgos en las distintas etapas que sufre una especie desde su genotipo silvestre hasta su cultivo intensivo moderno, resultando en la pérdida de alelos que reduce la diversidad genética. *Nota.* La figura fue adaptada de "Australian wild rice reveals pre-domestication origin of polymorphism deserts in rice genome" por Krishnan, Waters & Henry, 2014, *PLoS One*, 9(6), p. e98843.

A nivel fenotípico, se espera que las plantas domesticadas expuestas a distintas condiciones ambientales muestren una menor plasticidad fenotípica que las plantas silvestres, debido a que la selección artificial favorece la uniformidad fenotípica (o robustez fenotípica) del cultivo (Makumburage y Stapleton, 2011), mientras que las plantas silvestres conservan la constitución genómica más variedad que permite la expresión de diferentes fenotipos en ambientes variables. En un estudio reciente realizado por Munguia-Rosas (2021) expuso a ambientes contrastantes de luz, 160 accesiones de genotipos clonales de la forma silvestre y cultivada Chaya (*Cnidioscolus aconitifolius* (Mill.)), mostrando que la variedad domesticada tiene menor respuesta plástica en

comparación al genotipo silvestre. Por otra parte, se ha evaluado la reducción de la plasticidad fenotípica comparando las respuestas de genotipos domesticado con genotipos silvestres en 7 especies de cultivo industrial, resultando que bajo condiciones variables de disponibilidad de agua o nutrientes, las plantas silvestres tienden a ser más plásticas que las variedades domesticadas en rasgos vegetativos (Matesanz y Milla, 2018). Sin embargo, se encontró que algunos cultivos no presentan dicha respuesta (Matesanz y Milla 2018), cuestionando la generalidad del impacto de la domesticación sobre la plasticidad. Por lo tanto, la hipótesis de la reducción en la plasticidad fenotípica que acompaña a la domesticación necesita ser evaluada considerando no solo otros cultivos, sino con más variedades dentro de las especies para corroborar el patrón general.

Un modelo que permite abordar los efectos de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica es el chile *Capsicum annuum*. El chile silvestre *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* es el ancestro de los chiles domesticados mexicanos *C. annuum* var. *annuum* (Kraft, *et. al.*, 2014) entre los que se destacan varios chiles como el serrano, güero, de árbol (yahualica). En México, el chile silvestre se distribuye en ambientes heterogéneos de precipitación, temperatura y calidad lumínica, determinantes en la germinación, desarrollo y arquitectura vegetativa, que resultan en arbustos de diferentes formas (Hernández-Verdugo, 2015). Además, se ha descrito que las plantas silvestres tienen una relación con árboles nodriza que facilitan su establecimiento, lo que sugiere una adaptación a crecer en ambientes sombreados (Luna-Ruiz, Nabhan y Aguilar Melendez, 2018). De hecho, estudios previos han demostrado que las plantas ajustan su fenotipo a los ambientes variables de estrés luminoso (Hernández-Verdugo, 2015), indicando que poseen plasticidad fenotípica adaptativa. Sin embargo, se desconocen los rasgos o mecanismos limitantes de esta adaptación fenotípica en esta planta.

En contraste, las variedades de chile domesticadas han evolucionado en ambientes abiertos, donde no existe limitación de luz. Esto sugiere que bajo condiciones de luz limitada, las plantas no responderían de forma adaptativa. El efecto de la limitación de luz hasta ahora se ha enfocado en entender cómo cambia la bioquímica de los frutos, y hasta este momento no se han llevado a cabo estudios del efecto de la limitación de luz sobre el fenotipo vegetativo de los genotipos domesticados.

El chile cultivado es una hortaliza de importancia cultural y económica en México. Su proceso de domesticación inició con los habitantes del México prehispánico y en la actualidad es posible encontrar la variedad silvestre (*C. annuum* var. *glabriusculum*) en zonas norteñas y costeras del país (Kraft, *et. al.*, 2014). El manejo de la variedad silvestre nos ha brindado al menos 60 variedades cultivadas que actualmente se consumen (Montes Hernández, 2010; Vela, 2009). Aunque se ha documentado una elevada plasticidad fenotípica en la variedad silvestre (Hernández-Verdugo, 2015), no se ha abordado el efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica de chiles en respuesta a la luz.

El chile es una planta herbácea de hojas comúnmente ovadas. Florece todo el año, con flores de 5 pétalos blancos o verdosos. Su fruto, aunque variable, en su estadio silvestre es generalmente pequeño y en forma de bola, de poca carne y hueco en el centro, de un color rojizo cuando está maduro, con gran cantidad de semillas y reconocido por tener un sabor picante. Sin embargo, las variedades domesticadas no se ajustan a esta descripción. (Montes Hernández, 2010)

En el siguiente estudio se pretende describir los efectos de la domesticación en la plasticidad fenotípica y variación en el complejo *C. annuum* (*C. annuum* var. *glabriusculum* y *C. annuum* var. *annuum*) en respuesta a ambientes con diferentes niveles de iluminación diaria.

## ***Hipótesis***

Los genotipos silvestres de *Capsicum annuum* presentan mayor plasticidad fenotípica con respecto a los genotipos domesticados al someterse a diferentes ambientes de luz.

## ***Objetivos***

### *Objetivo general*

- ❖ Evaluar el efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica de *C. annuum* en respuesta a diferentes niveles de reducción de luz.

### *Objetivo específico*

- ❖ Examinar los cambios de la concentración de clorofila a corto y mediano plazo en las plantas de *C. annuum* expuestas a tres niveles de luz.
- ❖ Comparar la plasticidad fenotípica del área foliar en plantas silvestres y domesticadas de *C. annuum* expuestas a tres niveles de luz.
- ❖ Examinar el efecto de la limitación de luz sobre el crecimiento y reproducción de plantas silvestres y cultivadas de *C. annuum* expuestas a tres niveles de luz.

## 2. METODOLOGÍAS

### *Material Vegetal*

La plasticidad fenotípica se estudió en plantas silvestres y domesticadas de *C. annuum*. Se incluyen a tres variedades domesticadas y a tres poblaciones silvestres de diferentes regiones de origen. Entre las tres variedades domesticadas se emplearon chiles Serrano, Güero y Yahualica, todas variedades domesticadas de *C. annuum*. Las dos primeras variedades son derivadas de cruza comerciales de la marca HortaFlor, mientras que las semillas de Yahualica fueron obtenidas de productores locales de la región de Yahualica, Jalisco (donadas por CRESIAP). Las plantas de poblaciones silvestres se recolectaron originalmente en diferentes regiones del país. Estas variedades son de San Pedro de la Cueva (SPC), Sonora; Veracruz del estado de Veracruz; y Maax colectados en diferentes puntos de Yucatán.

### *Diseño experimental*

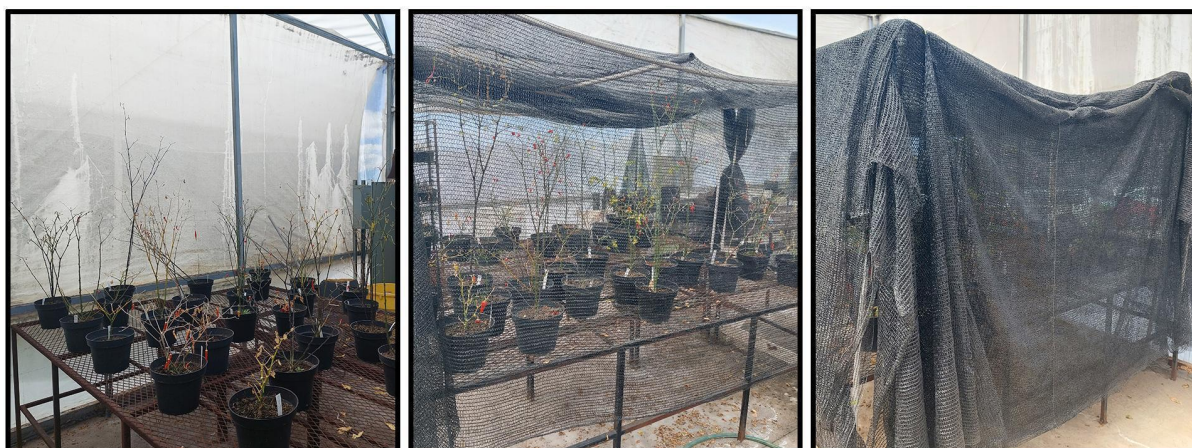
Se utilizaron en total cinco plantas de cada variedad por tratamiento (6 variedades  $\times$  3 tratamientos  $\times$  5 réplicas) siendo un total de noventa plantas.

