

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS
DEL INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

Unidad Mérida

Departamento de Ecología Humana

**No todos los caminos llevan a la domesticación: manejo del chile y sus
consecuencias**

Tesis que presenta
María Virginia Solís Montero

Para obtener el grado de
Doctora en Ciencias
en
Ecología Humana

Directores de tesis
Dr. Miguel Ángel Munguía Rosas
Dr. Rafael Bello Bedoy

Mérida, Yucatán

Marzo, 2024

DEDICATORIA

*A todos los seres que hicieron posible la culminación
de este sueño*

En memoria de

Mi amada abuela

Arquela Quintal Vázquez

Mis tíos

Elvia Solís Quintal

Luis Felipe Solís Quintal

Lucila Montero Herrera

Martha Montero Herrera

Juan Montero Herrera

Javier Montero Herrera

A mi amigo

Óscar Catzín Pat

*Que este trabajo sirva como un modesto tributo a su legado y como un recordatorio
de su compañía en mi camino por esta vida*

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a todas las personas e instituciones que fueron fundamentales en el desarrollo de esta investigación en el campo de la ecología humana y domesticación de plantas. A Conahcyt, por el apoyo financiero (Beca 585871) para llevar a cabo esta investigación de manera exitosa.

A mis directores de tesis, doctores Miguel Munguía Rosas y Rafael Bello Bedoy, por su orientación, asesoramiento y compromiso con este proyecto. A Rafael en particular por recibirme en el Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución de la Facultad de Ciencias UABC Ensenada y acompañarme en el proceso de aprendizaje académico y del quehacer de un científico en el aula y el laboratorio, sobre los retos que surgen en la vida y el temple necesario para superarlos.

Al Síndico de tesis integrado por los doctores Tere Castillo Burguete, Daniela Martínez Natarén, Alejandro Casas Fernández y Salvador Montiel Ortega, cuya experiencia y consejos fueron esenciales en la dirección de este trabajo. Cada uno contribuyó de manera significativa en mi desarrollo académico y personal. Me gusta pensar que fui una semilla a la que cada uno abonó y protegió. Daniela, estuviste cerca todo el tiempo y pendiente de mi proceso de crecimiento. Tere, cuando llegó el momento de germinar, generosamente me proporcionaste el espacio idóneo para hacerlo, alentándome a crecer cada día. Gracias a todos, muchas gracias a ambas.

A Ernesto Ochoa, auxiliar de laboratorio, por su dedicación y contribución en las labores de investigación; por acompañarme a campo en tiempos de Covid-19. Gracias por regalarnos de tu calidez humana y recordarnos que también necesitamos divertirnos y descansar.

A Leonor Chablé y Celeste Vorrath, amigas y secretarias del departamento de Ecología Humana, por su calidez y comprensión, su ayuda y organización constante en el ámbito

administrativo y logístico. A Ligia Uc Vázquez, por ayudarme siempre con los detalles de cómputo y regalarme una linda amistad.

A los profesores y auxiliares del Departamento de Ecología Humana por compartir su conocimiento a lo largo de mi formación académica y su amistad en estos años de doctorado.

A mis padres María Montero Herrera y Nehemías Solís Quintal y a mis hermanos Alba, Kelly y Aarón por su paciencia, su apoyo incondicional y aliento constante (también por cuidar de Hunter Solís en mi ausencia). A mis tíos Beldina Solís Quintal, Wilfrido Solís Quintal y Buenaventura Solís Quintal por su respaldo absoluto. A mi pareja, Luis Chávez Pérez, y a sus padres Gloria Pérez Alonso y Luis Chávez Güemez, por su cariño y apoyo durante este proceso. A mi amiga del alma Berthine Rodríguez Solís, por sus palabras de aliento. A mis amigos Víctor Caballero y Raúl Mena por motivarme para seguir adelante y cuidar de mi bienestar.

A la señora Mercedes Ceh o mami Bety, como le llamo ahora, por abrir las puertas de su hogar para mí, adoptarme como una hija más y compartir sus conocimientos sobre Chile *maax* y sobre la vida. A Clarisa y Gemi, por la amistad que construimos y a mi sobrino Kevin, por ser un ejemplo de vida y fortaleza a tan corta edad.

A los habitantes de San Bernardo, quienes generosamente colaboraron compartiendo conocimiento y experiencias y, con ello, enriquecieron mi comprensión sobre la ecología humana a través del Chile *maax*. Celebro que este pequeño Chile sea un vehículo para establecer relaciones de amistad con una comunidad de personas cálidas y afectuosas.

A los estudiantes del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución: Betsaida, Alejandro, Polett, Berenice y Melquiades y a la técnico Anita por recibirme calurosamente, por su colaboración, trabajo incansable y su valiosa amistad. Emil Téllez y Elisa Luna, gracias por

recibirme con tanto cariño, por las horas de trabajo que invirtieron en el proyecto con los chiles y por su confianza para codirigir sus tesis de licenciatura. Estoy segura de que fue una experiencia inolvidable y de aprendizaje mutuo.

A mi familia en Ensenada Baja California. Mis amigas y hermanas del alma Silvia Calderón y Marian Velázquez, sus padres don Fernando Calderón y la señora Rosalba Cabrera por recibirme con los brazos abiertos y considerarme un miembro más de su familia.

A la señora María del Rosario y a las señoritas Mary Reyes, Patricia Rodríguez, Karina Murillo y su madre, Gloria Estrada, por acompañarme en el camino y compartir gratos momentos lejos de casa. A Lluvia, Janeth “Conejo Rojo”, July Magtell, Diana y todas las mujeres que alimentaron mi alma y corazón y enriquecieron mi experiencia durante mi estancia en Ensenada.

A mis amigos de maestría y doctorado del departamento de Ecología Humana Emily, Graciela, Julia, Henry, Jazmín, Jasset, Hugo, Álvaro, Román, Antonio, Jibram, Selvia, Ana, Pilar, Diana, Javi, Luz y Kristina por los momentos que compartimos y el apoyo mutuo.

A mis amigos del departamento de Física Aplicada, en especial a la Dra. Lucien Veleza, la Dra. Patricia Quintana, Mariné, Gloria, Ing. Mercedes Balancán Zapata, Ing. José Emilio Corona Hernández, Ing. Edgar Mauricio Romero López, contar con ustedes y compartir momentos especiales siempre es muy enriquecedor.

A los miembros del Pasaporte al Camino del Conocimiento Científico (2023), Martha Enríquez Díaz, Víctor Castillo Escalante, Julieta, Donají, Miriam, Lilian, Alex y Alfonso, compartimos y aprendimos sobre ciencia junto con los niños en cada reunión y nos divertimos también como niños. ¡Gracias por su amistad!

A mis amigas de Código violeta Yacksiri, Ximena Renán, Monserrat y Luz, juntas aprendimos grandes lecciones; gracias por estar dispuestas a buscar las mejores condiciones para hacer investigación y disfrutar haciendo ciencia. Esperemos que puedan permanecer esos espacios seguros para todos aquellos que lo necesitamos.

Al equipo de intendentes y guardias de la unidad, por recibirme cada mañana con la alegría de un nuevo día. A los dos grupos de guardias bajo la supervisión del señor Jorge Esquivel Puerto, que aún bajo las condiciones laborales desgastantes siempre me regalaron una sonrisa cálida al iniciar la jornada y una despedida emotiva al finalizar el día. A las mujeres siempre guapas Ma. Guillermina Ramírez Rodríguez, Patricia Pinzón Aguayo y Patricia Vázquez González, a los señores Raúl García Tun, Miguel Valencia Barragán, Jesús Chim Euán, Jorge Aragón y al ing. Remigio Flores Montero por las pláticas compartidas y hacer de la estancia en Cinvestav una experiencia agradable y humana.

A mi psicólogo Dr. Jerónimo Dickinson Castillo y mis amigas del caos, Larissa y Nereli por acompañarnos en estos años llenos de retos y de transformación personal y profesional. Es un placer coincidir en esta vida con personas tan maravillosas como ustedes.

A Marina Larios, directora de *Inova Consultancy* y coordinadora del programa “Mentorías en Acción” en conjunto con el *British Council*. Gracias a la beca otorgada, conocí a mi mentora Dra. María Berenice Maldonado, a quien agradezco por acompañarme en el camino de mujeres en *STEM*. De igual forma, reconocer a mis compañeras *Mentees*, en quienes encontré un espacio para compartir experiencias y aprendizajes. A mis amigas de *Matca*, Nelly, Lili, Lili Licea, Laura y Lupita, por su generoso acompañamiento en los últimos años del doctorado.

A la comunidad Tesicafé y los profesores Dr. Pierre-Louis Gorri y Dr. Francisco Montaña Cruz, a Angelina, M. C. Itzel Lugo Sánchez y Dr. Luis Josué Lugo Sánchez por aportar sus

consejos y experiencia a mi formación como doctora en ciencias y compartir gratos momentos.

A todas aquellas personas que por olvido omita en este documento, con quien compartí caminar y sumaron a mi formación como estudiante de la vida.

Cada uno de ustedes ha sido esencial en mi formación como investigadora, en mi desarrollo académico y personal. Les estoy profundamente agradecida por su contribución a este proyecto y esta experiencia inolvidable.

Quiero celebrar a todas las mujeres que han sido parte fundamental de mi vida en este camino hacia el doctorado y reiterarles mi sincero agradecimiento. Su amistad ha sido un apoyo invaluable, su sororidad ha sido mi fortaleza y su cuidado ha sido como el amor de una madre. En los momentos difíciles son mis confidentes, mis consejeras y mis aliadas incondicionales. Su presencia enriquece mi vida de maneras inimaginables; gracias por ser amigas, hermanas y madres cuando más las necesitaba. Su generosidad y afecto dejaron una huella imborrable en mi corazón. Y gracias por reconocernos brujas. En cada hechizo de amor, en la magia de nuestra resiliencia, encuentro una conexión especial que va más allá de lo cotidiano. Su luz ha iluminado mi camino y ha hecho que nuestro vínculo sea aún más mágico. Gracias por compartir ese toque especial que hace que nuestras vidas sean verdaderamente extraordinarias.

“Solo un compromiso firme y una paciencia llena de confianza evitarán que abandonemos antes de completar el proceso de aprendizaje”

Alfonso López Quintás

RESUMEN

En esta tesis se abordó el manejo del chile *maax* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*), un recurso silvestre presente comúnmente en huertos familiares mayas. El manejo de los recursos es el resultado de la interacción entre las personas y su entorno, reflejando las decisiones y preferencias socioculturales. Incluir el componente sociocultural es relevante para comprender las implicaciones ecológicas de esta interacción entre personas y sus recursos. Por tanto, este estudio se abordó desde una perspectiva de ecología humana, buscando conocer las implicaciones del manejo del chile *maax* sobre condiciones ecológicas y atributos fenotípicos potencialmente asociados a su proceso de domesticación. Para cumplir con este objetivo se llevaron a cabo entrevistas de corte etnobotánico en una comunidad maya yucateca. Las actividades de manejo documentadas sobre el chile *maax* pertenecen a la categoría de manejo incipiente no selectivo, resaltando la importancia de los huertos familiares como espacios bajo manejo que proporcionan resguardo a parientes silvestres de cultivos. Una vez definido el manejo, se evaluó su impacto en las interacciones entre el chile *maax* y elementos nodriza dentro de los huertos, encontrándose una asociación significativa con plantas perennes y objetos del huerto familiar que podrían cumplir con el papel de nodrizas para el chile *maax*. Los resultados revelaron que el chile *maax* está asociado con plantas perennes, en mayor proporción con huaya (*Melicoccus oliviformis* Kunth) y naranja agria (*Citrus aurantium* L.) y con objetos, de manera predominante con albarradas, que cumplen con el papel de nodrizas para esta variedad de chile. La plasticidad fenotípica, una de las propiedades de las plantas modificada durante la domesticación, se exploró comparando las respuestas del complejo *C. annuum* silvestre-cultivado ante variaciones en la disponibilidad de luz. En condiciones de invernadero, se simuló el nivel de luz registrado en los huertos familiares del sitio de estudio, las

condiciones de cultivo abierto de las variedades cultivadas y un nivel estresor con menor cantidad de luz. La evaluación de rasgos morfológicos y fisiológicos mostró que tanto las plantas silvestres, incluido el chile *maax*, como las cultivadas mantienen su capacidad de respuesta a los cambios en la disponibilidad de luz, sin presentar un patrón de plasticidad generalizable en el complejo evaluado.

Este trabajo subraya la función importante de los huertos familiares como reservorios para variedades silvestres de plantas como el chile *maax*. La preservación de las prácticas culturales y de estos espacios es esencial para mantener la diversidad genética y asegurar la supervivencia de parientes silvestres de cultivos. En consecuencia, se destaca la interconexión entre elementos biológicos, ecológicos y sociales en el proceso de domesticación, subrayando la necesidad de considerar estos aspectos de manera integral para comprender este proceso y conservar las plantas cultivadas, sus parientes silvestres y el conocimiento y prácticas tradicionales asociadas a ellas.

Palabras clave: chile *maax*, domesticación, etnobotánica, manejo, huerto familiar, nodrizas, plasticidad fenotípica, conservación

ABSTRACT

In this thesis, the management of *maax* chili (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* L.) was addressed, a wild resource commonly found in Mayan homegardens. Resource management is the result of the interaction between people and their environment, and a reflection of sociocultural decisions and preferences. Including the sociocultural component is relevant to understand the ecological implications of the interaction between people and their resources. Therefore, this study was approached from a human ecology perspective, aiming to understand the implications of *maax* chili management on ecological conditions and phenotypic attributes potentially associated with its domestication process. To achieve this objective, ethnobotanical interviews were conducted in a Yucatecan Maya community. The documented management activities on *maax* chili belong to the category of incipient non-selective management, highlighting the importance of homegardens as managed spaces that provide refuge for wild relatives of crops. Once the management practices were defined, their impact on interactions between *maax* chili and nurse plants within homegardens was evaluated, determining the association with perennial plants and objects that could serve as nurse plants for *maax* chili. The results revealed that *maax* chili is associated, to a greater extent, with perennial plants, particularly with huaya (*Melicoccus oliviformis* Kunth) and orange (*Citrus aurantium* L.), and with objects, predominantly with “albarradas”, which fulfill the nurse plant role for this chili variety. Phenotypic plasticity, one of the properties of plants modified during domestication, was explored by comparing the responses of the wild-cultivated *C. annuum* complex to variations in light availability. Under greenhouse conditions, the light level recorded in homegardens of the study site, open cultivation conditions of cultivated varieties, and a stressful level with lower light were simulated. The evaluation of morphological and physiological traits showed that both

wild plants, including *maax* chili, and cultivated ones maintain their responsiveness to changes in light availability, without exhibiting a no generalizable plasticity pattern in the evaluated complex.

This work emphasizes the significant role of homegardens as reservoirs for wild plant varieties such as *maax* chili. Preserving cultural practices along with these spaces is essential for maintaining genetic diversity and ensuring the survival of wild crop relatives. Consequently, the interconnectedness of biological, ecological, and social elements in the domestication process is highlighted, underscoring the need to comprehensively consider these aspects to understand this process and conserve cultivated plants, their wild relatives, and the associated traditional knowledge and practices.