Las semillas germinaron y se conservaron en condiciones de ambiente controlados de 24°C a 26°C y regadas con agua destilada a la misma temperatura. Las plántulas se sometieron al tratamiento cuando la quinta y sexta hoja verdadera estuvieron completamente desarrolladas.

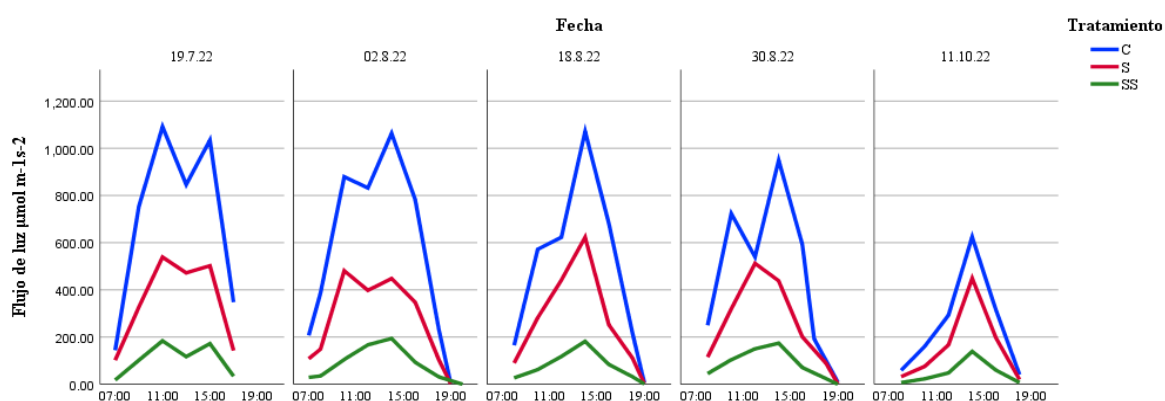
El tratamiento consistió en colocar las plantas bajo tres ambientes con diferentes intensidades de luz. Los tres niveles fueron: luz diaria sin limitaciones, luz restringida con una capa de malla sombra que reduce en un 35% y el tercer nivel es luz restringida con 3

capas de malla sombra que reduce la luz en un 70% (Figura 2). Los tratamientos estuvieron dentro de un invernadero ubicado en la Universidad Autónoma de Baja California. La intensidad de la luz se cuantificó con un fotómetro (APOGEE MQ-200) que mide el flujo de fotones en  $\mu\text{moles de fotones por metro cuadrado por segundo}$  ( $\frac{\mu\text{mol}}{\text{ms}^2}$ ).

Los niveles de luz se escogieron usando la siguiente argumentación. El primer nivel con 100% de exposición a luz solar simula el cultivo industrial que se hace en parcelas a campo abierto sin ninguna restricción lumínica. El segundo nivel con reducción del 35% simula el cultivo moderado o de uso doméstico en la península de Yucatán, lugar donde crece naturalmente y los pueblos mayas lo han domesticado desde la época prehispánica (Montero-Solís et. al., 2022). El tercer nivel reduce un 70% la luz y representa el caso extremo de restricción lumínica. Si bien no es un ambiente común de cultivo, nos ayuda a poner en un extremo el gradiente de luz para observar las normas de reacción. Las normas de reacción muestran el cambio de un rasgo a través de un gradiente ambiental (Pigliucci, 2001). Se llegó a este nivel colocando tres capas de malla sombra. Los cambios de luz a través del día fueron registrados con un fotómetro (APOGEE MQ-200) cada dos horas en 5 días aleatorios (Figura 3).



**Figura 3.** Foto de los tratamientos de diferente nivel de luz a los que las plantas de Chile *C. annuum* fueron sometidas. De izquierda a derecha está el tratamiento control (C) sin ninguna limitación de luz (0% de restricción lumínica), el tratamiento con nivel intermedio de luz (S) con una capa de malla sombra (35% de restricción lumínica) y el tratamiento con menor cantidad de luz (SS) con tres capas de malla sombra (70% de restricción lumínica).



**Figura 4.** Flujo de fotones ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que reciben las plantas en cada tratamiento durante los días. El tratamiento control (C) recibe más cantidad de luz durante todo el día, el tratamiento con una capa de malla sombra (S) usualmente se encuentra en los 400 micromoles mientras que el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS) no supera los 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los períodos donde la luz disminuye abruptamente fueron horas con nubosidad.

## ***Mediciones***

Las mediciones se tomaron semanalmente a partir del mes de julio, fecha en la cual las plantas cumplían los requisitos de madurez, hasta el mes de octubre. Con una regla convencional y posteriormente con un flexómetro se midió la altura de la planta desde la base (que se encuentra al ras de los cotiledones) hasta el ápice.

El área foliar se midió tomando 10 hojas totalmente desarrolladas tomadas al final del experimento (a los 79 días). Estas mediciones se realizaron con el software de análisis foliar WinFolia.

El índice de concentración de clorofila se midió con un clorofilómetro de la marca CCM-200 plus. Para observar el cambio a corto plazo se tomó la concentración de clorofila en la quinta hoja verdadera completamente desarrollada de las plantas y se le dio seguimiento a esa misma hoja durante 10 días, la cual fue marcada con una etiqueta en su peciolo. Para observar el cambio a mediano plazo, se tomó el índice de concentración de clorofila en tres hojas al azar de cada planta durante cada semana, con el objetivo de tener un índice de concentración más representativo por individuo.

Igualmente, se realizó un conteo de la cantidad de botones producidos por la planta y los frutos producidos semanalmente.

## ***Análisis estadístico.***

Se estimó el efecto del tratamiento, de la variedad y de la interacción variedad  $\times$  tratamiento y del tipo (genotipo silvestre o domesticada)  $\times$  tratamiento usando un análisis de varianza ANOVA de dos vías para los caracteres: altura de la planta, área foliar, clorofila y cantidad de frutos. Para medir el cambio de clorofila a corto plazo se realizó un análisis de varianza MANOVA. Los tratamientos, el tipo y la variedad fueron tomados como factores fijos. Las diferencias en la norma de reacción se analizarán por medio de coeficientes de

correlación de Pearson entre las medidas de los tratamientos para cada variedad. Todos los análisis se realizan con el programa estadístico SPSS 25.

### 3. RESULTADOS

Se analizaron dos caracteres vegetativos (tasa de crecimiento relativa y área foliar) relacionados directamente con la luz, un rasgo indicador de su estados fisiológico que fue el índice de concentración de clorofila y un rasgo reproductivo (el promedio de frutos maduros) que produjo cada variedad (Tabla I).