Keywords: *maax* chili, domestication, ethnobotany, management, homegardens, nurse plants, phenotypic plasticity, conservation

Índice de contenido

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Componente social: La alimentación como motor de la domesticación y el surgimiento de los primeros sistemas de cultivo	5
Componente biológico: Domesticación, las fuerzas de selección y sus efectos en las plantas.	13
Componente ecológico: la domesticación influye en las interacciones ecológicas	14
Los chiles como modelo para estudiar el proceso de domesticación.....	18
Sitio de estudio.....	24
REFERENCIAS.....	26
CONOCIMIENTO ECOLÓGICO, USO Y MANEJO DEL CHILE <i>MAAX</i> (<i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>) EN UNA COMUNIDAD MAYA DE YUCATÁN.....	46
INTRODUCCIÓN	46
La recolección sistemática de PFMN como un camino hacia la domesticación	47
Los centros de domesticación, espacios para documentar el manejo de parientes silvestres	49
Manejo y procesos de domesticación del chile silvestre <i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	51
Los mayas y el chile silvestre en la península de Yucatán.....	52
MATERIALES Y MÉTODOS	53
Especie y sitio de estudio	53

Interlocutores y método de muestreo	53
Instrumentos de evaluación.....	55
Procesamiento de la información y análisis de datos	57
RESULTADOS.....	59
Descripción de los interlocutores	59
Conocimiento ecológico local sobre el chile <i>maax</i>	60
Manejo de chile <i>maax</i> en los huertos familiares	65
Usos e importancia cultural del chile <i>maax</i>	69
Conservación del chile <i>maax</i> en San Bernardo.....	73
DISCUSIÓN	74
Conocimiento ecológico local sobre el chile <i>maax</i>	75
Manejo del chile <i>maax</i> en los huertos familiares	78
Usos e importancia cultural del chile <i>maax</i>	82
Conservación del chile <i>maax</i> en San Bernardo.....	85
CONCLUSIONES.....	87
REFERENCIAS	88
DISTRIBUCIÓN DEL CHILE MAAX (<i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>) Y ASOCIACIÓN CON NODRIZAS EN HUERTOS FAMILIARES: CONSECUENCIAS EN EL TAMAÑO DE LA PLANTA, PRODUCCIÓN DE FRUTOS Y ENFERMEDADES CAUSADAS POR VIRUS.....	108

INTRODUCCIÓN.....	108
MATERIALES Y MÉTODOS.....	113
Especie y sitio de estudio.....	113
Muestreo	113
Asociación entre plantas de chile <i>maax</i> y nodrizas	113
Incidencia de enfermedades por virus.....	114
Altura de la planta y producción de frutos.....	115
Análisis de datos	115
RESULTADOS	116
Asociación entre plantas de chile <i>maax</i> y nodrizas	116
Incidencia de enfermedades por virus.....	119
Altura de la planta y producción de frutos.....	119
DISCUSIÓN.....	122
Asociación espacial con nodrizas y altura de planta.....	123
Enfermedades por virus y producción de frutos	125
CONCLUSIONES.....	126
REFERENCIAS	127
EFFECTO DE LA DOMESTICACIÓN SOBRE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN EL COMPLEJO <i>Capsicum annuum</i> : UN ENFOQUE COMPARATIVO.....	134
INTRODUCCIÓN.....	134

La luz como recurso limitante para las plantas: un medio para evaluar la plasticidad fenotípica en el contexto de la domesticación	136
El complejo silvestre-domesticado en <i>Capsicum annuum</i> : un modelo para abordar la plasticidad fenotípica	137
MATERIALES Y MÉTODOS.....	139
Sistema de estudio.....	139
Material vegetal	140
Diseño experimental	141
Rasgos fenotípicos	142
Análisis estadístico.....	144
RESULTADOS	145
Efecto de la reducción de luz sobre rasgos morfológicos.....	145
Efecto de la reducción de luz sobre rasgos fisiológicos	149
Efecto de la reducción de la luz sobre rasgos reproductivos	151
DISCUSIÓN.....	155
Efecto de la reducción de luz sobre rasgos morfológicos.....	156
Efecto de la reducción de luz sobre rasgos fisiológicos	157
Efecto de la reducción de luz sobre rasgos reproductivos	158
CONCLUSIONES.....	159
REFERENCIAS	160

DISCUSIÓN GENERAL	168
Limitaciones del estudio y propuestas futuras	174
CONCLUSIONES	176
REFERENCIAS	178
ANEXOS	183
Anexo 1. Entrevista semi estructurada sobre manejo de chile silvestre para participantes propietarios de huertos familiares	183
EVENTOS Y PUBLICACIONES DERIVADAS	188
VITA.....	190

Índice de figuras

Figura 1.1 Representación esquemática del proceso de domesticación como un continuo en el espacio-tiempo.....	8
Figura 1.2 Localización de San Bernardo, Yucatán (círculo blanco). Se señala la ubicación de Mérida, capital de Yucatán y la imagen superior muestra la ubicación de San Bernardo y de Yucatán en el contexto geográfico de Mesoamérica y los Estados Unidos de América. Tomado de Solís-Montero <i>et al.</i> (2023).	25
Figura 3.1 Distancia entre las plantas de chile <i>maax</i> (<i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i> ; en la figura: Chile maax y puntos al azar, Puntos al azar) hacia la planta perenne (Planta nodriza) u objeto inanimado (Objeto nodriza) más cercanos. Los datos son los valores promedio \pm 1 ES. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$	117
Figura 3.2 Radiación fotosintéticamente activa en cuatro microhábitats ocupados por plantas de chile <i>maax</i> : abierto (Abierto , no asociado con ninguna planta u objeto), debajo de una planta perenne (Planta), debajo de un objeto inanimado (Objeto) y debajo de una planta perenne y un objeto (Planta y Objeto). Los datos son la media \pm 1 ES. Diferentes letras para las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$).....	119
Figura 3.3 A) Relación entre la distancia hacia la planta perenne más cercana; B) la distancia al objeto más cercano (principalmente albarradas y edificios); C) radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la producción de frutos de plantas de chile <i>maax</i> en huertos familiares de Yucatán. Todas las pendientes de las líneas de regresión difirieron significativamente de cero.	121

Figura 3.4 Relación entre la distancia al objeto más cercano y la altura de las plantas de chile *maax* en huertos familiares de Yucatán. La pendiente de la línea de regresión fue estadísticamente diferente de cero. 122

Figura 4.1 Respuestas de rasgos morfológicos (± 1 error estándar) de variedades silvestres (línea punteada) y variedades cultivadas (línea continua) de *C. annuum* creciendo en diferentes ambientes de luz. **A)** Altura promedio (cm), **B)** Ancho de tallo promedio (mm), **C)** Número de hojas promedio, (n = 89); **D)** Promedio de área foliar (cm²) a los 79 días, (n = 813); **E)** Área foliar específica (cm²/g) a los 79 días, (n = 54); **F)** Masa foliar específica (g/cm²) a los 79 días (n = 54). C = control, S = tratamiento con una capa de malla sombra y SS = tratamiento con tres capas de malla sombra. Poblaciones silvestres: SPC (San Pedro de la Cueva), MAAX (Yucatán), VER (Veracruz); variedades domesticadas: YAH (chile de árbol), GUE (chile güero) y SER (chile serrano). 147

Figura 4.2 Respuestas de rasgos fisiológicos (± 1 error estándar) de variedades silvestres (línea punteada) y variedades cultivadas (línea continua) de *C. annuum* creciendo en diferentes ambientes de luz. **A)** Tasa relativa de crecimiento promedio a los 30 días, (n = 89); **B)** Índice de contenido de clorofila a los 40 días creciendo en diferentes ambientes de luz, (n = 251). 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 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 151

Figura 4.3 Respuestas de rasgos reproductivos (± 1 error estándar) de variedades silvestres (línea punteada) y variedades cultivadas (línea continua) de *C. annuum* creciendo en

diferentes ambientes de luz. A) Número de días promedio a la floración; B) Altura promedio a la floración; C) Número de frutos promedio; todas las variables observadas hasta los 79 días del experimento (n = 83). 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 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..... 154

Índice de tablas

Tabla 2.1 Descripción de distintas formas de manejo de plantas. Información tomada y adaptada de Bye, 1993; Casas <i>et al.</i> , 1997, 2001; Caballero y Cortés, 2001; González-Insuasti y Caballero, 2007; Fuller <i>et al.</i> , 2014; Svizzero, 2022.	58
Tabla 2.2 Características sociodemográficas de los interlocutores que participaron en entrevistas semiestructuradas sobre el manejo del chile <i>maax</i> en San Bernardo, Yucatán..	60
Tabla 2.3 Aves dispersoras de semillas de chile <i>maax</i> y frecuencia de mención por habitantes de San Bernardo	64
Tabla 2.4 Prácticas de manejo de plantas de chile <i>maax</i> registradas en 42 huertos en una comunidad rural maya de Yucatán. Se señala la proporción de interlocutores que realizan alguna (s) de las prácticas.....	66
Tabla 2.5 Principales formas de consumo de chile <i>maax</i> y modos de preparación reportados por 42 interlocutores de San Bernardo, Yucatán. Se describe la preparación, ingredientes principales y la frecuencia de mención.....	70
Tabla 3.1 Porcentaje de plantas de chile <i>maax</i> (Chile) y puntos al azar (Punto al azar) asociados con la planta perenne leñosa más cercana (Planta), objetos (Objeto), o ambos, así como aquellos sin asociación (Abierto) con objetos o plantas en huertos familiares de Yucatán. Se indica el porcentaje de plantas asintomáticas y sintomáticas de enfermedad causada por virus (Asintomáticas/Sintomáticas) en espacios abiertos (Abierto) o debajo de la sombra de plantas perennes (Planta), objetos (Objeto) o ambos (Planta y Objeto). La frecuencia para cada categoría se señala entre paréntesis. La estadística resultante de	

comparar la distribución de frecuencias entre elementos (Chile vs. Puntos aleatorios) y el estatus de salud (Asintomáticas y Sintomáticas) se muestran en la última columna. 118

Tabla 3.2 Resultados de modelos lineales generalizados de efectos mixtos para evaluar el efecto de la distancia a la planta perenne más cercana (distancia a la planta) y al objeto más cercano (distancia al objeto), y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) sobre la incidencia de síntomas de enfermedad viral, producción de frutos y la altura de plantas de chile *maax* en huertos familiares de Yucatán. El modelo para la enfermedad sintomática por virus, la producción de frutos y la altura asumieron distribuciones binomiales, de Poisson y de error gaussiano, respectivamente. Para los modelos de producción de frutos y altura de la planta, se utilizó la enfermedad por virus como fuente de variación. 120

Tabla 4.1 Resultados de análisis de varianza de dos vías para rasgos morfológicos de *Capsicum annuum* entre variedades creciendo en tres niveles distintos de disponibilidad de luz a los 30 días (altura y ancho de tallo, número de hojas); área foliar, área foliar específica y masa foliar específica a los 79 días (n = 89 plantas). 146

Tabla 4.2 Resultado de análisis de varianza de dos vías para rasgos fisiológicos de *Capsicum annuum* entre variedades creciendo bajo tres niveles diferentes de disponibilidad de luz. La tasa relativa de crecimiento desde el comienzo de su tratamiento, excepto clorofila a los 40 días. Para tasa relativa de crecimiento (n = 85); para clorofila (n = 251). 150

Tabla 4.3 Resultado de análisis de varianza de dos vías para rasgos reproductivos de *Capsicum annuum* entre variedades creciendo bajo tres niveles diferentes de disponibilidad de luz al finalizar el experimento (79 días). Para altura y número de días a la floración (n = 85); para número de frutos (n = 53). 152

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

La domesticación es un fenómeno complejo (Diamond, 2007) y al abordarlo desde una perspectiva de ecología humana es posible reconciliar sus componentes biológico, ecológico y social. Reconocer las interacciones entre personas y plantas y sus efectos en un contexto específico amplía la noción de domesticación más allá de los cambios biológicos en las plantas dirigidos por el proceso de selección humana (Diamond, 2007; Casas *et al.*, 2015). Este enfoque holístico es fundamental para entender cómo la domesticación ha influido en la biodiversidad, la distribución de especies, los paisajes y la humanidad (Diamond, 2007; Scott, 2017). Para comprender el papel del tipo de manejo que se le da a una especie para lograr su domesticación, se documentan y revaloran los conocimientos tradicionales de las comunidades locales. Documentar este conocimiento permite preservar y compartir la sabiduría acumulada por generaciones sobre el manejo de los recursos vegetales (Casas *et al.*, 2015).

Dentro del conjunto de conocimientos tradicionales se pueden identificar prácticas de manejo sostenibles y promover el manejo responsable de estos elementos valiosos de la naturaleza (Berkes *et al.*, 2000; Gagnon y Berteaux, 2009; Albuquerque *et al.*, 2021). Esto es fundamental para la conservación de la biodiversidad, especialmente en un mundo en el que la presión sobre los recursos es cada vez mayor. Cuando se analiza en conjunto el conocimiento tradicional de diferentes grupos culturales, la perspectiva se amplía al comprender cómo las personas valoran, utilizan y manejan sus recursos en diferentes contextos culturales (Berkes *et al.*, 2000). Reconocer la influencia de la cultura en la domesticación fomenta la preservación de la diversidad cultural, ya que diferentes

comunidades tienen enfoques y prácticas únicas de manejo y domesticación de sus recursos. Por ello, las estrategias de conservación deben considerar las plantas de interés y los grupos humanos asociados a ellas mediante su uso y manejo.

Esta tesis explora los tres componentes del proceso de domesticación en plantas (Diamond, 2002; Chen *et al.*, 2015): i) el componente social; ii) el componente ecológico y iii) el componente biológico. Para abordar en conjunto estos componentes es necesario representarlos en un contexto socio-ecológico adecuado que sirva como modelo de estudio. Se trata de los cultivos que coexisten con sus parientes silvestres en sus centros de domesticación y continúan bajo manejo de los pueblos originarios, siguiendo prácticas tradicionales (Chen *et al.*, 2017). En este contexto, los chiles del complejo *Capsicum annum* (Solanaceae) representan un modelo de estudio destacado. Esta especie, cuyo proceso de domesticación inició hace más de 6,000 años, mantiene una estrecha relación histórica con los humanos. A través de esta relación, *C. annum* es un elemento crucial que cohesiona la historia cultural y económica en México (Long-Solís, 1998).

El pariente silvestre de los chiles cultivados, *Capsicum annum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser y Pickersgill, se aprovecha principalmente como recurso alimenticio y, en algunos lugares de México, como elemento ceremonial y/o medicinal (Long-Solís, 1998; Dehouve, 2018; Sault, 2018; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2021). Esta variedad de chile silvestre es un recurso valioso para las personas porque sirve como especia para acompañar diferentes comidas (Hayano-Kanashiro *et al.*, 2016). Su valor incrementa porque es un recurso fitogenético útil para el mejoramiento genético de sus variedades cultivadas (Hayano-Kanashiro *et al.*, 2016).

Gran parte de la evidencia indica que este chile fue domesticado en México, y se sugiere que su proceso de domesticación ocurrió de forma paralela en distintas regiones del

país, entre ellas la península de Yucatán (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2014). Sin embargo, la mayoría de la información disponible sobre la relación entre esta especie y quienes la manejan o la cultivan, así como la información sobre aspectos ecológicos y biológicos proviene principalmente de estudios realizados en el centro y norte de México (Perramond, 2005; Martínez-Torres, 2007; López-España *et al.*, 2016; Jiménez-Leyva *et al.*, 2022) dejando de lado uno de los posibles centros de domesticación: la península de Yucatán. Con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre la historia evolutiva de *C. annuum* var. *glabriusculum*, esta investigación se centra en el chile silvestre de esta región biogeográfica, buscando conocer la relación entre el chile silvestre y algunas interacciones ecológicas en el huerto familiar maya contemporáneo de la península de Yucatán, la arena principal donde ocurren estas interacciones.

En la península de Yucatán el chile silvestre recibe el nombre maya de *maax iik*¹, mismo que, aunque en algunos aspectos es similar a otras poblaciones de chile silvestre (e.g. frutos pequeños, ovalados), presenta particularidades ecológicas y funcionales. Una de ellas es su asociación con los huertos familiares como hábitat, porque al crecer en un hábitat creado por el hombre y en contacto estrecho con sus manejadores, es posible estudiar cómo con el chile *maax* se desafía la dicotomía silvestre-cultivado. Su posición ambigua dentro de esta dicotomía es evidente en la literatura cuando algunas veces se le refiere como silvestre, otras como semi-silvestre, arvense o semi-domesticado (e.g. Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Pérez-Martínez *et al.*, 2022).