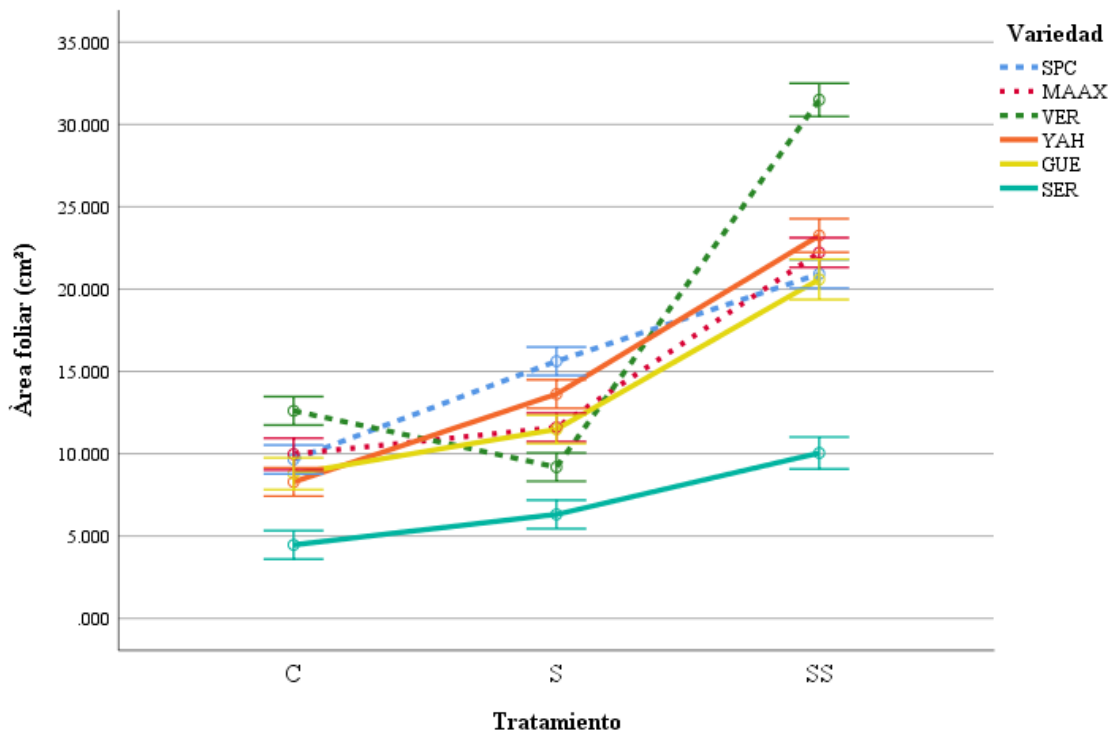
**Tabla I.** Resultado de análisis de varianza de dos vías para cada característica de *Capsicum annuum* entre las variedades creciendo en tres niveles diferentes de disponibilidad de luz a los 40 días desde el comienzo de su tratamiento excepto área foliar fue a los 79 días y número de frutos a los 72 días. Para altura y tasa relativa de crecimiento (TRC) N=85; para medidas de clorofila N=251; para número de frutos N=87; para área foliar N=813.

	Fuente de varianza	G.L.	S.C.	F	p
Tasa relativa de crecimiento	Variedad	5	223.22	0.73	0.01
	Tratamiento	2	107.92	0.89	0.005
	Variedad × Tratamiento	10	549.57	0.90	0.6
Área foliar	Variedad	5	9289.93	49.66	<0.0001
	Tratamiento	2	21079.21	281.72	<0.0001
	Variedad × Tratamiento	10	5335.43	14.26	<0.0001
Clorofila	Variedad	5	21599.86	60.80	<0.0001
	Tratamiento	2	3923.60	27.61	<0.0001
	Variedad × Tratamiento	10	9633.49	13.59	<0.0001
Número de frutos	Variedad	5	10713.99	10.20	<0.0001
	Tratamiento	2	4770.07	11.36	<0.0001
	Variedad × Tratamiento	10	3563.30	1.70	0.09

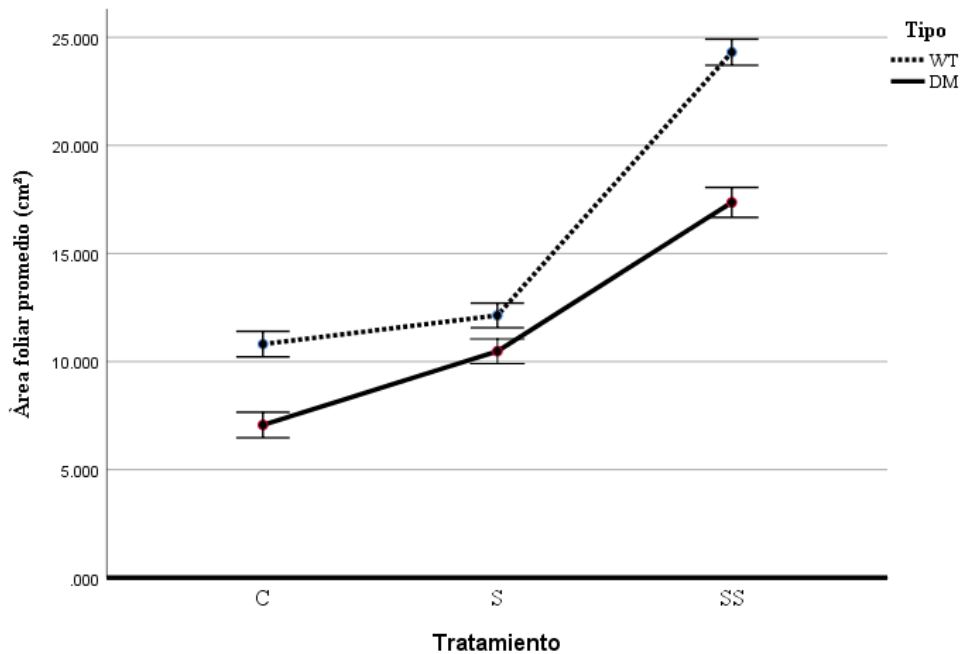
**Tasa Relativa de Crecimiento del Tallo (TRC).** La tasa relativa de crecimiento de las plantas no mostró variación significativa en la interacción variedad × tratamiento. La variedad tiene un valor significativo indicando que la tasa de crecimiento difiere entre los

grupos estudiados, siendo la variedad domesticada yahualica la más alta mientras que la población silvestre de veracruz fue la más baja, resultando una diferencia  $[1 - \text{TCR menor}/\text{TCR mayor} \times 100]$  del 66.7%. El tratamiento influyó de manera significativa en el crecimiento de todas las variedades, resaltando al tratamiento con reducción media de luz que exhibió un promedio de altura mayor en la mayoría de las variedades.

**Área Foliar (AF).** El área foliar de las plantas mostró una alta variación. El efecto de la variedad resultó significativo, indicando que existen diferencias en el tamaño final de las hojas de *C. annuum* (Tabla I; Figura 5). Las plantas de la población silvestre de Veracruz produjeron las hojas de mayor tamaño promedio, mientras que las hojas de menor tamaño fueron las de la variedad domesticada de chile serrano, resultando en una diferencia de  $[1 - (\text{AF menor}/\text{AF mayor}) \times 100]$  del 59.1% (Figura. 5). El tratamiento de estrés lumínico igualmente afectó la extensión de las hojas en plantas silvestres y domesticadas. El área foliar fue mayor en el tratamiento con más restricción de luz y el área foliar promedio fue menor en el tratamiento de exposición total a la luz (Tratamiento C; Figura 6). Esto resultó en una diferencia 46% mayor en el tratamiento de luz reducida. La interacción variedad  $\times$  tratamiento fue significativa, indicando que el tratamiento de luz afectó distinto a las plantas silvestres y cultivadas de chile (Figura 6).



**Figura 5.** Promedio del área foliar ( $\pm 1$  error estándar) de las variedades domesticadas (línea continua) y poblaciones silvestres (línea punteada) de *C. annuum* a los 79 días creciendo en diferentes ambientes de luz. Marcado para el tratamiento control (C), el tratamiento con una capa de malla sombra (S) y el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS); SPC población silvestre de San Pedro de la Cueva; MAAX población silvestre de Mérida, Yucatán; VER población silvestre de Veracruz; YAH variedad domesticada de Chile de árbol; GUE variedad domesticada de Chile güero y SER variedad domesticada de Chile serrano. N=813 engloba todas las hojas de cada variedad y tratamiento.