Por lo anterior, en el segundo capítulo de esta tesis se describe el manejo que se realiza con el chile *maax* bajo su contexto específico: el huerto familiar maya contemporáneo de la

¹ Palabra maya que en español se traduce como “chile pequeño”; la palabra proto maya *iik* significa chile (Kaufman, 1994, 2003).

península de Yucatán. En el huerto familiar las plantas se encuentran bajo presiones de selección del ambiente abiótico y biótico. El factor humano es una fuente de presión de selección por su papel preponderante en la distribución y abundancia los recursos. Por ello, en el capítulo tres se indaga sobre la influencia de factores abióticos como la cantidad de luz disponible y estructura del huerto familiar, en la distribución del chile *maax* en el huerto familiar.

Uno de los componentes de los huertos familiares son los árboles y/o arbustos que, por sus características, sirven de percha para agentes dispersores de semillas. Debajo del dosel de estas plantas la temperatura disminuye y la humedad incrementa, permitiendo que plantas tolerantes a la sombra puedan establecerse ahí. Cuando la temperatura disminuye, se reduce el estrés térmico, uno de los factores abióticos que se relaciona con la susceptibilidad a patógenos y enfermedades en las plantas. Al crear espacios idóneos para el reclutamiento natural, estos árboles y arbustos reciben el nombre de nodrizas (Nabhan, 1987). Al igual que las plantas, algunos objetos inanimados pueden facilitar estos espacios idóneos y servir como percha para los dispersores. Estos objetos pueden ser rocas y algunas construcciones² como las albarradas, por lo que pueden cumplir con una función similar a la de las plantas nodriza (Munguía-Rosas y Sosa, 2008). Bajo estas circunstancias, las plantas, objetos y estructuras nodriza desempeñan un papel relevante en la distribución, el éxito reproductivo y susceptibilidad a infecciones por virus del chile *maax* en este hábitat antropogénico.

Por último, en el capítulo cuatro se describe cómo el chile *maax* lidia con variaciones ambientales propias de un sistema agroforestal estratificado como el huerto familiar, y se pone a prueba cómo el efecto de la variación en la luz afecta diferentes aspectos del

² Palabra que hace referencia, en el contexto de este trabajo, a toda obra construida o edificada (RAE, 2023).

desempeño en estructuras vegetativas y reproductivas del chile. Para contextualizar esta variedad dentro del gradiente de intensidad de manejo, se incluyeron en el diseño experimental variedades de chile silvestre y variedades domesticadas o con una historia de domesticación conocida, logrando así ubicar al chile *maax* y su respuesta a diferentes niveles de luz dentro de un gradiente de domesticación.

Para ofrecer un contexto teórico común en los capítulos descritos, en las siguientes líneas generales se desarrolla la teoría, los mecanismos y los componentes involucrados en el proceso de domesticación, finalizando con la descripción de la especie y el sitio de estudio. Hacia el final del documento, se integran los resultados más relevantes de la tesis, concluyendo con los aportes centrales de la misma.

Componente social: La alimentación como motor de la domesticación y el surgimiento de los primeros sistemas de cultivo

Mediante sus actividades, el ser humano ha jugado un papel importante en la transformación de los espacios que lo rodean y de los organismos que se encuentran en estos (Casas *et al.*, 2015; Hendry *et al.*, 2017). Entre estas actividades se encuentran aquellas que las personas realizan para obtener sus alimentos o materia prima para prepararlos. La alimentación es una de las necesidades básicas que el ser humano ha cubierto mediante el consumo de una gran variedad de especies animales y vegetales, sus derivados y, en menor medida, de otros organismos como los hongos (Zhang *et al.*, 2023). A lo largo de la historia, las estrategias que han utilizado diferentes grupos de personas para obtener y/o producir sus alimentos (mediante cacería, recolección, dispersión, agricultura), han modificado diversos rasgos de los seres vivos de los que se alimentan, así como el entorno que habitan. Entre estas estrategias, la agricultura es la que ha generado la mayor

cantidad de esas modificaciones (Diamond, 2002; Purugganan y Fuller, 2009; Turcotte *et al.*, 2017; Spengler, 2020).

Los primeros sistemas de cultivo probablemente surgieron de una intensificación del manejo extensivo de algunos ecosistemas naturales (Harlan, 1992; Denevan, 2001), en donde los individuos bajo selección y otros acompañantes se fueron modificando progresivamente tanto por la selección humana consciente e inconsciente, como por otras fuerzas evolutivas que actúan de forma concomitante (Diamond, 1997; Smith, 2011). Por ejemplo, los primeros cazadores-recolectores se ajustaron a su entorno mediante el desarrollo de habilidades y herramientas y lo modificaron mediante comportamientos como la selección, acumulación y transporte de plantas individuales (Wilson, 2007; Clement *et al.*, 2021). De esta manera, las personas aprovecharon y modificaron gradualmente su entorno inmediato mediante el establecimiento y desarrollo de asentamientos de cazadores-recolectores, asentamientos de las primeras sociedades agrícolas y praderas para pastoreo de animales (Diamond, 1997; Portillo *et al.*, 2020).

Las áreas geográficas en las que se ha documentado el origen y desarrollo de las variantes domesticadas de un número importante de especies de plantas, guiados por el ser humano, se denominan centros de domesticación (Vavilov, 1951). Estos centros se caracterizan por ser regiones con una gran diversidad de especies silvestres íntimamente relacionadas con asentamientos humanos y culturas igualmente diversas (Vavilov, 1951; Boege, 2008). Las regiones en las que posiblemente ocurrió el proceso de domesticación, de manera independiente, son la Creciente Fértil, Mesoamérica, China, los Andes y la Amazonia, el este de Estados Unidos, Nueva Guinea, entre otras (Harris, 2012). Mesoamérica es el centro de domesticación que incluye una parte importante del territorio mexicano (Vavilov, 1951; Casas *et al.*, 2019). En esta región, cerca de 200 especies de

plantas nativas han sido domesticadas. Las especies domesticadas incluyen cultivos económicamente importantes a nivel mundial, como el maíz (*Zea mays* L., Poaceae), las calabazas (*Cucurbita pepo* L., Cucurbitaceae), los frijoles (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae) y los chiles (*Capsicum annuum* var. *annuum* L., Solanaceae) (Bye, 1981; Casas *et al.*, 2007; Pickersgill, 2007; Piperno *et al.*, 2009; Zizumbo-Villarreal *et al.*, 2012).

Con el paso del tiempo y mediante el diseño, manejo de espacios construidos y de interacciones con otros organismos, los humanos expandieron sus actividades hacia una mayor superficie (Diamond, 1997; Clement, 1999; Kareiva *et al.*, 2007; Spengler, 2020). Al referir espacios construidos que involucran la presencia de especies de plantas y animales se indica la modificación y manipulación de algunas unidades del paisaje para obtener ciertos beneficios (Smith, 2011). En este contexto, el término paisaje alude a espacios o mosaicos terrestres en los que interactúan componentes biofísicos y socioeconómicos, diversos en su composición y espacialmente heterogéneos (Wu, 2008).

Al incrementar la intensidad de la interacción entre las poblaciones humanas y el paisaje, distintas regiones se convirtieron, gradualmente, de sitios sin manejo consciente a sitios completamente manejados (Bye, 1981; Diamond, 1997). Los organismos que se encontraban en estos sitios, cada vez más antropizados, evolucionaron en respuesta a estas presiones de selección (Casas *et al.*, 2015; Hendry *et al.*, 2017; Spengler, 2020) y otras fuerzas evolutivas como la selección natural, mutación, migración y deriva génica (Casas *et al.*, 1997; Stephens, 2010).

Dentro del gradiente de interacciones humano-naturaleza, tanto el paisaje como las poblaciones vegetales se clasifican en distintas categorías en función de la intervención humana. El paisaje se clasifica como prístino, promovido, manejado y cultivado. Las plantas asociadas con estos paisajes son silvestres, bajo “coevolución incidental”, bajo

manejo y cultivadas o domesticadas. Es importante tener presente que los límites entre categorías son artificiales y difusos, ya que varían dependiendo del contexto en el que se analicen (Zadeh, 1965). Por lo tanto, ciertos casos pueden presentar ambigüedad o transiciones entre categorías. Por ejemplo, en la actualidad coexisten plantas silvestres y domesticadas, sin embargo, contar con categorías definidas facilita comprender y comunicar un fenómeno complejo y dinámico como la domesticación. Con base en la categorización propuesta por Clement (1999) y Smith (2011) se presenta la configuración de un gradiente teórico del proceso (Fig. 1.1). Para describir este esquema, se aborda en primer lugar el paisaje, seguido de las actividades humanas que inciden en su modificación y, finalmente, las plantas que crecen bajo las condiciones de manejo descritas.

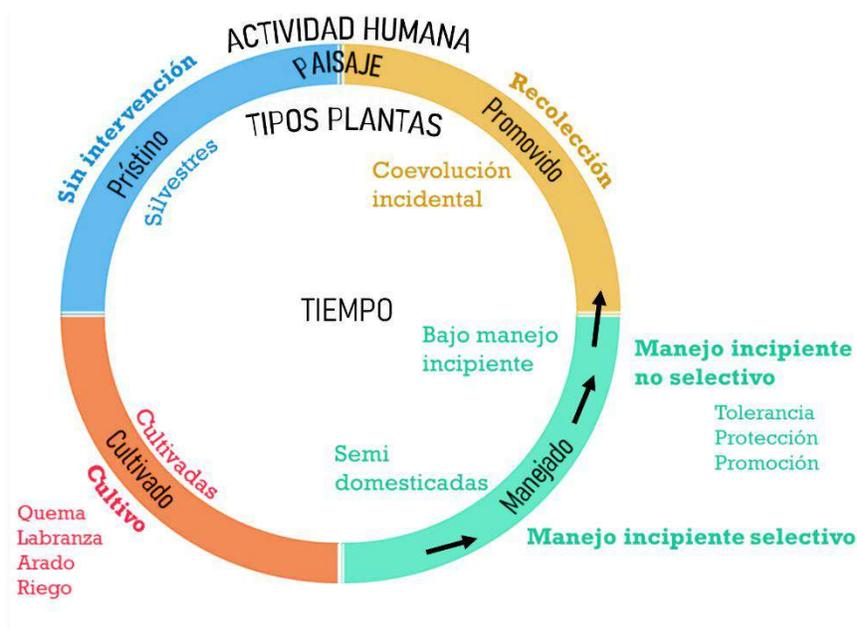


Figura 1.1 Representación esquemática del proceso de domesticación como un continuo en el espacio-tiempo

Con fines ilustrativos, en un extremo del gradiente se incluyen los paisajes prístinos (Fig. 1.1), categoría cuestionada por la poca o nula seguridad para definir y encontrar estos

“paisajes originales” o prístinos (Denevan, 1992; Clement y Junqueira, 2010). Un paisaje prístino se entiende como aquél en donde las actividades humanas no han causado cambios en la biota denominada silvestre. La siguiente categoría en la secuencia del proceso de domesticación, corresponde al paisaje promovido. El paisaje promovido se configura cuando las personas eliminan plantas que no son de su interés e incrementan el espacio disponible para el establecimiento y desarrollo de otras de importancia. Los organismos presentes en un paisaje promovido se encuentran en un estado de “coevolución” y se clasifican como plantas bajo “coevolución incidental” (Fig. 1.1; Clement, 1999). Estas se adaptan a las modificaciones antropogénicas y entran al proceso de domesticación, solo si los humanos las eligen y utilizan continuamente (Clement, 1999).

La tercera categoría corresponde al paisaje manejado. En este paisaje, las personas realizan prácticas culturales como el aclareo³, trasplantes o cultivo de individuos deseables, y la modificación incrementa con respecto a las categorías anteriores (Clement, 1999; Meyer y Purugganan, 2013). En él, se encuentran plantas bajo domesticación incipiente y otras semi-domesticadas (Fig. 1.1). Las que están bajo domesticación incipiente conservan rasgos similares (fenotipo) a sus parientes silvestres, mientras que las semi-domesticadas presentan fenotipos diferentes, relativos a sus parientes silvestres (Clement, 1999; Meyer y Purugganan, 2013). En la última categoría del gradiente están los paisajes cultivados. Éstos son espacios que han pasado por una transformación completa que favorece únicamente individuos útiles con prácticas culturales más intensivas como la quema, labranza, cultivo, riego y poda (Clement, 1999). La mayor parte de las plantas que se encuentran en los paisajes cultivados son domesticadas, en las cuales su fenotipo y genotipo han sido

³ Consiste en la remoción selectiva de algunas plantas con el objetivo de abrir espacios que permitan el crecimiento de otras (e.g. Seta *et al.*, 2021).

completamente modificados (Fig. 1). Debido a estos cambios, no sobreviven ni se reproducen fuera de estos espacios y representan el otro extremo del gradiente de domesticación (Clement, 1999; Smith, 2011; Meyer y Purugganan, 2013).

Las prácticas de manejo asociadas al proceso de domesticación presentan variaciones en función de los grupos culturales que las realizan y van desde la recolección hasta la agricultura. Existen otras prácticas de manejo alternativas de la vegetación, como el manejo *in situ*, una de las más comunes que realizan los pueblos originarios de México (Casas *et al.*, 2007). Estos autores presentan como prácticas de ese tipo la recolección sistemática y la tolerancia⁴, la promoción o fomento⁵, y la protección⁶ de especies de interés. Estas, aunque son menos intensivas que las prácticas de cultivo y selección realizadas en agroecosistemas, llegan a generar cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos en las plantas bajo manejo (Casas *et al.*, 2007). A pesar de la importancia de conservar y manejar *in situ* las especies útiles para los pueblos originarios y su cultura, existe un vacío en la caracterización y descripción de dichas prácticas, el papel que desempeñan en la alimentación familiar y su aporte económico, considerando la amplia variedad de regiones ecológicas y el territorio bioculturalmente diverso (Ordóñez, 2018; DeRoy *et al.*, 2019).

Los cambios que ocurren en las plantas durante el proceso de domesticación dependen de los ambientes agroecológicos, de las prácticas de manejo y creencias culturales (Stetter *et al.*, 2017). Si estas prácticas se detienen durante cierto periodo de tiempo, el paisaje cultivado puede retornar a estados anteriores, dependiendo del grado de modificación (Clement, 1999). A mayor perturbación y manejo, se necesita mayor tiempo para que un

⁴ Implica mantener plantas de interés que se establecen de forma espontánea en espacios antropogénicos.

⁵ Sembrar semillas o propágulos vegetativos dentro de áreas con poca perturbación.

⁶ Consiste en eliminar competidores, como otras plantas y depredadores como los herbívoros, poda y fertilización.

sitio retorne a estadios anteriores (Clement, 1999). De igual manera, los organismos tienen la capacidad para retornar a estadios previos siempre y cuando no hayan alcanzado la categoría de domesticado, pues en este punto, excepto el caso de las plantas cultivadas ferales⁷, no sobrevivirían sin la asistencia humana (De Wet y Harlan, 1975; Clement, 1999).

No todas las plantas manejadas alcanzan la categoría de domesticadas (Leach, 2007). Durante el proceso de domesticación, cada individuo responde de manera diferente al manejo; algunos reciben beneficios con las modificaciones antropogénicas, mientras que otros mueren y son reemplazados (De Wet y Harlan, 1975). En los paisajes domesticados pueden coexistir plantas domesticadas y silvestres. Estas últimas son consideradas arvenses que evolucionan junto con las cultivadas en tres diferentes vías: 1) por evolución de colonizadores silvestres que se adaptaron a perturbaciones en el hábitat, también conocidas como sinantrópicas o comensalistas (Leach, 2007; Purugganan, 2022); 2), como producto de hibridación entre especies silvestres y cultivadas; y 3) cultivos abandonados que no dependen completamente del hombre y colonizan nuevos espacios (plantas bajo domesticación incipiente y semi-domesticadas) (De Wet y Harlan, 1975; Clement, 1999; Purugganan, 2022). Los individuos en estas dos últimas categorías pueden seguir un proceso denominado de-domesticación. La de-domesticación implica la pérdida de rasgos seleccionados durante el proceso de domesticación y el retorno a características que favorecen la adaptación a espacios sin manejo (Wu *et al.*, 2021; Purugganan, 2022). En algunos casos, como la mandioca (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae), el flujo genético entre los parientes silvestres y las variedades cultivadas continúa, favoreciendo la hibridación entre estos y originando posteriormente la introgresión del cultivo hacia

⁷ Aquellas plantas domesticadas que pueden subsistir en ambientes no manejados sin la asistencia humana.

especies silvestres (e.g. *M. neusana* Nassar, *M. alutacea* D. J. Rogers y Appan, y *M. reptans* Pax) (Nassar, 2003). Entre los factores que favorecen la hibridación están la floración sincrónica por largos periodos de tiempo y la cercanía entre el hábitat natural de las especies silvestres y áreas cultivadas, permitiendo la polinización abierta (Nassar, 2003). Otras plantas que han pasado por de-domesticación son el arroz (*Oryza sativa* L., Poaceae), la cebada (*Hordeum vulgare* L., Poaceae), el trigo (*Triticum* L., Poaceae) y la berenjena (*Solanum melongena* L., Solanaceae) (Zeng *et al.*, 2018; Page *et al.*, 2019; Sun *et al.*, 2019; Guo *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2021).

Aunque la manipulación de unas especies por parte de otra no es exclusiva de los humanos, el manejo intencional de plantas, junto con la cultura, impulsa esta relación en formas distintas a como lo hacen otros organismos (Purugganan y Fuller, 2009). A través de las costumbres, cultos religiosos, leyendas y prácticas medicinales se conservan y se generan nuevas variedades (Latournerie *et al.*, 2002; Kumar, 2009). Abordar la domesticación como el resultado de un proceso de selección que conlleva finalmente a cambios de algunos rasgos en poblaciones de individuos bajo manejo y no como un evento aislado, permite evitar la dicotomía silvestre-domesticado. Ocurre en un proceso continuo (Bye, 1981; Stetter *et al.*, 2017) y contexto-dependiente, con efectos sobre plantas y animales que no son objeto directo de domesticación, pero que interactúan con los cultivos (Turcotte *et al.*, 2017). Dado lo anterior, el proceso de domesticación conlleva, además del componente social, otros componentes inseparables: biológico y ecológico (Bye, 1981; Diamond, 2002; Chen *et al.*, 2015).

Componente biológico: Domesticación, las fuerzas de selección y sus efectos en las plantas.

La evolución bajo domesticación no es exclusivamente guiada por el ser humano, puesto que la selección natural, factores ecológicos, limitantes biomecánicas y la membresía filogenética⁸ son restricciones importantes para las plantas cultivadas (Purugganan y Fuller, 2009). Las plantas estuvieron entonces, y siguen estando, sujetas a presiones de selección natural y de selección humana (Darwin, 1859; Purugganan y Fuller, 2009). Los agricultores seleccionan, de manera consciente o directa, individuos con características organolépticas de interés (De Wet y Harlan, 1975; Zohary, 2004). Al seleccionar estos individuos, también seleccionan inconscientemente plantas que están mejor adaptadas a los agroecosistemas (Zohary, 2004). En conjunto, la selección consciente e inconsciente generan cambios a nivel fenotípico y genotípico en las plantas (Ross-Ibarra *et al.*, 2007; Koenig *et al.*, 2013; Casas *et al.*, 2015; Purugganan, 2019).

El conjunto de características fenotípicas seleccionadas de forma convergente entre plantas cultivadas se denomina síndrome de domesticación (Harlan, 1975; Kantar *et al.*, 2017; Spengler, 2022). El síndrome de domesticación ha sido utilizado recurrentemente para señalar las diferencias entre los parientes silvestres y cultivos de gramíneas. Sin embargo, la evolución convergente de rasgos similares bajo condiciones de cultivo no es tan evidente en plantas que pertenecen a otras familias (Meyer *et al.*, 2012; Kantar *et al.*, 2017). El síndrome de domesticación es similar en aquellas plantas que se cultivan para un mismo propósito, como los cereales, en los que se presenta una pérdida de mecanismos de dispersión de semillas (Milla *et al.*, 2015). Los cambios que se identifican en el síndrome

⁸ Las plantas cultivadas comparten ancestros comunes con sus parientes silvestres, y esta conexión filogenética puede influir en la dirección de la evolución bajo domesticación, e.g. Zohary *et al.* (2012).

de domesticación son morfológicos, como el incremento en el tamaño del órgano de interés (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1996), fisiológicos como los mecanismos de dispersión de semillas, o de otro tipo (Milla *et al.*, 2015). Algunos de estos cambios fenotípicos son también el resultado de los efectos del ambiente donde crecen las plantas. La capacidad de un organismo para modificar su fenotipo en respuesta a cambios en el ambiente se denomina plasticidad fenotípica y cuando esta influye en la adecuación y tiene base genética, adquiere valor adaptativo (Pigliucci, 2001; Gao *et al.*, 2018).

Que las plantas posean plasticidad fenotípica es de vital importancia porque, al ser organismos sésiles, responden de forma precisa a los cambios constantes en el ambiente (Pigliucci, 2001). Pero, en plantas domesticadas la plasticidad fenotípica no es una característica deseable y se esperaría que se redujera durante el proceso de domesticación (Munguía-Rosas, 2022). Sin embargo, los estudios empíricos sobre cómo la domesticación afecta la plasticidad fenotípica aún son escasos y los patrones encontrados varían en función del cultivo evaluado, por esta razón no pueden extrapolarse de manera general (Matesanz y Milla, 2018; Munguía-Rosas, 2022). Debido a que la plasticidad fenotípica es un rasgo complejo que involucra interacciones genéticas y ambientales, su estudio y comprensión son áreas a investigar importantes en el campo de la biología evolutiva (Pigliucci, 2001, 2005).

Componente ecológico: la domesticación influye en las interacciones ecológicas

Como el proceso de domesticación puede guiar a cambios drásticos en la morfología de las plantas, también afecta los patrones de asignación de recursos hacia otras funciones y puede modificar su interacción con otros seres vivos (Rosenthal y Dirzo, 1997). Por ejemplo, Solís-Montero *et al.* (2020) documentaron una reducción en la energía para defensas contra herbívoros en la chaya cultivada (*Cnidoscolus aconitifolius* I.M. Johnst, Euphorbiaceae) al

compararla con su pariente silvestre (*C. aconitifolius*) y esta reducción modificó la interacción entre la chaya y los herbívoros. Las plantas con síndrome de domesticación pueden ser un fenotipo novedoso para los organismos que solían interactuar con el ancestro silvestre, como los herbívoros. Estos pueden experimentar cambios en su comportamiento de manera positiva (neofilia) o negativa (neofobia) al interactuar con los fenotipos domesticados (Macfadyen y Bohan, 2010; Milla *et al.*, 2015; Turcotte *et al.*, 2017). Por ejemplo, Baisden *et al.* (2018) documentaron neofobia en insectos folívoros hacia plantas cultivadas. Estos autores señalan que los cambios morfológicos y químicos que ocurren en las variedades cultivadas durante el proceso de domesticación afectaron la capacidad de los insectos para reconocerlas o aceptarlas como fuente de alimento (Baisden *et al.*, 2018).

Aunque las plantas cultivadas interactúan con una gama de individuos equiparable a las de sus ancestros silvestres, el estudio de los impactos ecológicos en plantas cultivadas se ha enfocado principalmente a las consecuencias sobre herbívoros (entre ellos, vectores de enfermedades), enemigos naturales de estos herbívoros, polinizadores (Alexander *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2018; Solís-Montero *et al.*, 2020) y la interacción con otras plantas, particularmente con comunidades de arvenses que constituyen una plaga en los agroecosistemas (Turcotte *et al.*, 2017).

Herbívoros, plagas, plaguicidas y virus. Las especies silvestres antagonistas (herbívoros y patógenos) que interactúan con las plantas domesticadas pueden afectar negativamente a la humanidad por sus impactos en servicios ecosistémicos, en la economía y salud de las personas (Turcotte *et al.*, 2017). Por ejemplo, una de las consecuencias más comunes de la domesticación, en combinación con algunas prácticas agrícolas como la fertilización, es el incremento en el tamaño y el contenido nutricional de los órganos de interés las plantas (Benrey *et al.*, 1998; Turcotte *et al.*, 2017; Whitehead *et al.*, 2017). Este incremento trae

como resultado el aumento en los niveles de herbivoría sobre las plantas domesticadas (Benrey *et al.*, 1998; Whitehead *et al.*, 2017), provocando una disminución en la cantidad de la cosecha. Obtener menor cantidad de producción genera un impacto socio-ecológico negativo para los agricultores, quienes tratan de compensarlo incrementando el uso de plaguicidas. A su vez, el control químico provoca resistencia en los insectos y daños a la salud humana (Turcotte *et al.*, 2017). Algunos herbívoros y arvenses evolucionan en respuesta a otras prácticas para suprimir plagas, como el desarrollo de mimetismo o resistencia a la rotación de cultivos (Purugganan, 2022). Los insectos herbívoros también pueden ser vectores de virus de importancia agrícola y transmitirlos a las plantas, causando efectos importantes en la producción de cultivos y en su adecuación (Alexander *et al.*, 2014). Los virus de plantas están presentes en diferentes grados a lo largo del gradiente de manejo y domesticación, y son abundantes mayormente en los monocultivos al ser sitios con mayor intensidad de manejo y menor diversidad de plantas (Alexander *et al.*, 2014). Sin embargo, los monocultivos no están aislados de las poblaciones de arvenses que crecen con ellos, y tampoco de las poblaciones de plantas silvestres que no son manejadas o manipuladas directamente. Por lo tanto, es imposible establecer límites para la movilidad de los virus, movilidad que depende de la disponibilidad de hospederos, los vectores artrópodos que los transmiten y de su comportamiento (Alexander *et al.*, 2014).

Polinizadores e introgresión genética. Una de las posibles consecuencias que surge de compartir los polinizadores entre parientes silvestres y plantas cultivadas es el flujo genético de los cultivos hacia los parientes silvestres y viceversa, ocasionando introgresión, que tiene consecuencias demográficas y genéticas negativas para las poblaciones de plantas silvestres (Turcotte *et al.*, 2017; Badillo-Montaña *et al.*, 2019; Ruiz-Gil *et al.*, 2023). Así, se esperaría que la interacción planta-herbívoro/polinizador-patógeno entre plantas

silvestres y cultivadas sea particularmente intensa y dinámica en centros de domesticación donde plantas con un grado variable de domesticación están en estrecho contacto con sus parientes silvestres, como en el caso de los agroecosistemas tradicionales de Mesoamérica.

Dispersores de semillas y plantas nodriza. Otra de las interacciones que se modifica durante la domesticación de plantas es la relacionada con la dispersión de semillas hacia sitios seguros (*safe sites*) que favorecen, entre otras cosas, la germinación y reclutamiento, como las plantas nodrizas. Debajo de ellas la temperatura disminuye y la humedad incrementa, permitiendo a otras plantas tolerantes a la sombra establecerse y crecer en ecosistemas hostiles (Nabhan, 1987; Tewksbury *et al.*, 1999; Casas *et al.*, 2007). Sin embargo, la mayor disponibilidad de agua y nutrientes en los paisajes cultivados, en contraste con las condiciones naturales, compensan la falta de nodrizas, (Casas *et al.*, 2007). La modificación de las condiciones de crecimiento bajo plantas nodriza por el cultivo abierto de plantas anuales en los agroecosistemas generó cambios en las plantas bajo manejo (Luna-Ruiz *et al.*, 2018), relacionados probablemente con el resguardo de semillas y dispersión mediada por humanos (Spengler, 2022). Uno de los cambios principales en las plantas fue el desarrollo de adaptaciones a la exposición solar, dejando de depender de las nodrizas; esta capacidad de adaptación es particularmente importante en la domesticación de especies silvestres y su cultivo en espacios agrícolas totalmente expuestos a la luz solar (Pastenes *et al.*, 2003; Lei *et al.*, 2023). Sin embargo, un campo de estudio hasta la fecha ignorado es cómo la domesticación afecta la dispersión natural y, a su vez, cómo estos efectos contribuyen a la interacción positiva planta-planta. Al estar las plantas domesticadas asociadas con los agroecosistemas, el estudio de esas interacciones en este tipo de hábitat es necesario para su comprensión integral.

Los chiles como modelo para estudiar el proceso de domesticación

Una de las plantas más emblemáticas de la cultura mexicana y que ha sido domesticada en México es el chile (*Capsicum annuum* L., Solanaceae; Long-Solís, 1998). Su consumo tradicional continúa con un fuerte arraigo en el país, ha perdurado desde tiempos prehispánicos como parte de la dieta diaria (Long-Solís, 1998; Castellón-Martínez *et al.*, 2012) y es parte integral de la cocina mexicana (Pilcher, 1998; Knapp, 2007).

Los procesos de domesticación de *C. annuum* en México ocurrieron de manera independiente en sus regiones (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2014). Aguilar-Meléndez y colaboradores (2009) consideraron que los eventos de domesticación independientes fueron más probables en el chile, en comparación con otros cultivos, porque es un condimento usado en casi todo México y cada grupo étnico del país lo utiliza según el gusto local. Estos autores usaron marcadores moleculares para identificar eventos múltiples de domesticación del chile. Aunque no obtuvieron de manera concluyente el número de eventos y su ubicación exacta, estudios posteriores sumaron información sobre la distribución etnobotánica y lingüística adicional, apoyando la idea de múltiples centros de domesticación, entre los cuales perfila la península de Yucatán (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2014). Dado que los centros de domesticación identificados representan los territorios de diversas culturas, la domesticación del chile se convierte en un sistema interesante para entender cómo varía la interacción planta-humano en los contextos culturales y cuáles son las consecuencias ecológicas de esta variación.

El chile silvestre (*C. annuum* var. *glabriusculum* L.) es un arbusto que alcanza hasta los dos metros de alto, con flores perfectas y actinomorfas (Barboza *et al.*, 2022). Las plantas de este chile se reproducen sexualmente y su producción de frutos aumenta entre junio y octubre (Hayano-Kanashiro *et al.*, 2016). Los frutos son pequeños (4.8 ± 0.39 mm

de largo, n = 127 frutos), de color verde y se tornan a rojo brillante cuando están maduros, sus semillas son pequeñas (diámetro: 1-2 mm), de color crema al amarillo (Tewksbury *et al.*, 1999).

Las investigaciones sobre el manejo y otros temas de interés etnobotánico desarrolladas en México con chile silvestre abarcan localidades de varios estados pertenecientes a la región norte (e.g. Perramond, 2005; Bañuelos *et al.*, 2008), centro-norte (e.g. Martínez-Torres, 2007), sur-sureste (e.g. Breedlove y Laughlin, 2000; Latournerie *et al.*, 2001; Faust y López, 2006; Melchor-Contreras, 2014; Gutiérrez-Burón *et al.*, 2020; Martínez-Acosta *et al.*, 2020) y suroeste (e.g. Katz, 2018; Ruiz y Vázquez-Dávila, 2018; Pérez-Martínez *et al.*, 2022). En ellos se menciona la importancia cultural relacionada con los usos alimenticios, medicinales y ceremoniales, así como el conocimiento ecológico tradicional que las personas poseen sobre el chile.