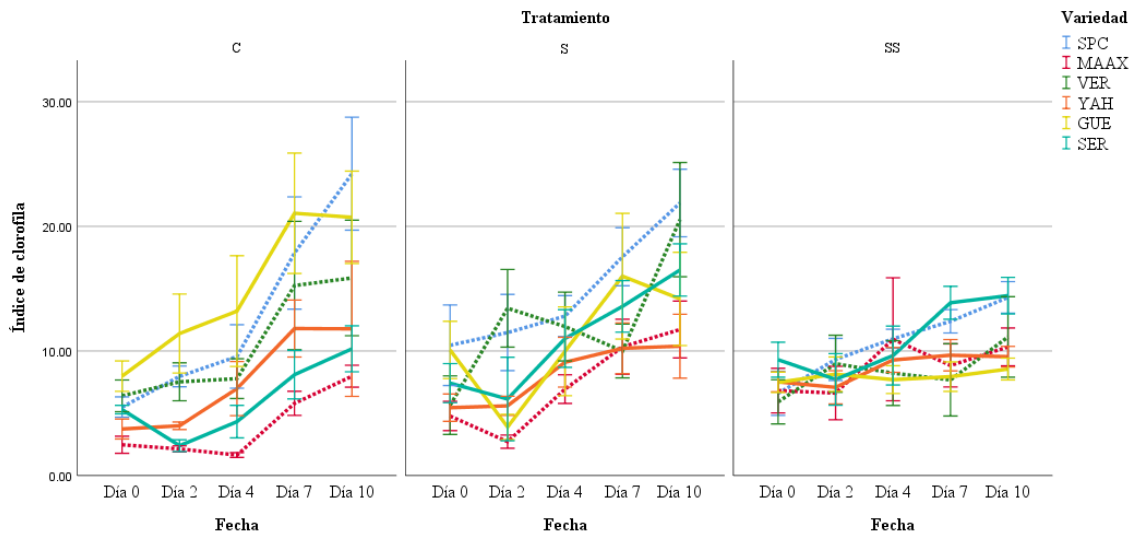
**Figura 6.** Promedio del área foliar ( $\pm 1$  error estándar) del grupo de variedades domesticadas (DM, línea continua) y del grupo de poblaciones silvestres (WT, línea punteadas) de *C. annuum* a los 79 días creciendo en diferentes ambientes de luz. Marcado para el tratamiento control (C), el tratamiento con una capa de malla sombra (S) y el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS). N=813 engloba todas las hojas de todos los grupos y tratamientos.

**Índice de Contenido de Clorofila (ICC).** Durante diez días de tratamiento, la clorofila mostró un cambio notorio. La variedad resultó tener un efecto significativo (Tabla II), indicando que existe una diferencia en el cambio del contenido de clorofila entre las distintas variedades y poblaciones de Chile usadas en el experimento. La población silvestre de Campeche tuvo el menor índice de clorofila durante estos 10 días mientras que la población silvestre de Sonora tuvo el mayor índice de clorofila el mismo periodo. El tratamiento no tuvo un efecto significativo, indicando que no hay diferencia entre el índice de clorofilas entre los distintos ambientes de luz. La interacción variedad  $\times$  tratamiento fue

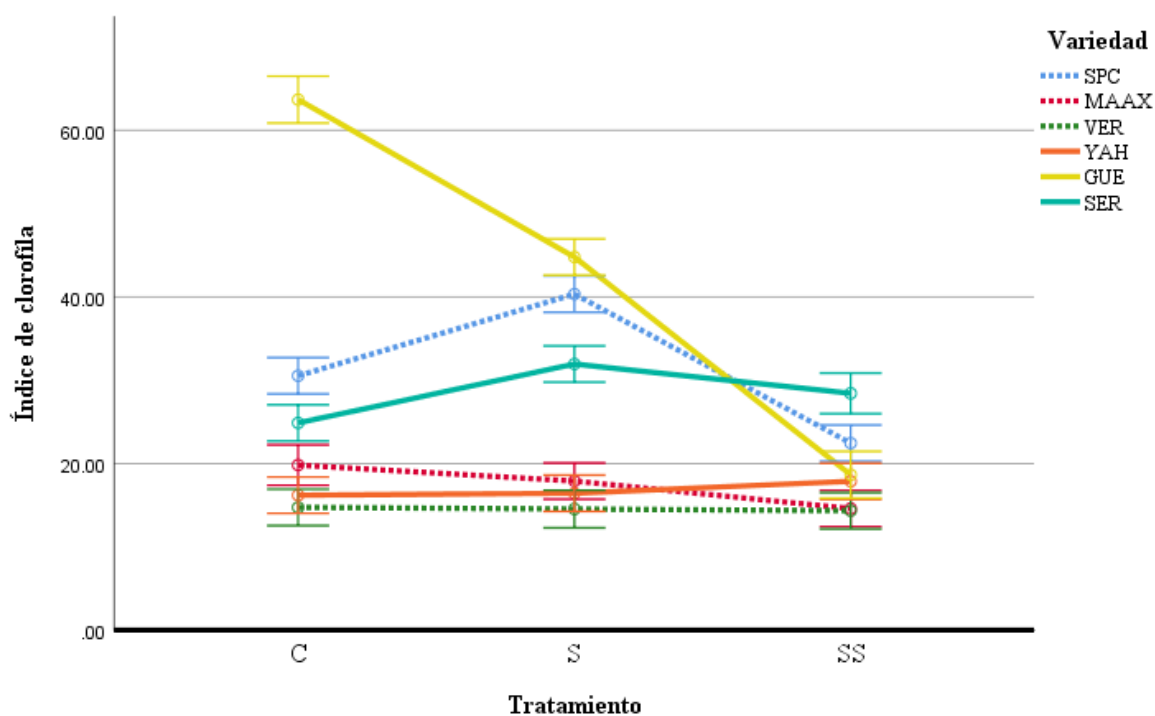
significativa, mostrando que el tratamiento afecta de manera distinta a los genotipos utilizados en el experimento (Figura 8). El índice de contenido de clorofila medido 40 días después de iniciado el experimento mostró variación entre plantas silvestres y cultivadas (Figura 9). El efecto de la variedad es significativo indicando que hay diferencias en la producción de clorofila. La variedad de Chile Güero fue la que presentó la mayor concentración de clorofila mientras que la población silvestre de Chile Maax exhibió la menor concentración. La diferencia promedio  $[1 - \text{ICC menor}/\text{ICC mayor} \times 100]$  en el contenido de clorofila entre ambas variedades fue de 59.6%. Igualmente, el tratamiento de luz afectó significativamente el contenido de clorofila. El tratamiento con exposición intermedia a la luz tuvo la mayor concentración y el tratamiento de menor exposición a la luz fue el que presentó menor cantidad de clorofila, resultando en una diferencia del 31.2%. La interacción variedad por tratamiento fue significativa, indicando que el tratamiento de luz afectó distinto a las plantas silvestres y cultivadas de Chile a los 40 días del tratamiento (Figura 8). Se observaron diferencias fenotípicas entre cada una de las variedades y poblaciones de Chile, siendo más evidente en el color de las plantas (Figura 10).

**Tabla II.** Resultado de análisis de varianza de medidas repetidas para el cambio en la concentración de clorofila de *Capsicum annuum* entre las variedades creciendo en tres niveles diferentes de disponibilidad de luz en 10 días. N=69.