En Yucatán el chile silvestre es una de las variedades más apreciadas por los consumidores. En esta región es llamado *maax iik* en lengua maya, chile de monte o piquín (Bran *et al.*, 2007; González *et al.*, 2010). Las plantas de este chile crecen en áreas perturbadas de selva baja y mediana caducifolia, selva mediana subperennifolia y decidua, en terrenos de milpa y huertos familiares, donde se comporta como planta perenne (Cázares-Sánchez *et al.*, 2005; González *et al.*, 2010). En la revisión bibliográfica realizada para este estudio se evidenció que, a pesar de su importancia local, el chile *maax* no ha sido el tema principal de estudios etnobotánicos en Yucatán. En esta región habita un grupo étnico perteneciente a una cultura (la cultura Maya) distinta a la que ocupan las localidades previamente estudiadas y no se podrían extrapolar los resultados. La población rural juega un papel fundamental en la conservación *in situ* y es de primordial importancia documentar

el papel de la especie en la cultura y en los patrones de subsistencia campesina, las técnicas aplicadas para su manejo, su valor percibido o asignado (Casas y Parra, 2007).

En las investigaciones realizadas en Yucatán sobre el chile *maax* se incluyen descripciones morfológicas (Latournerie *et al.*, 2001; Latournerie *et al.*, 2002). Latournerie *et al.*, (2001; 2002) documentaron las variedades de chiles que los agricultores siembran y utilizan en la comunidad de Yaxcabá, Yucatán. Durante sus colectas, registraron siete morfotipos, entre ellos el chile *maax*, presente con mayor frecuencia en los huertos familiares. Estos autores compararon la tasa de coincidencia entre la clasificación de chiles que utilizan los agricultores de Yaxcabá y las variedades taxonómicas a las cuales pertenecen; encontrando una coincidencia elevada en la clasificación maya (Latournerie *et al.*, 2002). Además de la importancia del chile *maax* como alimento (Latournerie *et al.*, 2001, 2002), Flores y Kantún (1997) reportaron algunos usos rituales para esta región, como es el caso del *ch'a chaak*⁹.

Cázares-Sánchez *et al.* (2005) analizaron el contenido de capsaicinoides en morfotipos de chiles mediante la técnica de cromatografía líquida de alta resolución y determinaron que el chile *maax* procedente de Yaxcabá fue uno de los dos morfotipos más pungentes. Cisneros-Pineda *et al.* (2007) utilizaron la técnica de cromatografía de gases para comparar capsaicinoides entre variedades cultivadas de chile procedentes de Yaxcabá e Ixil y chile *maax* procedente del mercado municipal de Mérida. Determinaron que el chile *maax* fue la variedad con menor pungencia de las variedades evaluadas. Aguilar-Meléndez *et al.* (2009) analizaron la diversidad genética de chiles *C. annuum* var. *glabriusculum* y de chiles cultivados (*C. annuum* var. *annuum*) en tres grandes regiones del país, entre las que incluyeron la península de Yucatán y determinaron que la península es un centro

⁹ Ceremonia maya que se desarrolla en el campo cuyo objetivo es pedir lluvia a los dioses.

importante de diversidad y domesticación de chiles. González-Jara *et al.* (2011) analizaron el impacto del manejo en la variación genética de *C. annuum* var. *glabriusculum* proveniente de distintas zonas biogeográficas de México, incluyendo la península de Yucatán. Entre las poblaciones muestreadas de este chile bajo tres condiciones de crecimiento distintas (silvestres, toleradas y cultivadas), encontraron una disminución en la variación genética de las poblaciones cultivadas en comparación con las poblaciones silvestres. Las poblaciones de Yucatán presentaron mayor variación genética en comparación con las otras poblaciones de chile de México lo que puede reflejar un efecto de la selección o de la reducción en el tamaño efectivo (González-Jara *et al.*, 2011).

Sobre las plagas y enfermedades, Fraile *et al.* (2017) analizaron las poblaciones evaluadas por González-Jara *et al.* (2011) y determinaron la presencia de virus en las plantas. Posteriormente identificaron los virus que afectaban las plantas bajo estudio (virus del mosaico del pepino, virus del mosaico amarillo, virus huasteco vena amarilla del chile y virus del género *Potyvirus*) y correlacionaron la heterogeneidad ambiental con la presencia de estos virus en las plantas de chile. La heterogeneidad ambiental y la pérdida de biodiversidad asociada con los hábitats bajo manejo están relacionados con el riesgo de infección y muerte por virus (Fraile *et al.*, 2017). Ballina-Gómez *et al.* (2013) analizaron la respuesta de variedades de chiles *C. annuum* frente al complejo vector - virus *Bemisia tabaci* – *Begomovirus*. Una de las variedades que presentaron menor susceptibilidad a *B. tabaci* y una severidad baja de los síntomas de la enfermedad por *Begomovirus* fue el chile *maax* (Ballina-Gómez *et al.*, 2013).

En algunos sitios, particularmente al norte de México y sur de Estados Unidos, el chile silvestre está en asociación espacial definida con plantas nodriza. Esta asociación es conocida por los recolectores locales y les sirve de indicador para localizar y recolectar esta

variedad de chile (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999; Tewksbury y Nabhan, 2001; Martínez-Torres, 2007; Bañuelos *et al.*, 2008; Murillo-Amador *et al.*, 2015). La relación entre nodrizas y la presencia de chile *maax* también está influenciada por sus dispersores pues los frutos de este chile son muy apetecidos por las aves (Cázares-Sánchez *et al.*, 2005; Carlo y Tewksbury, 2014). Las aves de las especies *Pitangus sulphuratus*, *Mimus gilvus* y *M. polyglottos* son los dispersores de chile *maax* reportados en la literatura (Mares-Quiñones y Valiente-Banuet, 2019; Villicaña-Hernández, 2021). Estos dispersores utilizan árboles o estructuras como sitios de percha, favoreciendo la presencia de plantas de chile *maax* debajo o cerca de estos lugares debido a las semillas presentes en sus deyecciones.

Debido a esta interacción con plantas nodriza, el chile *maax* presenta una vulnerabilidad elevada al efecto de la deforestación en regiones donde el dosel es discontinuo y el chile no puede establecerse en áreas abiertas (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999). Si bien existen estudios que describen una asociación de chile silvestre con plantas nodriza en poblaciones naturales del norte de México (Kraft *et al.*, 2013), para el estado de Yucatán no se encontraron reportes sobre las especies que cumplen con esta función y, de hecho, el chile parece crecer en hábitats antropizados y abiertos, donde la asociación con plantas leñosas no es evidente. Este también es el caso de los agroecosistemas tradicionales como los huertos familiares, en los cuales, aunque están dominados por plantas perennes, las personas no perciben asociación alguna con ellas. Que algunas plantas de chile *maax* estén frecuentemente cerca de las albarradas¹⁰ lleva a plantear la posibilidad de que para esta especie algunos objetos podrían jugar un papel como nodrizas, de forma similar a como se ha reportado en otras especies de plantas (Munguía-Rosas y Sosa, 2008; Ramírez, 2011).

¹⁰ Cercas construidas con rocas. Estas cercas funcionan para delimitar el espacio del huerto familiar.

Dado que las plantas nodrizas juegan un papel relevante en el amortiguamiento del estrés ambiental, la presunta falta de asociación con nodrizas en los huertos familiares podría incrementar la susceptibilidad de las plantas a enfermedades, entre ellas las causadas por virus, sin embargo, esta hipótesis no se ha probado, de manera que es necesario realizar estudios que aporten dicha información. El chile *maax* no asociado con nodrizas está expuesto a mayor cantidad de luz, lo cual podría afectar la respuesta de las defensas de la planta hacia los virus (Roden e Ingle, 2009). Es importante considerar que la presencia de virus en chile *maax* depende de varios factores además de la luz, incluyendo el manejo antropogénico y las condiciones ambientales de los solares, las cuales propician la presencia de vectores y con ello la transmisión de virus (Alexander *et al.*, 2014), por lo que se deben tomar en cuenta estos factores en conjunto.

Con base en lo anterior, el objetivo de esta tesis fue analizar las prácticas de manejo de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (chile *maax*) y sus consecuencias ecológicas.

Los objetivos específicos fueron:

- Documentar el conocimiento ecológico, prácticas de uso y manejo del chile *maax* en una comunidad maya del poniente de Yucatán
- Evaluar la asociación espacial del chile silvestre con plantas leñosas perennes y objetos en los huertos familiares y su efecto en el tamaño de la planta, producción de frutos e incidencia de enfermedades virales
- Evaluar el efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica de rasgos vegetativos y reproductivos en *Capsicum annuum* como respuesta a cambios en la cantidad de luz

Sitio de estudio

El trabajo de campo para esta tesis se realizó en la localidad de San Bernardo, del municipio de Kopomá, Yucatán (20° 38' 09" N, 89° 57' 10" O, 10-16 msnm, Fig. 1.2). El clima en esta región es cálido, subhúmedo con lluvias en verano (junio-septiembre), con temperatura media anual de 27°C y precipitación media anual de 1,050 mm (INEGI, 2009, 2017). San Bernardo es una comunidad rural rodeada principalmente por bosque secundario tropical seco con *tzalam* (*Lysiloma latisiliquum* [L.] Benth., Fabaceae), *jabín* (*Piscidia piscipula* [L.] Sarg., Fabaceae), *chakáj* (*Bursera simaruba* Sarg., Burseraceae), roble (*Ehretia tinifolia* L., Boraginaceae), y ciricote (*Cordia dodecandra* DC., Boraginaceae) como especies arbóreas dominantes (Villicaña-Hernández *et al.*, 2020). En la localidad viven 466 personas de ascendencia maya, en 121 viviendas que cuentan con huertos familiares relativamente grandes (área promedio de $1,034 \pm 20 \text{ m}^2$ [de aquí en adelante media ± 1 error estándar]; Rejón-Marrufo, 2020). Durante la década de 1950 una fuente importante para obtener recursos económicos fue el trabajo asalariado en la producción de henequén (*Agave fourcroydes* Lem., Asparagaceae) en los cultivos manejados por las haciendas. La actividad henequenera tuvo un severo declive hace 30-40 años y se detuvo completamente en el área de estudio hace 20 años (Gobierno del Estado de Yucatán, 2022). En el año 1983, el gobierno publicó, en el Diario Oficial de la Federación, la dotación de tierras para uso de los ejidatarios y habitantes de San Bernardo, que fueron expropiadas a la finca San Bernardo (PHINA, s.f). Actualmente, las actividades económicas principales son agricultura en pequeña escala, apicultura y producción de carbón (Rejón-Marrufo, 2020; Villicaña-Hernández, 2021). San Bernardo es una comunidad con un grado de marginación alto, con servicios públicos, accesibilidad a la localidad y movilidad limitada (CONEVAL, 2010). Las tiendas locales ofrecen a los consumidores locales una cantidad limitada de

productos, particularmente vegetales. Por ello, los habitantes dependen de la comida que producen, de alimentos que compran en comunidades cercanas y/o en Mérida, y ocasionalmente complementan su dieta con piezas obtenidas por la cacería (SEDESOL, 2018).

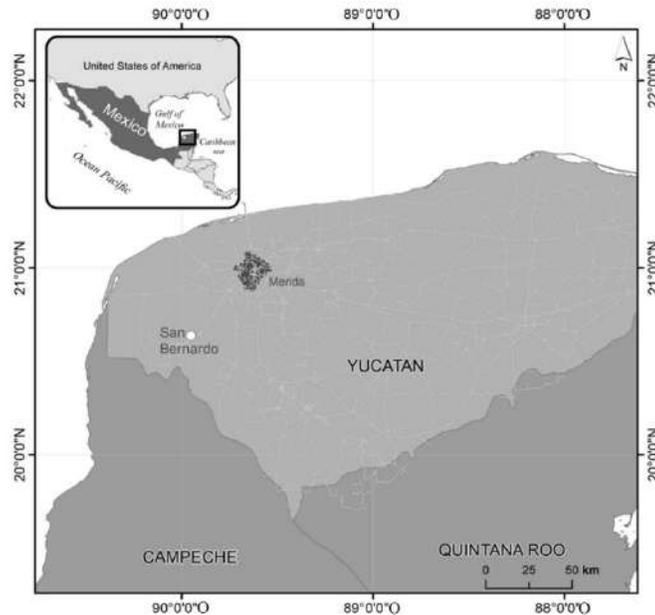


Figura 1.2 Localización de San Bernardo, Yucatán (círculo blanco). Se señala la ubicación de Mérida, capital de Yucatán y la imagen superior muestra la ubicación de San Bernardo y de Yucatán en el contexto geográfico de Mesoamérica y los Estados Unidos de América. Tomado de Solís-Montero *et al.* (2023)

REFERENCIAS

- Aguilar-Meléndez, A., Morrell, P., Roose, M. y Kim, SC. (2009). Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany*, 96: 1190-1202. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800155>
- Aguilar-Meléndez, A., Vásquez-Dávila, M., Manzanero-Medina, G. y Katz, E. (2021). Chile (*Capsicum* spp.) as food-medicine continuum in multiethnic Mexico. *Foods*, 10: 2502. <https://doi.org/10.3390/foods10102502>
- Aguilar-Rincón, V., Corona, T., López, P., Latournerie, L., Ramírez, M. y Villalón, H., Aguilar, J. (2010). *Los chiles de México y su distribución*. SINAREFI, Colegio de Postgraduados, INIFAP, IT-Conkal, UANL, UAN. Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- Albuquerque, U.P., Ludwig, D., Feitosa, I.S., Brito, J.M., Santos, P.H., Henriques, R., da Silva, T.C., Gonçalves-Souza, T., Ferreira, W. (2021). Integrating traditional ecological knowledge into academic research at local and global scales. *Regional Environmental Change*, 21: 45. <https://doi.org/10.1007/s10113-021-01774-2>
- Alexander, H., Mauck, K., Whitfield, A., Garrett, K. y Malmstrom, C. (2014). Plant-virus interactions and the agro-ecological interface. *European Journal of Plant Pathology*, 138: 529-547. <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0317-1>
- Badillo-Montaño, R., Aguirre, A. y Munguía-Rosas, M. (2019). Pollinator-mediated interactions between cultivated papaya and co-flowering plant species. *Ecology and Evolution*, 9: 587-597. <https://doi.org/10.1002/ece3.4781>

- Baisden, E., Tallamy, D., Narango, D. y Boyle, E. (2018). Do cultivars of native plants support insect herbivores? *HortTechnology*, 28: 596-606.
<https://doi.org/10.21273/HORTTECH03957-18>
- Ballina-Gómez, H., Latournerie-Moreno, L., Ruiz-Sánchez, E., Pérez-Gutiérrez, A. y Rosado-Lugo, G. (2013). Morphological characterization of *Capsicum annuum* L. accessions from southern Mexico and their response to the *Bemisia tabaci*-*Begomovirus* complex. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 73: 329-338.
<http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392013000400001>
- Bañuelos, N., Salido, P. y Gardea, A. (2008). Etnobotánica del chiltepín. Pequeño gran señor en la cultura de los sonorenses. *Estudios Sociales*, 16: 177-205.
- Barboza, G., Carrizo-García, C., Bianchetti, L de-B., Romero, M. y Scaldaferrro, M. (2022). Monograph of wild and cultivated chili peppers (*Capsicum* L. Solanaceae). *Phytokeys*, 200: 1-423. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.200.71667>
- Benrey, B., Callejas, A., Rios, L., Oyama, K. y Denno, R. (1998). The effects of domestication of *Brassicca* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. *Biological Control*, 11: 130-140.
<https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0590>
- Berkes, F., Colding, J. y Folke, C. (2000). Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecological Applications*, 10: 1251-1262.
- Boege, E. (2008). *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrodiversidad en los territorios indígenas*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México.

- Bran, R., Moya, C., Ponce, P., Álvarez, M. y Varela, M. (2007). Diagnóstico participativo de las condiciones socioculturales asociadas a la conservación de los chiles silvestres (*Capsicum* spp.) en la depresión central de Chiapas, México. *Cultivos Tropicales*, 28: 69-73.
- Breedlove, D. y Laughlin, R. (2000). *Flowering of man: A Tzotzil botany of Zinacantán, Volume 1*. Smithsonian Institution Press, Washington. En *Smithsonian Contributions to Anthropology*, 35. <https://doi.org/10.5479/si.00810223.35.1>
- Bye, R. (1981). Quelites – Ethnoecology of edible greens- past, present, and future. *Journal of Ethnobiology*, 1: 109-123.
- Carlo, T. y Tewksbury, J. (2014). Directness and tempo of avian seed dispersal increases emergence of wild chiltepins in desert grasslands. *Journal of Ecology*, 102: 248-255. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12180>
- Casas, A., Ladio, A., y Clement, C., (Eds.). (2019). *Ecology and evolution of plants under domestication in the Neotropics*. Lausanne: Frontiers Media. <https://doi.org/10.3389/978-2-88963-047-9>
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negrón, E. y Valiente-Banuet, A. (2007). *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*, 100: 1101-1115. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm126>
- Casas, A., y Parra, F. (2007). Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. En: Asegurando las semillas. LEISA *Revista de Agroecología*, 23:5-8.
- Casas, A., Parra, F. y Blancas, J. (2015). Chapter 3. Evolution of humans and by humans. En: U. Paulino, P. Muniz y A. Casas (Eds.), *Evolutionary Ethnobiology* (pp. 21-36). Springer International Publishing AG Switzerland.

- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J. y Valiente-Banuet, A. (1997). Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany*, 51: 279-292. <https://www.jstor.org/stable/4255968>
- Castellón-Martínez, E., Chávez-Servia, L., Carrillo-Rodríguez, J. y Vera-Guzmán, A. (2012). Preferencias de consumo de chiles (*Capsicum annuum* L.) nativos en los valles centrales de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 35: 27-35.
- Cázares-Sánchez, E., Ramírez, P., Castillo, F., Soto, R., Rodríguez, M. y Chávez, L. (2005). Capsaicinoides y preferencia de uso en diferentes morfotipos de chile (*Capsicum annuum* L.) del centro-oriente de Yucatán. *Agrociencia*, 39: 627-638.
- Chen, Y., Gols, R. y Benrey, B. (2015). Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 60: 35-58. [10.1146/annurev-ento-010814-020601](https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020601)
- Chen, Y., Ruiz-Arocho, J. y von Wettberg, E. (2018). Crop domestication: anthropogenic effects on insect-plant interactions in agroecosystems. *Current Opinion in Insect Science*, 29: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.06.004>
- Chen, Y., Shapiro, L., Benrey, B. y Cibrián-Jaramillo, A. (2017). Back to the origin: *In situ* studies are needed to understand selection during crop diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5: 125. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00125>
- Cisneros-Pineda, O., Torres-Tapia, L., Gutiérrez-Pacheco, L., Contreras-Martín, F., González-Estrada, T. y Peraza-Sánchez, S. (2007). Capsaicinoids quantification in chili peppers cultivated in the state of Yucatan, Mexico. *Food Chemistry*, 104: 1755-1760. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.10.076>

- Clement, C. (1999). 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany*, 53: 188-202. <https://doi.org/10.1007/BF02866498>
- Clement, C., Casas, A., Parra-Rondinel, F., Levis, C., Peroni, N., Hanazaki, N., Cortés-Zárraga, L., Rangel-Landa, S., Palhares-Alves, R., Ferreira, M., Franco, M., Deambrozi, S., Cruz-Soriano, A., Pancorbo-Olivera, M., Blancas, J., Martínez-Ballesté, A., Lemes, G., Lotero-Velázquez, E., Mutti, V. y Mazzochini, G. (2021) Disentangling domestication from food production systems in the Neotropics. *Quaternary*, 4: 1-35. <https://doi.org/10.3390/quat4010004>
- Clement, C. y Junqueira, A. (2010). Between a pristine myth and an impoverished future. *Biotropica*, 42: 534-536. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00674.x>
- Colunga-GarcíaMarín, P., Estrada-Loera, E. y May-Pat, F. (1996). Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *agave* in Yucatan, Mexico. *American Journal of Botany*, 83: 1069-1082. <https://doi.org/10.2307/2445997>
- CONEVAL [Consejo Nacional de Evaluación de la Política de Desarrollo Social]. (2010). *Rezago social: Kopomá*. https://www.coneval.org.mx/Medicion/PublishingImages/Indice_Rezagi_Social_2020IRS_mun_20.PNG
- Darwin, C. (1859). *El origen de las especies*. Editorial Porrúa, México.
- Dehouve, D. (2018). El uso ritual del chiltepín entre los tlapanecos (*me' phaa*) del estado de Guerrero. En: A. Aguilar-Meléndez *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo: contribuciones multidisciplinarias* (pp. 159-176). Universidad

- Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia.
<https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>
- Denevan, W. (1992). The pristine myth: the landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers*, 82: 369-385.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1992.tb01965.x>
- Denevan, W. (2001). *Cultivated landscapes of native Amazonia and the Andes*. Oxford Geographical and Environmental Studies, Oxford University Press.
- DeRoy, B., Darimont, C. y Service, C. (2019). Biocultural indicators to support locally led environmental management and monitoring. *Ecology and Society*, 24: 21.
<https://doi.org/10.5751/ES-11120-240421>
- De Wet, J., y Harlan, J. (1975). Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Economic Botany*, 29: 99-107. <https://doi.org/10.1007/BF02863309>
- Diamond, J. (1997). Location, location, location: the first farmers. *Science*, 278: 1243-1244.
<https://doi.org/10.1126/science.278.5341.1243>
- Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418: 700-707. <https://doi.org/10.1038/nature01019>
- Diamond, J. (2007). *Armas, gérmenes y acero*. (2ª ed.) Debolsillo.
- Faust, B. y López, J. (2006). Cacao in the Yukatek Maya healing ceremonies of Don Pedro Ucán Itzá. En: C. McNeil (Ed.), *Chocolate in Mesoamerica: a cultural history of cacao* (pp. 408-428). The University Press of Florida, Gainesville.
- Flores, J. y Kantún, J. (1997). Importance of plants in the *ch'a chaak* maya ritual in the Peninsula of Yucatan. *Journal of Ethnobiology*, 17: 97-108.
- Fraile, A., McLeish, M., Pagán, I., González-Jara, P., Piñero, D. y García-Arenal, F. (2017). Environmental heterogeneity and the evolution of plant-virus interactions: viruses in

- wild pepper populations. *Virus Research*, 241: 68-76.
<https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.05.015>
- Gagnon, C. y Berteaux, D. (2009). Integrating Traditional Ecological Knowledge and Ecological Science: a question of scale. *Ecology and Society*, 14: 19.
<http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss2/art19/>
- Gao, S., Mo, L., Zhang, L., Zhang, J., Wu, J., Wang, J., Zhao, N. y Gao, Y. (2018). Phenotypic plasticity vs. local adaptation in quantitative traits differences of *Stipa grandis* in semiarid steppe, China. *Nature Scientific Reports*, 8: 3148.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-21557-w>
- Gobierno del Estado de Yucatán. (2022). *Haciendas, San Bernardo, Maxcanú*.
https://www.yucatan.gob.mx/?p=san_bernardo
- González, T., Casanova, C., Gutiérrez, L., Torres, L., Contreras, F. y Peraza, S. (2010). Chiles cultivados en Yucatán. En: R. Durán y M. Méndez (Eds.), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán* (pp. 342-344). CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- González-Jara, P., Moreno-Letelier, A., Fraile, A., Piñero, D. y García-Arenal, F. (2011). Impact of human management on the genetic variation of wild pepper, *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*. *PLoS ONE*, 6: e28715.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028715>
- Guo, W., Xin, M., Wang, Z., Yao, Y., Hu, Z., Song, W., Yu, K., Chen., Wang, X., Guan, P., Appels, R., Peng, H., Ni, Z. y Sun, Q. (2020). Origin and adaptation to high altitude of Tibetan semi-wild wheat. *Nature Communications*, 11: 5085.
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-18738-5>

- Gutiérrez-Burón, R., Latournerie, L., Garruña-Hernández, R., Ruiz-Sánchez, E., Lara-Martín, R. y Castañón-Nájera, G. (2020). Diversidad fenotípica de chile amashito de Tabasco y Chiapas, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11: 649-662. <https://doi.org/10.29312/remexca.v11i3.2087>
- Harlan, J. (1975). *Crops and man. Foundations of modern crop science series*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Inc. Madison, USA.
- Harlan, J. (1992). *Crops and man* (2^a ed.). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Inc. Madison, USA.
- Harris, D. (2012). Evolution of agroecosystems: biodiversity, origins and differential development. En: J. Gepts *et al.* (Eds.), *Biodiversity in agriculture: domestication, evolution and sustainability* (pp. 21-56). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139019514.005>
- Hayano-Kanashiro, C., Gámez-Meza, N. y Medina-Juárez, L. (2016). Wild pepper *Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*: taxonomy, plant morphology, distribution, genetic diversity, genome sequencing, and phytochemical compounds. *Crop Science*, 56: 1-11. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.11.0789>
- Hendry, A., Gotanda, K. y Svensson, E. (2017). Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. *Philosophical Transactions Royal Society B*, 372: 1-13. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0028>
- Hernández-Verdugo, S., Dávila, P. y Oyama, K. (1999). Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 64: 65-84. <https://doi.org/10.17129/botsci.1583>
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística e Informática]. (2009). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Kopomá, Yucatán*. Clave

geoestadística 31045.

https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/31/31045.pdf

INEGI. (2017). *Anuario estadístico y geográfico de Yucatán, México*.

https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/anuarios_2017/702825095116.pdf

Jiménez-Leyva, A., Orozco-Avitia, J., Gutiérrez, A., Vargas, G., Sánchez, E., Muñoz, E. y

Esqueda, M. (2022). Functional plasticity of *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* through multiple traits. *Annals of Botany Plants*, 14: 1-13.

<https://doi.org/10.1093/aobpla/plac017>

Kantar, M., Nashoba, A., Anderson, J., Blackman, B. y Rieseberg, L. (2017). The genetics

and genomics of plant domestication. *BioScience*, 67: 971-982.

<https://doi.org/10.1093/biosci/bix114>

Katz, E. (2018). El chile en la Mixteca alta de Oaxaca: de la comida al ritual. En: A.

Aguilar-Meléndez *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo: contribuciones multidisciplinares* (pp. 177-211). Universidad Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia.

<https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>

Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R. y Boucher, T. (2007). Domesticated nature: shaping

landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316: 1866-1869.

<https://doi.org/10.1126/science.1140170>

Knapp, S. (2007). Some like it hot. *Science, New Series*, 315: 946-947.

<https://doi.org/10.1126/science.1138308>

- Koenig, D., Jiménez-Gómez, J., Kimura, S., Fulop, D., Chitwood, D., Headland, L., Kumar, R., Covington, M., Kumar, U., Tat, A., Toghe, T., Bolger, A., Schneeberger, K., Ossowski, S., Lanz, C., Xiong, G., Taylor-Teeples, M., Brady, S., Pauly, M., ... y Maloof, J. (2013). Comparative transcriptomics reveals patterns of selection in domesticated and wild tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: E2655-E2662. <https://doi.org/10.1073/pnas.1309606110>
- Kraft, K., Brown, C., Nabhan, G., Luedeling, E., Luna-Ruiz, J., d'Eeckenbrugge, G., Hijmans, R. y Gepts, P. (2014). Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico. *Agricultural Sciences*, 111: 6165-6170. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>
- Kraft, K., Luna-Ruiz, J. y Gepts, P. (2013). A new collection of wild populations of *Capsicum* in Mexico and the southern United States. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60: 225-232. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9827-5>
- Kumar, A. (2009). The intimate relationship between the human and plant world has evolved over generations of experience and practices. *Science*, 2.0. Scientific Blogging. https://www.science20.com/humboldt_fellow_and_science/blog/intimate_relationship_between_human_and_plant_world_has_evolved_over_generations_experience_p
[ra](https://www.science20.com/humboldt_fellow_and_science/blog/intimate_relationship_between_human_and_plant_world_has_evolved_over_generations_experience_p)
- Latournerie, L., Chávez, JL., Pérez, M., Hernández, C., Martínez, R., Arias, L. y Castañón, G. (2001). Exploración de la diversidad morfológica de chiles regionales en Yaxcabá, Yucatán, México. *Agronomía Mesoamericana*, 12: 41-48.
- Latournerie, L., Chávez, J., Pérez, M., Castañón, M., Rodríguez, S., Arias, L. y Ramírez, P. (2002). Valoración in situ de la diversidad morfológica de chiles (*Capsicum*

- annuum* L. y *Capsicum chinense* Jacq.) en Yaxcabá, Yucatán. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 25: 25-33.
- Leach, H. (2007). Selection and the unforeseen consequences of domestication. En: R. Cassidy y M. Mullin (Eds.), *Where the wild things are now: domestication reconsidered* (pp. 71-100). Wenner-Gren International symposium series. United Kingdom.
- Lei, Z., Han, J., Chen, Y., Zhang, W., Cai, X., Liu, F. y Zhang, Y. (2023). The effect of shift in physiological and anatomical traits on light use efficiency under cotton domestication. *Physiologia Plantarum*, 175: 1-9. <https://doi.org/10.1111/ppl.13884>
- Long-Solís, J. (1998). *Capsicum y cultura: la historia del chilli*. Fondo de Cultura Económica, México.
- López-España, R., Hernández-Verdugo, S., Parra-Terraza, S., Porras, F., Pacheco-Olvera, A., Valdez-Ortiz, A., Osuna-Enciso, T. y Muy-Rangel, M. (2016). Diferenciación geográfica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) del noroeste de México. *PYTON International Journal of Experimental Botany*, 85: 131-141.
- Luna-Ruiz, J., Nabhan, G. y 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: 1-12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00048>
- Macfadyen, S., y Bohan, D. (2010). Crop domestication and the disruption of species interactions. *Basic and Applied Ecology*, 11: 116-125. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.11.008>

- Mares-Quiñones, M., y Valiente-Banuet, J. (2019). Horticultural aspects for the cultivated production of piquin peppers (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) -A review. *HortScience*, 54:70-75. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13451-18>
- Martínez-Acosta, E., Lagunes-Espinoza, L., Castelán-Estrada, M., Lara-Viveros, F. y Trejo, C. (2020). Leaf gas exchange and growth of *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* under conditions of flooding and water deficit. *Photosynthetica*, 58: 873-880. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.032>
- Martínez-Torres, L. (2007). Etnobotánica del chile piquín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en la Sierra Gorda y Semidesierto de Querétaro. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados, Edo. de México.
- Matesanz, S. y Milla, R. (2018). Differential plasticity to water and nutrients between crops and their wild progenitors. *Environmental and Experimental Botany*, 145: 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.014>
- Melchor-Contreras, F. (2014). Efecto de la cobertura del dosel y factores etnobotánicos relacionados a la presencia de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Solanaceae), en sistemas agroforestales con café. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana. Centro de Investigaciones Tropicales.
- Meyer, R., DuVal, A. y Jensen, H. (2012). Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 196: 29-48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04253.x>
- Meyer, R. y Purugganan, M. (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 14: 840-852. <https://doi.org/10.1038/nrg3605>

- Milla, R., Osborne, C., Turcotte, M. y Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution*, 30: 463-469. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.006>
- Munguía-Rosas, M. (2022). Domestication reduces phenotypic plasticity in chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I.M. Johnst). *Botanical Sciences*, 100: 93-106. <https://doi.org/10.17129/botsci.2879>
- Munguía-Rosas, M. y Sosa, V. (2008). Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany*, 101: 175-185. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm302>
- Murillo-Amador, B., Rueda-Puente, E., Troyo-Diéguez, E., Córdoba-Matson, V., Hernández-Montiel, L. y Nieto-Garibay, A. (2015). Baseline study of morphometric traits of wild *Capsicum annuum* growing near two biosphere reserves in the Peninsula of Baja California for future conservation management. *BMC Plant Biology*, 15: 118. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0505-6>
- Nabhan, G. (1987). Nurse-plant ecology of threatened plants in the U.S./México borderlands. En: T. Elias y J. Nelson (Eds.), *Conservation and management of rare and endangered plants: proceedings of a California Conference on the conservation and management of rare and endangered plants* (pp. 377-384). California Native Plant Society, Sacramento, California.
- Nassar, N. (2003). Gene flow between cassava, *Manihot esculenta* Crantz, and wild relatives. *Genetics and Molecular Research*, 2: 334-347.