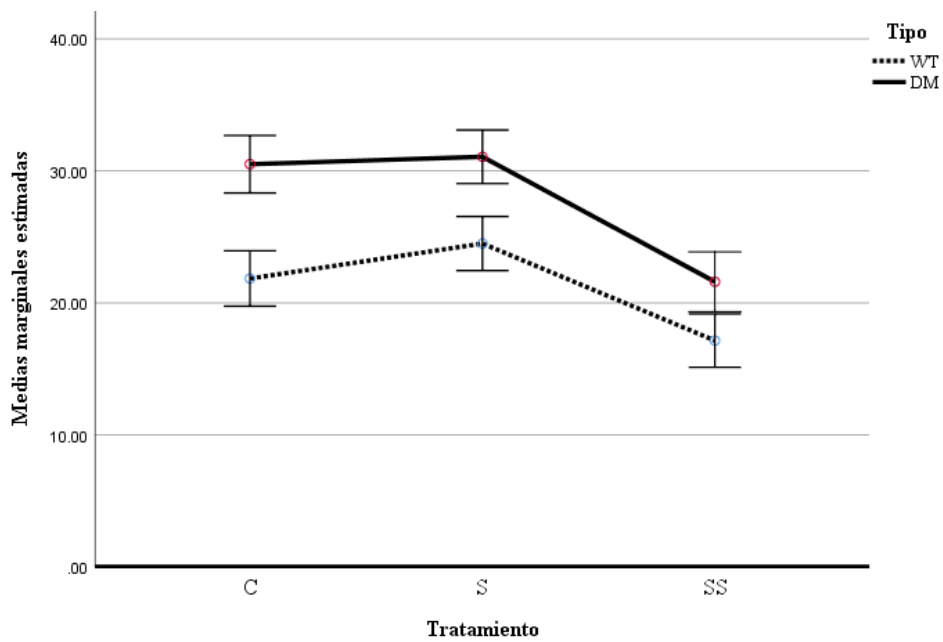
	Fuente de Varianza	G. L.	S.C	F	p
Cambio en el contenido de clorofila	Variedad	5	11449.12	5.12	0.001
	Tratamiento	2	38.06	0.34	0.7
	Variedad × Tratamiento	10	1339.68	2.37	0.022



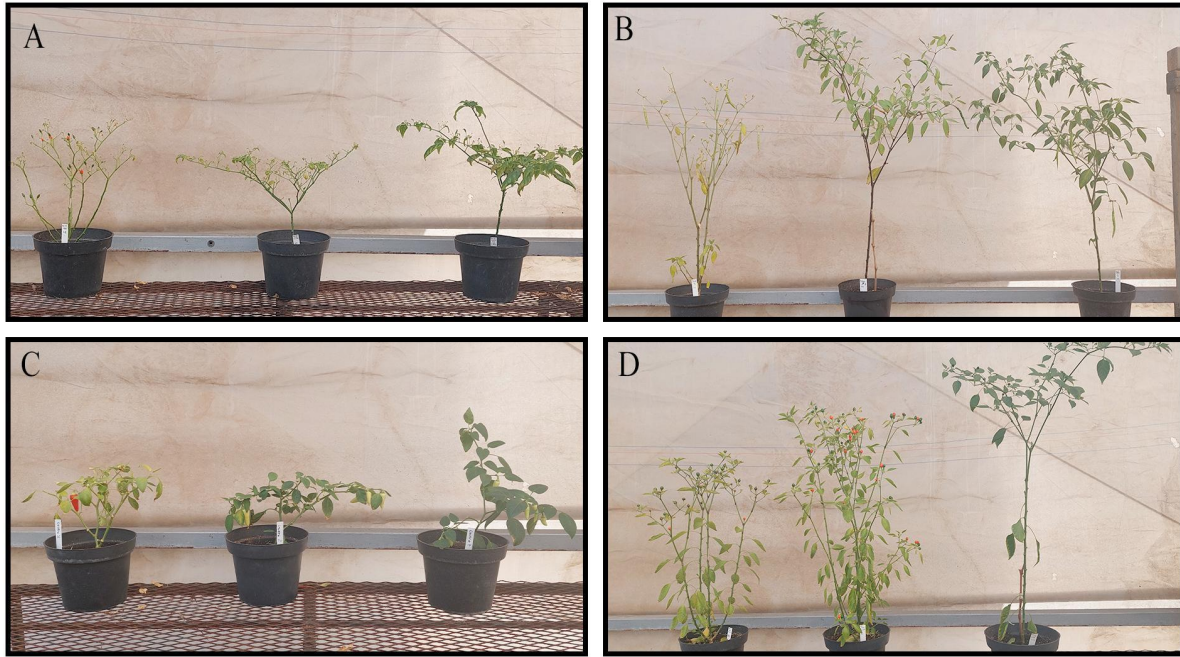
**Figura 7.** Cambio en el índice de contenido de clorofila ( $\pm 1$  error estándar) de las variedades domesticadas (línea continua) y poblaciones silvestres (línea punteada) de *C. annuum* durante 10 días creciendo en diferentes ambientes de luz. Marcado para el tratamiento control (C), el tratamiento con una capa de malla sombra (S) y el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS); SPC población silvestre de San Pedro de la Cueva; MAAX población silvestre de Mérida, Yucatán; VER población silvestre de Veracruz; YAH variedad domesticada de Chile de árbol; GUE variedad domesticada de Chile güero y SER variedad domesticada de Chile serrano. N=251 contando cada medición tomada de cada variedad y cada tratamiento.



**Figura 8.** Índice de contenido de clorofila (ICC) ( $\pm 1$  error estándar) de las variedades domesticadas (línea continua) y poblaciones silvestres (línea punteada) de *C. annuum* a los 40 días creciendo en diferentes ambientes de luz. Marcado para el tratamiento control (C), el tratamiento con una capa de malla sombra (S) y el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS); SPC población silvestre de San Pedro de la Cueva; MAAX población silvestre de Mérida, Yucatán; VER población silvestre de Veracruz; YAH variedad domesticada de Chile de árbol; GUE variedad domesticada de Chile güero y SER variedad domesticada de Chile serrano. N=251 contando cada medición tomada de cada variedad y cada tratamiento.



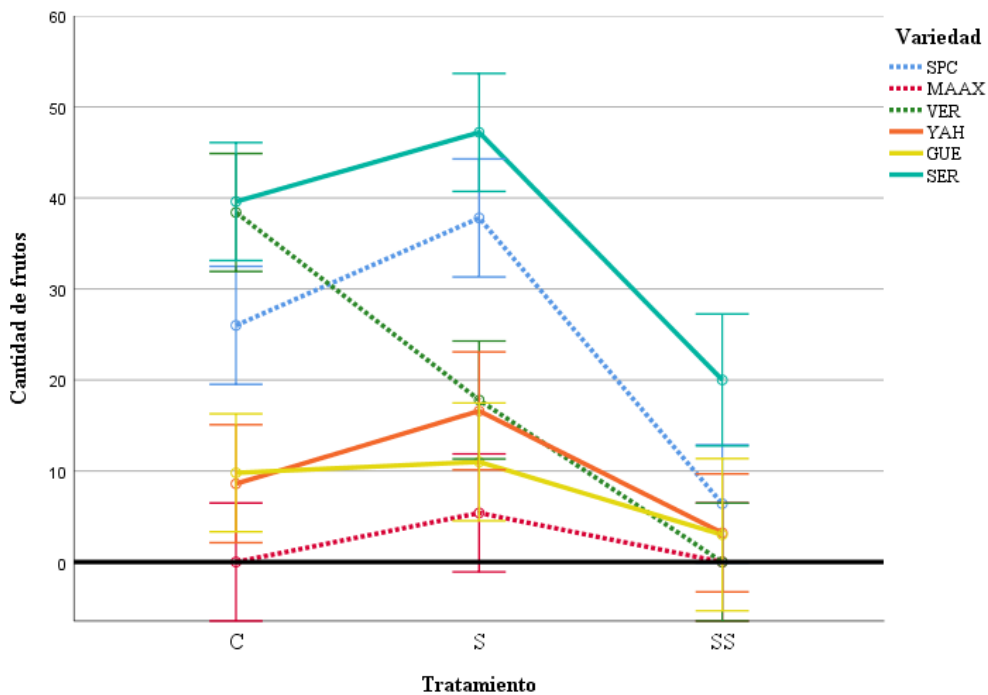
**Figura 9.** Índice de contenido de clorofila promedio ( $\pm 1$  error estándar) del grupo de variedades domesticadas (DM, línea continua) y del grupo de poblaciones silvestres (WT, línea punteada) de *C. annuum* a los 40 días creciendo en diferentes ambientes de luz. Marcado para el tratamiento control (C), el tratamiento con una capa de malla sombra (S) y el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS). N=251 contando cada medición tomada de cada variedad y cada tratamiento.