- Ordóñez, M. (2018). *Atlas biocultural de huertos familiares en México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz y península de Yucatán*. CRIM-UNAM. <https://doi.org/10.22201/crim.9786073007405e.2018>
- Page, A., Gibson, J., Meyer, R. y Chapman, M. (2019). Eggplant domestication: pervasive gene flow, feralization, and transcriptomic divergence. *Molecular Biology and Evolution*, 36: 1359-1372. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz062>
- Pastenes, C., Santa-María, E., Infante, R. y Franck, N. (2003). Domestication of the Chilean guava (*Ugni molinae* Turcz.), a forest understorey shrub, must consider light intensity. *Scientia Horticulture*, 98: 71-84. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(02\)00224-8](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(02)00224-8)
- Pérez-Martínez, A., Eguiarte, L., Mercer, K., Martínez-Ainsworth, N., McHale, L., van der Knaap, E. y Jardón-Barbolla, L. (2022). Genetic diversity, gene flow, and differentiation among wild, semiwild, and landrace chile pepper (*Capsicum annuum*) populations in Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*, 109: 1157-1176. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16019>
- Perramond, E. (2005). The politics of ecology: local knowledge and wild chili collection in Sonora, Mexico. *Journal of Latin American Geography*, 4: 59-75. <https://doi.org/10.1353/lag.2005.0025>
- PHINA [Padrón e Historial de Núcleos Agrarios]. (s.f.). San Bernardo, Kopomá Yucatán. <https://phina.ran.gob.mx/>
- Pickersgill, B. (2007). Chile peppers (*Capsicum* spp.). En: R. Lira *et al.* (Eds.), *Ethnobotany of Mexico: Interactions of people and plants in Mesoamerica* (pp. 417-438). New York: Springer Science & Business Media.

- Pigliucci, M. (2001). Characters and environments. En: G. Wagner (Ed.), *The character concept in evolutionary biology* (pp. 363-388). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-012730055-9/50028-8>
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *TRENDS in Ecology and Evolution*, 29: 481-486.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Pilcher, J. (1998). *¡Que vivan los tamales! Food and the making of Mexican identity*. University of New Mexico Press.
- Piperno, D., Ranere, A., Holst, I., Iriarte, J. y Dickau, R. (2009). Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 5019-5024.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0812525106>
- Portillo, M., García-Suárez, A. y Matthews, W. (2020). Livestock faecal indicators for animal management, penning, foddering and dung use in early agricultural built environments in the Konya Plain, Central Anatolia. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 12: 40. <https://doi.org/10.1007/s12520-019-00988-0>
- Purugganan, M. (2019). Evolutionary insights into the nature of plant domestication. *Current Biology*, 29: R705-R714. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.053>
- Purugganan, M. (2022). What is domestication? *Trends in Ecology & Evolution*, 37: 663-671. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.006>
- Purugganan, M. y Fuller, D. (2009). The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 457: 843-848. <https://doi.org/10.1038/nature07895>

- Ramírez, D. (2011). Los objetos nodriza como refugio y fuente de nutrientes: reflexiones sobre el establecimiento y restauración de cactáceas en zonas áridas de la vertiente occidental de los Andes. *Ecología Aplicada*, 10: 83-86.
- Rejón-Marrufo, D. (2020). Actitudes asociadas, estructura y flora de huertos familiares de Yucatán con diferente grado de urbanización. Tesis de maestría, Cinvestav.
- Roden, L. e Ingle, R. (2009). Lights, rhythms, infection: the role of light and the circadian clock in determining the outcome of plant-pathogen interactions. *The Plant Cell*, 21: 2546-2552. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.069922>
- Rosenthal, J. y Dirzo, R. (1997). Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*, 11: 337-355.
- Ross-Ibarra, J., Morrell, P. y Gaut, B. (2007). Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *National Academy of Sciences*, 104: 8641-8648. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700643104>
- Ruiz, N. y Vásquez-Dávila, M. (2018). Etnoecología del chile de campo en Guelavía, Oaxaca. En: A. Aguilar-Meléndez *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo: contribuciones multidisciplinarias* (pp. 260-280). Universidad Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia. <https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>
- Ruiz-Gil, P., Wegier, A., Alavez, V., Rosas-Plaza, S., Núñez-Farfán, J. y Chávez-Pesqueira, M. (2023). Wild papaya shows evidence of gene flow from domesticated Maradol papaya in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 70: 2391-2410. <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01568-x>

- Sault, N. (2018). Chiles que arden: el rojo picante que protege y sana en Oaxaca. En: A. Aguilar-MeléndeZ *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo: contribuciones multidisciplinarias* (pp. 213-229). Universidad Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia.
<https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>
- Scott, J. (2017). *Against the grain. A deep history of the Earliest States*. Yale University Press.
- SEDESOL [Secretaría de Desarrollo Social]. (2018). *Catálogo de microrregiones: Kopomá*.
- Seta, G., Hidayati, F. y Na'iem, M. (2021). Impact of thinning and pruning on tree growth, stress wave velocity, and pilodyn penetration response of clonal teak (*Tectona grandis*) plantation. *Forest Science and Technology*, 17: 55-56.
- Smith, B. (2011). General patterns of niche construction and the management of 'wild' plant and animal resources by small-scale pre-industrial societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 366: 836-848.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0253>
- Solís-Montero, V., Martínez-Natarén, D., Parra-Tabla, V., Ibarra-Cerdeña, C. y Munguía-Rosas, M. (2020). Herbivory and anti-herbivore defences in wild and cultivated *Cnidoscolus aconitifolius*: disentangling domestication and environmental effects. *Annals of Botany PLANTS*, 12: 1-8. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa023>
- Solís-Montero, V., Munguía-Rosas, MA. y Bello-Bedoy, R. (2023). Ecological knowledge, use and management of *maax ik* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pickersgill) in a rural Mayan community. *Botanical Sciences*, 101: 804-820. <https://doi.org/10.17129/botsci.3290>

- Spengler, R. (2020). Anthropogenic seed dispersal: rethinking the origins of plant domestication. *Trends in Plant Science*, 1922: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.01.005>
- Spengler, R. (2022). Insularity and early domestication: anthropogenic ecosystems as habitat islands. *Oikos*, 2022: e09549. <https://doi.org/10.1111/oik.09549>
- Stephens, C. (2010). Forces and Causes in Evolutionary Theory. *Philosophy of Science*, 77: 716–727. <https://doi.org/10.1086/656821>
- Stetter, M., Gates, D., Mei, W. y Ross-Ibarra, J. (2017). How to make a domesticate. *Current Biology*, 27: R853-R909. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.048>
- Sun, J., Ma, D., Tang, L., Zhao, M., Zhang, G., Wang, W., Song, J., Li, X., Liu, Z., Zhang, W., Xu, Q., Zhou, Y., Wu, J., Yamamoto, T., Dai, F., Lei, Y., Li, S., Zhou, G., Zheng, H. ... y Chen, W. (2019). Population genomic analysis and De Novo assembly reveal the origin of weedy rice as an evolutionary game. *Molecular Plant*, 12: 632-647. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.01.019>
- Tewksbury, J. y Nabhan, G. (2001). Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature*, 412: 403-404. <https://doi.org/10.1038/35086653>
- Tewksbury, J., Nabhan, G., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J. y Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, 13: 98-107.
- Turcotte, M., Araki, H., Karp, D., Poveda, K. y Whitehead, S. (2017). The eco-evolutionary impacts of domestication and agricultural practices on wild species. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 372: 20160033. 1-9. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0033>

- Vavilov, N. (1951). The origin, variation, immunity, and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica*, 13: 1-16.
- Villicaña-Hernández, J. (2021). Dispersión y lluvia de semillas en huertos familiares y remanentes de bosque seco tropical en una zona rural de Yucatán. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología. Michoacán, México.
- Villicaña-Hernández, G., Martínez-Natarén, D., Álvarez-Espino, X. y Munguía-Rosas M. (2020). Seed rain in a tropical dry forest and adjacent home gardens in the Yucatan. *Tropical Conservation Science*, 13: 1-9. <https://doi.org/10.1177/1940082920974599>
- Wilson, P. (2007). Agriculture or architecture? The beginnings of domestication. En: R. Cassidy y M. Mullin (Eds.), *Where the wild things are now: domestication reconsidered* (pp. 101-121). Wenner-Gren International symposium series. United Kingdom.
- Whitehead, S., Turcotte, M. y Poveda, K. (2017). Domestication impacts on plant-herbivore interactions: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 372: 20160034. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0034>
- Wu, J. (2008). Landscape ecology. En: S. Jorgensen y B. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2103-2108). Academic Press.
- Wu, D., Lao, S. y Fan, L. (2021). De-domestication: an extension of crop evolution. *Trends in Plant Science*, 26: 560-574. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.02.003>
- Zadeh, L. (1965). Fuzzy sets. *Information and Control*, 8: 338-353. [https://doi.org/10.1016/S0019-9958\(65\)90241-X](https://doi.org/10.1016/S0019-9958(65)90241-X)
- Zeng, X., Guo, Y., Xu, Q., Mascher, M., Guo, G., Li, S., Mao, L., Liu, Q., Xia, Z., Zhou, J., Yuan, H., Tai, S., Wang, Y., Wei, Z., Song, L., Zha, S., Li, S., Tang, Y., Bai, L., ...

- y Tashi, N. (2018). Origin and evolution of qingke barley in Tibet. *Nature Communications*, 9: 5433. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07920-5>
- Zhang, M., Xu, J., Callac, P., Chen, M., Wu, Q., Wach, M., Mata, G. y Zhao, R. (2023). Insight into the evolutionary and domesticated history of the most widely cultivated mushroom *Agaricus bisporus* via mitogenome sequences of 361 global strains. *BMC Genomics*, 24:182. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09257-w>
- Zizumbo-Villarreal, D., Flores-Silva, A. y Colunga-García Marín, P. (2012). The archaic diet in Mesoamerica: incentive for milpa development and species domestication. *Economic Botany*, 66: 328-343. <https://doi.org/10.1007/s12231-012-9212-5>
- Zohary, D. (2004). Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany*, 58: 5-10. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2004\)058\[0005:USATEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2004)058[0005:USATEO]2.0.CO;2)
- Zohary, D., Hopf, M., Weiss, E. (2012). *Domestication of plants in the old world*. Oxford University Press.

CAPÍTULO II

CONOCIMIENTO ECOLÓGICO, USO Y MANEJO DEL CHILE *MAAX (Capsicum annuum var. glabriusculum)* EN UNA COMUNIDAD MAYA DE YUCATÁN¹

INTRODUCCIÓN

La humanidad ha mantenido una historia de interacción y dependencia con un rango amplio de productos forestales no maderables (PFNM) para su subsistencia (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación [FAO], 1997; Howel *et al.*, 2010; Ghosal, 2011; Shackleton *et al.*, 2011). Los PFNM son elementos que provienen del bosque, aunque no exclusivamente de este hábitat natural; también se encuentran en espacios bajo un continuo de intensidad de manejo humano y perturbación (e.g. desde bosques con poco manejo hasta campos cultivados; Ros-Tonen y Freerk, 2003; Shackleton *et al.*, 2011; Ticktin y Shackleton, 2011). La recolección y el cultivo son los extremos en el rango completo de manejo de plantas útiles en diferentes espacios (Pretty *et al.*, 2009; Nigh y Ford, 2019).

Los PFNM son una fuente de alimento y de conocimiento. Durante la recolección de PFNM, las personas, por generaciones, han dedicado gran parte de su tiempo a observar y experimentar y, con ello, mantienen en construcción un conocimiento ecológico local

¹ Derivado de este capítulo se publicó:

Un artículo original de investigación: Solís-Montero, V., Munguía-Rosas, MA. y Bello-Bedoy, R. (2023). Ecological knowledge, use and management of *maax ik (Capsicum annuum var. glabriusculum)* (Dunal) Heiser & Pickersgill) in a rural Mayan community. *Botanical Sciences*, 101: 804-820. <https://doi.org/10.17129/botsci.3290>

Un artículo de divulgación: Solís-Montero, V. (2023). Fragancias y sabores del huerto para la comida y la vida: el chile *maax*. En: Carrillo-Galván, M. (Ed.). Hierbas que curan. Suplemento informativo de *La Jornada*, 191: 9.

detallado que incluye prácticas de manejo y uso de estos recursos (Colding y Folke, 2001; Toledo *et al.*, 2008; Ticktin y Shackleton, 2011). Las plantas silvestres forman parte de los PFNM y las personas las utilizan para alimentarse y vender los excedentes (Shackleton *et al.*, 2007 a, b; Garekae y Shackleton, 2020; Meinhold *et al.*, 2022). El consumo de estas plantas juega un papel importante para las familias rurales, particularmente para las más vulnerables (Chweya y Eyzaguirre, 1999; Cruz-García y Struik, 2015), ya que vender el excedente ofrece una alternativa para la obtención de recursos monetarios (Shackleton *et al.*, 2007 a, b; Meinhold *et al.*, 2022).

La recolección sistemática de PFNM como un camino hacia la domesticación

La recolecta sistemática de los recursos vegetales puede actuar como una presión de selección humana y conducir a la domesticación incipiente de algunas plantas silvestres (Casas *et al.*, 2007). Este proceso puede acelerarse cuando plantas silvestres con reclutamiento natural² crecen en hábitats construidos por los humanos o son trasplantadas a estos espacios para facilitar el acceso a ellas y procurarles un manejo intensivo (García de Miguel, 2000; Galluzzi *et al.*, 2010; Thomas y van Damme, 2010; Spengler, 2022). Para determinados PFNM, la recolección sistemática es la forma de manejo principal (Gaoue y Ticktin, 2008; Schmidt *et al.*, 2011) y, en ocasiones, se combina con otras cuyo objetivo es incrementar la abundancia de fenotipos deseables para las personas (e.g. tolerancia, protección, fomento; Casas *et al.*, 1997b; Clement, 1999; Casas *et al.*, 2007; Clement *et al.*, 2021). Estas prácticas de manejo de los recursos vegetales pueden ser o no selectivas (González-Insuasti y Caballero, 2007); si son selectivas, favorecen cambios en las frecuencias de los fenotipos y genotipos y forman parte del proceso de domesticación. En

² El reclutamiento natural es un término utilizado en ecología de poblaciones para referirse al proceso mediante el cual nuevos individuos llegan a una población o se agregan a una existente sin intervención humana. La forma más común de reclutamiento es a través de plántulas (Eriksson y Ehrlén, 2008).

contraste, las prácticas no selectivas mantienen los fenotipos y genotipos y la evolución de la especie es guiada predominantemente por la selección natural y otras fuerzas evolutivas (De Wet y Harlan, 1975; Casas *et al.*, 2015; Zeder, 2015; Clement *et al.*, 2021).