**Figura 10.** Plantas de chile a los 72 días de tratamiento. En las cuatro imágenes las plantas están acomodadas a la izquierda el tratamiento control, en el centro el tratamiento con luz intermedia y a la derecha el tratamiento con mayor restricción de luz. La imagen A) es la población silvestre de Veracruz (VER) ; B) la variedad domesticada yahualica (YAH); C) la variedad domesticada güero (GUE); D) la población silvestre de Sonora (SPC).

**Número de Frutos.** El número de frutos a los 72 días es significativamente diferente entre las variedades de chile. La variedad tiene un valor significativo indicando que la producción de fruto si es diferente entre los grupos estudiados. La población silvestre de Veracruz produjo la mayor cantidad de frutos mientras que la variedad domesticada Güero fue la que menor número de frutos generó, resultando en una diferencia del 53.6% (Figura 11). El tratamiento aplicado de igual forma influye en la productividad del fruto en las variedades (Figura 11) . El tratamiento control obtuvo la mayor productividad de frutos mientras que el tratamiento con mayor sombra tuvo la menor cantidad de frutos con una diferencia del 75.1%. En cada tratamiento se presentaron casos con nula fructificación. La

población Maax tuvo nula fructificación en las réplicas del tratamiento C y SS y solo una réplica fructificó en el tratamiento S. En el tratamiento control además de la población Maax, las variedades Güero y Yahualica tuvieron 1 y 2 casos sin frutos respectivamente. En el tratamiento S, pocas réplicas de los grupos Yahualica y Veracruz tuvieron 0 frutos. El tratamiento SS presenta el ambiente más estresante para el desarrollo de frutos ya que la variedad Yahualica y las poblaciones silvestres de San Pedro de la Cueva, Veracruz y Max tuvieron casos sin frutos, mostrando que la interacción del tratamiento por la variedad resulta no significativa, indicando que no hay un efecto del tratamiento diferente entre las variedades analizadas.



**Figura 11.** Cantidad de frutos ( $\pm 1$  error estándar) producidos por las variedades domesticadas (línea continua) y poblaciones silvestres (línea punteada) de *C. annuum* a los 72 días creciendo en diferentes ambientes de luz. Marcado para el tratamiento control (C), el tratamiento con una capa de malla sombra (S) y el tratamiento con tres capas de malla sombra (SS); SPC población silvestre de San Pedro de la Cueva; MAAX población silvestre de Mérida, Yucatán; VER población silvestre de Veracruz; YAH variedad domesticada de Chile de árbol; GUE variedad domesticada de Chile güero y SER variedad domesticada de Chile serrano. N=87.

## 4. DISCUSIÓN

La domesticación tiene efecto en la plasticidad fenotípica en algunas especies vegetales (Matesanz y Milla, 2018). El presente estudio analizó el efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica en plantas silvestres y variedades domesticadas de *C. annuum*, observando si dicho efecto se detecta en la respuesta a la heterogeneidad lumínica.

El objetivo de este estudio fue determinar si los diferentes niveles de estrés lumínico influyen de forma heterogénea en las plantas silvestres y domesticadas. Los resultados mostraron que el nivel de luz más reducido tuvo el mayor impacto negativo en todos los grupos expuestos, indicando que son vulnerables a niveles de luz por debajo de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los grupos analizados mostraron distintas respuestas en un ambiente con sombra moderada. A pesar de la variación en las respuestas de la plasticidad fenotípica entre genotipos, los resultados demostraron que las plantas de genotipos silvestres muestran mayor plasticidad que las cultivadas en rasgos que son directamente afectados por el déficit lumínico como es el área foliar y la concentración de la clorofila. Estudios en otros sistemas de plantas silvestres y domesticadas han encontrado igualmente que las plantas silvestres expuestas a ambientes de luz contrastantes muestran un incremento en el área foliar y el contenido de clorofila (Wang ,2021; Almeida et. al., 2021; Cisneros-Silva et. al, 2017; Munguia-Rosas, 2021), apoyando parcialmente la idea de que la domesticación influye en la respuesta por luminosidad heterogénea.

Para observar las consecuencias fisiológicas causados por la reducción de la luz en el ambiente de crecimiento de las plantas, se analizó el cambio en la concentración de clorofila en los genotipos silvestres y domesticadas durante los primeros días de tratamiento y el índice de concentración de clorofila promedio a los 40 días. A corto plazo, las respuestas en la concentración de clorofila no presentan un cambio significativo entre los tratamientos. Sin

embargo, se nota una clara alteración de los procesos relacionados a los pigmentos fotosintéticos, así como lo indica Hussain *et. al.* (2019). Aunque entre las distintas variedades sí existe una respuesta diferente, en el conjunto de genotipos silvestre y domesticado no presentan diferencias significativas en este punto de su desarrollo (Figura 7). Se esperaba que entre mayor restricción de luz, mayor sería la concentración de clorofila. Los resultados muestran que el nivel intermedio de luz tiene un impacto ligeramente mayor en la concentración de clorofila en comparación al ambiente de luz total. Esto aplica en todas las variedades excepto en la variedad domesticada güero, apoyando la idea de Wang (2021) y Almeida *et. al.* (2021) que la actividad fotosintética óptima no requiere una exposición total de luz. La exposición total a la luz genera respuestas fotoprotectoras, así como sugiere Sharma *et. al.* (2021) y Almeida *et. al.* (2021). Por otra parte, la baja cantidad de luz que hay en el ambiente con mayor sombra no permite el desempeño correcto de los sistemas fotosintéticos, así como lo reportado por Zhang (2016). Los resultados muestran que la dirección de la respuesta plástica en los genotipos silvestres y domesticados es similar, sin embargo, la variación fue más drástica en los genotipos domesticados. Este resultado sugiere que la domesticación aumenta la sensibilidad de los sistemas fotosintéticos para la luz disponible para esta especie.

Generalmente se ha observado que la reducción lumínica provoca una respuesta notoria en las plantas, incrementando el área foliar en busca de maximizar la captura de luz, a diferencia a las plantas expuestas a ambientes sin limitación de luz donde el área foliar es significativamente menor. Los resultados de este estudio sustentan que el área foliar de los genotipos en promedio incrementa en relación a la disminución de la luz; la respuesta foliar observada en este estudio es respaldada por lo reportado por Hernández-Verdugo *et. al.* (2015) con plantas de Chile y Cisneros-Silva *et. al.* (2017) con la planta *Datura stramonium*, quienes presentaron que los tratamientos de sombra provocan diferencias significativas en el

área foliar. Las plantas de genotipo silvestre muestran mayor magnitud en la plasticidad que las plantas de genotipo domesticado similar a lo encontrado por Munguía-Rosas (2021) y Wang et. al (2021). Sin embargo, la reducción de la plasticidad fenotípica en chiles domesticados no es generalizable; la variedad domesticada Yahualica muestra valores muy similares a la poblaciones silvestres a excepción de la población de Veracruz que exhibió un nivel sobresaliente de plasticidad fenotípica a través gradiente de luz. En conclusión, el proceso de domesticación no altera la dirección de la plasticidad foliar, pero sí influye en su magnitud.

El análisis de la tasa de crecimiento relativo y cantidad de frutos producidos cumple con el objetivo de identificar el cambio en los mecanismos de adecuación que tienen las plantas en un ambiente de luz contrastante. La plasticidad en ambientes estresantes representa un costo para el genotipo reduciendo la adecuación media (Hoffman y Bridle, 2023). De este modo, se asume que con una mayor tasa de crecimiento habría una reducción la fructificación, sobre todo en las poblaciones silvestres; mientras que las variedades domesticadas no presentan cambios notables. La luz como factor de cambio no tuvo relevancia en la altura de las plantas de *C. annuum*. Las tasas de crecimiento de los genotipos no tuvieron diferencias significativas a través de los tratamientos. Al igual que lo reportado por Matesanz y Milla (2018) y Sharma et. al (2021) quienes mencionan que las variedades domesticadas de distintas especies (*Brassica oleracea*, *Helianthus annuus*, *Solanum lycopersicum*, *Triticum durum*, *Zea mays*, entre otras) no presentan una respuesta significativamente diferente que sus contrapartes silvestres. La producción de frutos al igual que otros rasgos analizados, tiene el resultado más bajo en el tratamiento con la disponibilidad de luz más reducida. Y con más fructificación en el tratamiento de luz intermedia (Figura 10), lo cual es similar a lo encontrado por Almeida (2021) y Hernández-Verdugo (2015). Sin embargo, entre ambiente de luz intermedia y luz total no hay

una diferencia significativa, indicando que este tipo a este nivel de estrés lumínico no es suficiente para afectar a la reproducción. Este resultado fue similar en los genotipos silvestres y domesticados. Debido a que cada variedad responde de manera discrepante ante los tratamientos, la interacción del tratamiento con el genotipo no tuvo significancia para estos caracteres, igual a lo reportado por Munguia-Rosas (2021). Una explicación para este resultado es que durante el proceso de domesticación de esta especie, la selección artificial tuvo como objetivo la maximización de frutos, similar a lo que se ve en las poblaciones silvestres (Hernández-Verdugo, 2015) por lo que se obtiene una respuesta homogénea de la adecuación.

El proceso de domesticación de *C. annuum* ha mostrado cambios notorios en el aspecto y sabor de los frutos. Sin embargo, en términos de plasticidad fenotípica no hay una tendencia general en la respuesta que abarque todos los caracteres medidos. Próximos estudios enfocados en el efecto de la domesticación pueden considerar la opción de utilizar más genotipos y realizarlo con otras especies ya que demostramos que el efecto de este proceso no es igual para todas las plantas.

## 5. CONCLUSIÓN

Este estudio buscó si la domesticación provocaba una alteración en la respuesta de la plasticidad fenotípica en la planta de *C. annuum* cuando hay ambientes con diferente disponibilidad lumínica. Los caracteres vegetativos como la altura y el área foliar presentaron plasticidad por el tratamiento de luz, sin embargo, entre los genotipos silvestre-domesticado no hubo gran diferencia en la magnitud de la respuesta plástica. A pesar que los genotipos muestran una clara variedad genética, la respuesta nos indica que la plasticidad fenotípica para estos caracteres se conserva en las variedades domesticadas. Los rasgos reproductivos se vieron poco afectados, lo que nos puede indicar una estrategia para mantener la reproducción óptima sin importar el ambiente, además de que los genes asociados a la producción de frutos están altamente conservados ya que no hubo diferencia significativa entre silvestres y domesticados. Fisiológicamente observamos que el estado de domesticación provoca una respuesta plástica distinta en algunos genotipos analizados, pero esta respuesta no se puede generalizar para todas las variedades silvestre y domesticadas, arrojando a la luz que posiblemente las fuerzas selectivas específicas de cada ambiente y variedad son las que influyen en esta característica. Un resultado notado fue que la mayor concentración de clorofila fue en el tratamiento de luz que imita las condiciones de cultivo doméstico; de esto se puede inferir que la exposición crónica al 100% de luz provoca respuestas fotoprotectoras.

Después del análisis podemos sustentar que existe plasticidad fenotípica en las variedades domesticadas de *C. annuum*. La domesticación de las variedades analizadas no afecta significativamente a la respuesta plástica. Hay rasgos que mantienen las características plásticas similares y aunque exista un cambio, este efecto es variable entre los genotipos.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Allaby, R. G., Ware, R. L., & Kistler, L. (2019). A re-evaluation of the domestication bottleneck from archaeogenetic evidence. *Evolutionary Applications*, 12(1), 29–37. <https://doi.org/10.1111/eva.12680>
- Almeida, E. I. B., de Medeiros Corrêa, M. C., Mesquita, R. O., Galão, M. I., DoVale, J. C., de Sousa Silva, M., Cajazeira, J. P., & Queiroz, R. F. (2021). Ecophysiology and production of red pitaya under different light conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 15(8), 1130–1138. <https://doi.org/10.21475/ajcs.21.15.08.p3099>
- Azcón-Bieto, J; Talón, M. (2000). Fundamentos de fisiología vegetal (2da ed.). McGraw-Hill - INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S. L.
- Cambrón-Sandoval, V. H., España-Boquera, M. L., Sánchez-Vargas, N. M., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., Herrerías-Diego, Y. (2011). Producción de clorofila en *Pinus pseudostrabus* en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo. *Revista chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, XVII(2), 253–260. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.09.077>
- Cisneros-Silva, A., Castillo, G., Chávez-Pesqueira, M., Bello-Bedoy, R., Camargo, I. D., & Núñez-Farfán, J. (2017). Light limitation reduces tolerance to leaf damage in *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research*, 18(4), 351–362.
- Hussain, S., Iqbal, N., Brestic, M., Raza, M. A., Pang, T., Langham, D. R., Safdar, M. E., Ahmed, S., Wen, B., Gao, Y., Liu, W., & Yang, W. (2019). Changes in morphology, chlorophyll fluorescence performance and Rubisco activity of soybean in response to foliar application of ionic titanium under normal light and shade environment. *Science of The Total Environment*, 658, 626–637. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.182>

- Hernández-Verdugo, S., González-Sánchez, R. A., Porras, F., Parra-Terraza, S., Valdez-Ortiz, A., Pacheco-Olvera, López-España, R. G. (2015). Plasticidad fenotípica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Botanical Sciences*, 93(2), 275–290. <https://doi.org/10.17129/botsci.237>
- Hoffmann, A. A., & Bridle, J. (2023). Plasticity and the costs of incorrect responses. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(3), 219–220. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.012>
- Kraft, K. H., Brown, C. H., Nabhan, G. P., Luedeling, E., Luna Ruiz, J. de J., Coppens d'Eeckenbrugge, G., Hijmans, R. J., & Gepts, P. (2014). Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), 6165–6170. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>
- Krause, G. H., & Weis, E. (1984). Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. *Photosynthesis Research*, 5(2), 139–157. <https://doi.org/10.1007/BF00028527>
- Krishnan S. G, Waters DLE, Henry RJ (2014) Australian Wild Rice Reveals Pre-Domestication Origin of Polymorphism Deserts in Rice Genome. *PLoS ONE* 9(6): e98843. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098843>
- Luna-Ruiz, J. de J., Nabhan, G. P., & Aguilar-Meléndez, A. (2018). Shifts in plant chemical defenses of Chile Pepper (*Capsicum annuum* L.) due to domestication in Mesoamerica. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(APR). <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00048>
- Matesanz, S., & Milla, R. (2018). Differential plasticity to water and nutrients between crops and their wild progenitors. *Environmental and Experimental Botany*, 145(October 2017), 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.014>

- Matos, F. S., Wolfgramm, R., Gonçalves, F. V., Cavatte, P. C., Ventrella, M. C., & DaMatta, F. M. (2009). Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2), 421–427.  
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.06.018>
- Melis, A. (2009). Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency. *Plant Science*, 177(4), 272–280.  
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.06.005>
- Meyer, R. S., & Purugganan, M. D. (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 14(12), 840–852.  
<https://doi.org/10.1038/nrg3605>
- Milla, R., Osborne, C. P., Turcotte, M. M., & Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(8), 463–469.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.006>
- Montes Hernández, S. (2010). Recopilación y análisis de la información existente de las especies del género *Capsicum* que crecen y se cultivan en México [Reporte técnico]. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, Cd. de México. México.
- Munguía-Rosas, M. A. (2021). Domestication reduces phenotypic plasticity in chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I.M. Johnst). *Botanical Sciences*, 100(1), 93–106.  
<https://doi.org/10.17129/botsci.2879>
- Núñez-Farfán, Juan; Careaga, Sonia; Fornoni, Juan; Ruiz-Montoya, Lorena; Valverde, P. (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *Revista Especializada En Ciencias Químico Biológicas*, 6(1), 16–24.

- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 481–486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Pigliucci, M. (2001). Phenotypic Plasticity. En D. Fox, Charles; Roff, Dereck; Fairbairn (Ed.), *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies* (pp. 58–79). *Oxford University Press, Inc.*
- Schemer, S. M., & Lyman, F. (1991). The genetics of phenotypic selection II . Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 4: 23-50.  
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1991.4010023.x>
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Singh Sidhu, G. P., Bali, A. S., Handa, N., Kapoor, D., Yadav, P., Khanna, K., Bakshi, P., Rehman, A., Kohli, S. K., Khan, E. A., Parihar, R. D., Yuan, H., Thukral, A. K., Bhardwaj, R., & Zheng, B. (2020). Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(2), 509–531.  
<https://doi.org/10.1007/s00344-019-10018-x>
- Solís-Montero, V., Bello-Bedoy, R., & Munguía-Rosas, M. A. (2022). Non-random distribution of maax pepper plants ( *Capsicum annuum* var . *Glabriusculum* in Mayan homegardens : Effects on plant size , fruit yield and viral diseases. 1–16.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2163566/v1>
- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. a. diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, 47(4), 1009–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02132.x>
- Taiz, Lincoln; Zeiger, E. (2010). Photosynthesis: Physiological and Ecological Considerations. In *Plant Physiology* (5th ed., pp. 171–192). *Sinauer Associates Inc.*

- Tufto, J. (2017). Domestication and fitness in the wild: A multivariate view. *Evolution*, 71(9), 2262–2270. <https://doi.org/10.1111/evo.13307>
- Valladares, F. (2003). Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity. En: Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W., Hellwig, F. (eds) *Progress in Botany*, 64, 439-471. Springer, Berlin, Heidelberg.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-642-55819-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-55819-1_1)
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749–763.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x>
- Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166(1), 49–60.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01296.x>
- Vela, E. (2009). Los chiles de México: Catálogo visual. 38. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, Cd. de México. México.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D., & Van Tienderen, P. H. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5), 212–217.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89061-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89061-8)
- Via, S., & Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39(3), 505–522.  
[doi:10.1111/j.1558-5646.1985.tb00391.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00391.x)

- Vilela, A. E., & González-Paleo, L. (2015). Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *Journal of Arid Environments*, 113, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.09.005>
- Wang, M.-Z., Li, H.-L., Liu, C.-X., Dong, B.-C., & Yu, F.-H. (2022). Adaptive plasticity in response to light and nutrient availability in the clonal plant *Duchesnea indica*. *Journal of Plant Ecology*, 15(4), 795–807. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab116>
- Zhang, H., Zhong, H., Wang, J., Sui, X., Xu, N. (2016). Adaptive changes in chlorophyll content and photosynthetic features to low light in *Physocarpus amurensis* Maxim and *Physocarpus opulifolius* “Diabolo”. *PeerJ*, 4, e2125. <https://doi.org/10.7717/peerj.2125>

## 7. ANEXO TABLAS

**Anexo I.** Media ( $\pm$  error estándar) de las características medidas en las variedades de *Capsicum annuum* a los 40 días desde el comienzo de su tratamiento excepto área foliar fue a los 79 días y número de frutos a los 72 días. Tratamiento control (C), tratamiento con luz intermedia (S) y tratamiento mayor reducción de luz (SS); SPC población silvestre de San Pedro de la Cueva; MAAX población silvestre de Mérida, Yucatán; VER población silvestre de Veracruz; YAH variedad domesticada de chile de árbol; GUE variedad domesticada de chile güero y SER variedad domesticada de chile serrano. Para altura y tasa relativa de crecimiento (TRC) N=85; para medidas de clorofila (ICC) N=251; para número de frutos N=87; para área foliar N=813.

Variedad	Altura Tratamiento			Área foliar Tratamiento			ICC Tratamiento			Número de frutos Tratamiento		
	C	S	SS	C	S	SS	C	S	SS	C	S	SS
SPC	27.26 $\pm 4.16$	43.26 $\pm 5.35$	29.22 $\pm 3.27$	9.65 $\pm 0.52$	15.61 $\pm 0.67$	20.92 $\pm 0.68$	30.05 $\pm 4.25$	40.34 $\pm 1.78$	22.46 $\pm 1.04$	26 $\pm 5.8$	37.8 $\pm 12.4$	6.4 $\pm 4.1$
MAAX	19.9 $\pm 10.96$	19.96 $\pm 5.06$	22 $\pm 3.32$	9.97 $\pm 0.82$	11.59 $\pm 0.44$	22.21 $\pm 1.38$	19.83 $\pm 1.07$	17.91 $\pm 1.56$	14.61 $\pm 0.94$	0 0	5.4 $\pm 5.4$	0 0
VER	21.26 $\pm 1.89$	16.1 $\pm 4.55$	14.12 $\pm 4.37$	12.6 $\pm 1.17$	9.19 $\pm 0.51$	31.49 $\pm 2.89$	14.75 $\pm 1.12$	14.55 $\pm 1.57$	14.35 $\pm 1.45$	38.4 $\pm 11.8$	17.8 $\pm 13.6$	0 0
YAH	32.86 $\pm 4.58$	48.36 $\pm 12.47$	43.12 $\pm 4.92$	8.29 $\pm 0.38$	13.62 $\pm 0.76$	23.25 $\pm 1.11$	16.21 $\pm 1.94$	16.44 $\pm 1.92$	17.88 $\pm 1.5$	8.6 $\pm 4.4$	16.6 $\pm 6.5$	3.2 $\pm 2.1$
SER	23.54 $\pm 6.57$	41.64 $\pm 3.37$	36.64 $\pm 4.69$	4.46 $\pm 0.16$	6.31 $\pm 0.30$	10.04 $\pm 0.61$	24.88 $\pm 2.69$	31.95 $\pm 2.15$	28.43 $\pm 1.3$	39.6 $\pm 6.7$	47.2 $\pm 0.9$	20 $\pm 6.8$
GUE	16.72 $\pm 4.48$	22.56 $\pm 2.46$	21.03 $\pm 3.64$	8.78 $\pm 0.36$	11.48 $\pm 0.36$	20.58 $\pm 1.52$	63.67 $\pm 4.7$	44.78 $\pm 3.93$	18.66 $\pm 1.8$	9.8 $\pm 3.6$	11 $\pm 2.5$	3 $\pm 1.5$

**Anexo II.** Media ( $\pm$  error estándar) de las características medidas de los genotipos silvestres (WT) y domesticado (DM) *Capsicum annuum* a los 40 días desde el comienzo de su tratamiento excepto área foliar fue a los 79 días y número de frutos a los 72 días. Tratamiento control (C), tratamiento con luz intermedia (S) y tratamiento mayor reducción de luz (SS). Para altura y tasa relativa de crecimiento (TRC) N=85; para medidas de clorofila (ICC) N=251; para número de frutos N=87; para área foliar N=813.

Genotipo	Altura Tratamiento			Área foliar Tratamiento			ICC Tratamiento			Número de frutos Tratamiento		
	C	S	SS	C	S	SS	C	S	SS	C	S	SS
WT	23.01	26.44	21.78	10.81	12.13	24.31	21.84	24.49	17.44	21.47	20.33	2.3
	$\pm 3.31$	$\pm 4.17$	$\pm 2.57$	$\pm 0.52$	$\pm 0.38$	$\pm 1.03$	$\pm 1.88$	$\pm 1.98$	$\pm 0.87$	$\pm 5.91$	$\pm 6.92$	$\pm 1.50$
DM	24.92	37.52	35.37	7.06	10.47	17.36	30.50	31.06	21.59	19.33	24.93	8.75
	$\pm 3.41$	$\pm 5.00$	$\pm 3.64$	$\pm 0.24$	$\pm 0.49$	$\pm 0.84$	$\pm 3.42$	$\pm 2.36$	$\pm 1.18$	$\pm 4.70$	$\pm 4.78$	$\pm 3.28$