La consecuencia más inmediata del aprovechamiento de los PFNM es la modificación en las tasas de sobrevivencia, crecimiento y reproducción de los individuos sometidos de forma crónica o intensiva a la recolección (Ticktin, 2004). Por ejemplo, Casas *et al.* (2007) encontraron diferencias significativas en la morfología, patrones de germinación y variación genética entre poblaciones silvestres, poblaciones bajo manejo *in situ* y poblaciones cultivadas de las especies *Anoda cristata* (L.) Schldl. (Malvaceae), *Crotalaria pumila* Ortega (Fabaceae), *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* (Moc. & Sessé ex DC.) Benth., (Fabaceae), *Escontria chiotilla* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Rose (Cactaceae), *Polaskia chichipe* (Rol.-Goss.) Backeb (Cactaceae). y *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob (Cactaceae). Para los quelites (*A. cristata* y *C. pumila*) hubo mayor abundancia de individuos “hembra” en áreas con mayor intensidad de manejo, mientras que las variantes “macho” estuvieron en ambientes sin manejo. En poblaciones de *L. esculenta* subsp. *esculenta* bajo manejo, la selección de fenotipos deseables incrementó significativamente el número de individuos y el tamaño de vainas y semillas. Bergeron y Lapointe (2001) documentaron que la recolección sistemática de *Matteuccia struthiopteris* Roth (Onocleaceae) provoca una reducción en el crecimiento de la planta y en la producción de follaje y Zuidema y Boot (2002) señalan que, en *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae), el efecto de la recolección fue la reducción en las tasas de sobrevivencia de plántulas. La poda en *Khaya senegalensis* A. Juss (Meliaceae) afecta la reproducción de individuos al reducir la capacidad de las plantas para producir frutos y semillas (Gaoue y Ticktin, 2008).

Las prácticas de manejo que modifican el hábitat (e.g. riego, deshierbe; Casas y Caballero, 1996; Casas *et al.*, 1997ab, 2007; González-Insuasti y Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2010, 2013; Lins-Neto *et al.*, 2014), influyen directamente sobre las plantas de interés humano y pueden influir indirectamente sobre otras que comparten el mismo hábitat (Clement, 1999). Estas últimas se benefician del manejo y algunas, como los quelites y otras plantas silvestres entre las que están los amarantos (*Amaranthus* L., Amaranthaceae) y la verdolaga (*Portulaca oleracea* L., Portulacaceae), también son cosechadas para consumo humano (Linares y Bye, 2015). Las arvenses³ evolucionaron de plantas colonizadoras adaptadas a las condiciones de perturbación recurrente del hábitat y son reemplazadas por otras si la perturbación se detiene (De Wet y Harlan, 1975). Las plantas domesticadas “escapadas” también son arvenses y resultan de la hibridación entre cultivos y sus parientes silvestres (Baker, 1974; Ellstrand *et al.*, 2010; Charbonneau *et al.*, 2018). A pesar de la importancia de la conservación y manejo *in situ* de las arvenses y el papel que desempeñan para las familias, según la región ecológica y el territorio biocultural, existe una caracterización y descripción escasa sobre dichas prácticas (Ordóñez, 2018), que permitirían entender los posibles efectos del manejo sobre las plantas y otros componentes de la comunidad biótica.

Los centros de domesticación, espacios para documentar el manejo de parientes silvestres

En los centros de domesticación, las plantas cultivadas generalmente coexisten con sus parientes silvestres (Vavilov, 1951). Estos no son necesariamente sustituidos por las variedades mejoradas pues aportan alimentos de acceso libre para las familias,

³ También se les nombra “malezas agrícolas”, término incorrecto pues muchas de ellas son aprovechadas por los seres humanos (Clement, 1999).

complementando sus dietas y/o sus ingresos (Aguilar-Meléndez, 2006; Miller y Nair, 2006). Las personas de pueblos originarios que habitan en estos centros son custodios de un conocimiento ecológico local amplio que transmiten y transforman de generación en generación, reflejando su dinamismo al incorporar experiencias y prácticas nuevas y manteniendo así su carácter adaptativo (Gadgil *et al.*, 1993; Ticktin, 2004). Por lo tanto, estudiar las prácticas de manejo que realizan los grupos originarios permite establecer hipótesis sobre procesos de domesticación de los recursos vegetales (Gama-Campillo y Gómez-Pompa, 1992).

Uno de los principales centros de domesticación de plantas del mundo es Mesoamérica (Vavilov, 1951). En esta región se han domesticado cerca de 200 especies de plantas nativas incluyendo cultivos económicamente importantes a nivel mundial, como los chiles (*Capsicum annuum* var. *annuum*; Casas *et al.*, 2007; Pickersgill, 2007). Una parte del territorio mexicano pertenece a este centro y en él, los procesos de domesticación de cerca de 64 variedades de chiles están asociados con pueblos originarios. Por ello, los territorios de estos grupos son probablemente los reservorios *in situ* de germoplasma de chile más importantes en el mundo (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Güames-Jiménez y Aguilar-Meléndez, 2018). Además de cultivar la mayoría de estas variedades, las personas recolectan los frutos del pariente silvestre de estos cultivos (*C. annuum* var. *glabriusculum*) y lo utilizan como alimento, medicina y material para rituales, particularmente las personas de grupos vulnerables (e.g. Hernández-Verdugo *et al.*, 1999; Perramond, 2005; Aguilar-Meléndez, 2006; Martínez-Torres, 2007; Bañuelos *et al.*, 2008).

Manejo y procesos de domesticación del chile silvestre *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*

La domesticación del chile tuvo lugar en la región centro-oriental de México hace 6000 años A.P. (Perry *et al.*, 2007). Sin embargo, la evidencia sugiere que este proceso pudo haber ocurrido en más de un sitio dentro de esta región, incluyendo la península de Yucatán (Smith, 1967; Pickersgill, 1969; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2014).

Capsicum annuum var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser & Pickersgill presenta una distribución amplia que va desde el sureste de Estados Unidos hasta la región norte de América del Sur (Barboza *et al.*, 2022). En México, crece en la mayoría –si no en todos– los estados y a lo largo de un complejo de hábitats tanto naturales (e.g. desiertos, matorrales, bosques tropicales y templados) como antropogénicos (e.g. milpa, huertos familiares, potreros y monocultivos) (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999; Kraft *et al.*, 2013; Melchor-Contreras, 2014; Hayano-Kanashiro *et al.*, 2016; Aguilar-Meléndez y Lira-Noriega, 2018; Gutiérrez-Burón *et al.*, 2020). Dentro de esta distribución, casi todos los grupos de pueblos originarios de México continúan interactuando con los chiles silvestres (Long-Solís, 1998; Aguilar-Meléndez, 2006; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2021) y realizan prácticas de manejo variadas, que van desde un manejo no aparente, como la recolección no selectiva que sobresale por su frecuencia, hasta el cultivo a pequeña escala (e.g. Pennington, 1982; Perramond, 2005; Martínez-Torres, 2007; Bañuelos *et al.*, 2008; Mares-Quiñones y Valiente-Banuet, 2019). Dada la historia de interacción entre humanos y el chile silvestre (>8,000 años) y su presencia en hábitats antropogénicos, algunos autores han sugerido que este chile podría no ser propiamente una planta silvestre, sino haberse convertido en una planta semi silvestre, en una arvense, o incluso permanecer bajo manejo incipiente (e.g. Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Melchor-Contreras, 2014; Hayano-

Kanashiro *et al.*, 2016; Mares-Quiñones y Valiente-Banuet, 2019; Pérez-Martínez *et al.*, 2022).

Los usos actuales, preferencias y prácticas de manejo de las plantas, nos permiten reconstruir y comprender algunos motivos detrás del proceso de domesticación y pueden documentarse mediante investigaciones etnobotánicas (Blancas *et al.*, 2016). Esto es posible en los centros de domesticación, en donde los descendientes de los primeros domesticadores continúan interactuando con los parientes silvestres de los cultivos. Si bien varios trabajos han documentado los usos y manejo de los chiles silvestres en diferentes partes de México (e.g. Aguilar-Meléndez, 2006; Martínez-Torres, 2007; Bañuelos *et al.*, 2008; Melchor-Contreras, 2014), pocos estudios se han realizado en la península de Yucatán. Contribuir con este conocimiento etnobotánico en la región sobre el chile silvestre es relevante debido a que Yucatán es uno de los centros de domesticación y de diversidad genética de esta planta (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009).

Los mayas y el chile silvestre en la península de Yucatán

Históricamente, la península de Yucatán ha sido el territorio de los mayas, una de las culturas mesoamericanas más importantes en términos de tamaño poblacional, área ocupada y diversificación del lenguaje (Gómez-Pompa y Kaus, 1990). El chile silvestre es conocido por los mayas como *maax* o *maax iik*⁴ y a pesar de que las personas no lo siembran, es una de las plantas que se encuentra con frecuencia en los agroecosistemas tradicionales (e.g. milpa y huertos familiares; Latournerie *et al.*, 2001, 2002). También recibe el nombre de “chile de monte”, sin embargo, el término monte es inespecífico y hace referencia a una gran variedad de hábitats (e.g. bosque o remanentes de vegetación, vegetación secundaria e incluso a orillas de los caminos y lotes baldíos).

⁴ La palabra proto maya *iik* significa chile (Kaufman, 1994, 2003).

El chile *maax* es muy apreciado y ampliamente utilizado por los mayas de las zonas rurales de la península de Yucatán, quienes consumen los frutos frescos, asados y preparados en salsas, o deshidratados y molidos para acompañar una gran variedad de alimentos de consumo diario (Latournerie *et al.*, 2001; Cázares-Sánchez *et al.*, 2005; Bran *et al.*, 2007; González *et al.*, 2010;), además de los usos ceremoniales. Por ejemplo, Flores y Kantún (1997) lo documentaron como condimento usado en la preparación de alimentos que se ofrecen durante ceremonias de *ch'a chaak*⁵. Por ello, el objetivo de esta investigación fue documentar el conocimiento ecológico, prácticas de uso y manejo del chile *maax* en una comunidad maya del centro de Yucatán. Las preguntas que guiaron el diseño fueron: ¿cuál es el conocimiento ecológico local sobre el chile *maax* y su manejo?, ¿cuál es la relevancia sociocultural del chile *maax* en la región poniente de Yucatán?

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie y sitio de estudio

La especie en estudio fue *C. annuum* var. *glabriusculum*, el trabajo se realizó en la comunidad de San Bernardo, Kopomá. Tanto la especie como el sitio fueron descritos en el Capítulo I.

Interlocutores y método de muestreo

Los interlocutores fueron personas adultas originarias de la comunidad o la región, de ascendencia maya que cumplían con los criterios de inclusión: ser los principales encargados de la adquisición de víveres, de la preparación de los alimentos y el cuidado de las plantas dentro de su propiedad.

⁵ Ceremonia maya que se desarrolla en el campo cuyo objetivo es pedir lluvia a los dioses.

Mediante la técnica de bola de nieve y considerando las viviendas como unidad se obtuvo el grupo de estudio, la muestra. Este método consistió en identificar una red de interlocutores clave (Lohr, 2019). Para establecer contacto con el primero de ellos, ayudó una mujer (56 años), ama de casa, conocida y aceptada por la comunidad, quien es encargada de su huerto familiar, conoce la especie de planta bajo estudio y el trabajo realizado en el Laboratorio de Ecología Terrestre del Cinvestav, por investigaciones anteriores. Ella facilitó el establecimiento de *rapport* inicial (e.g. transmitir empatía y comprensión; Patton, 2015), presentando a la autora con los habitantes de la comunidad. Quien cumplía los criterios de inclusión y era entrevistado, refería a otro y así sucesivamente; solamente se entrevistó a un integrante por grupo familiar (hogar). Este procedimiento se realizó iterativamente hasta alcanzar el punto de saturación en la información (e.g. cuando la información resultaba redundante), el cual se utilizó para definir el tamaño de la muestra. Se entrevistaron a 42 personas en la localidad, en su mayoría mujeres (n = 36, 86 %).

Para establecer relaciones de confianza con la comunidad, las primeras visitas se realizaron de manera informal y, cuando los interlocutores tuvieron confianza, se fijó de común acuerdo la fecha y hora para las visitas. Las entrevistas se realizaron durante el verano (agosto-octubre) del 2021, en los huertos familiares de cada interlocutor. Antes de iniciar la entrevista, cada participante dio su consentimiento para grabar la conversación. La estancia en la comunidad se realizó durante la pandemia de Covid-19, por lo cual se siguieron las recomendaciones de uso de cubrebocas, guardar la sana distancia y gel antibacterial.

Instrumentos de evaluación

El instrumento principal fue una entrevista semi estructurada (Fylan, 2005), estuvo integrada por ocho apartados o temas, con 46 preguntas abiertas y cerradas como guía y redactadas en lenguaje coloquial, considerando las formas de expresión local para mayor claridad de los interlocutores. Antes de iniciar, se le informó a cada interlocutor el objetivo de la actividad. En la entrevista (Anexo 1) se abordaron los siguientes temas:

1. Datos biográficos de los interlocutores. Se incluyeron seis preguntas abiertas sobre edad, género, escolaridad, lugar de procedencia y ocupación.
2. Preferencias de consumo. Se incluyeron 11 preguntas abiertas sobre el consumo de chile *maax*, alternativas al uso de esta variedad y una sobre aves que consumen los frutos.
3. Prácticas de manejo. Incluyó una pregunta cerrada sobre actividades de siembra de las semillas de chile *maax* y ocho preguntas abiertas sobre actividades de manejo relacionadas con las plantas, protección frente a competidores y depredadores y actividades de trasplante.
4. Cosecha. Se incluyeron cinco preguntas cerradas sobre la fenología de chile *maax* (temporada de producción de frutos), actividades relacionadas con la obtención de los frutos y el destino de la cosecha (obsequio, intercambio o trueque y comercialización).
5. Comercialización. Se incluyeron cuatro preguntas abiertas sobre las formas en las que se vende el chile *maax*.
6. Hábitat, dispersores y polinizadores. Se incluyeron cuatro preguntas abiertas: tres sobre el hábitat del chile *maax* y su asociación con nodrizas, una sobre los dispersores y otra cerrada sobre los polinizadores asociados.

7. Transmisión del conocimiento sobre chile *maax*. Se incluyeron dos preguntas abiertas sobre la obtención del conocimiento relacionado con el uso y manejo del chile.
8. Actividades de conservación. Se incluyeron tres preguntas cerradas y una abierta sobre actividades de conservación de chile *maax*.

Los instrumentos fueron probados mediante entrevistas piloto. Se aplicó la entrevista a dos hombres (47 y 62 años, respectivamente) y a seis mujeres (en un rango de edad de 45 a 70 años) que cumplían con los criterios de inclusión. Posteriormente se realizaron los ajustes necesarios, como incluir preguntas que permitieran una descripción de las actividades de manejo.

Al realizar las entrevistas en la comunidad, los interlocutores frecuentemente añadieron otros temas relevantes para esta investigación: hábitat del chile *maax* y su consumo en el pasado y conocimiento local sobre la biología del chile, incluidos como parte de los resultados. Los nombres comunes de plantas, animales u objetos que fueron referidos en maya por los interlocutores, se anotaron en los resultados con su traducción al español.

Durante las entrevistas y mediante observación no participante, se documentaron actividades relacionadas con el manejo y cuidado del huerto (e.g. riego, deshierbe, alimentación y cuidado de animales de traspatio y protección hacia las plantas), información de carácter contextual que complementó la interpretación de las respuestas proporcionadas por los interlocutores. Dado que durante el estudio se tuvo inmersión total en la comunidad durante el estudio, la observación participante fue una actividad cotidiana, por ejemplo, se acompañó a la primera interlocutora al cosechar los chiles y preparar algunas salsas. De manera complementaria, se hicieron recorridos en la vegetación secundaria que rodea la comunidad con la interlocutora clave, para dar mayor precisión

sobre los sitios de colecta y el hábitat del chile *maax*. También se visitó el Herbario-Fibroteca *U Najil Tikin Xiw*⁶ del CICY, donde se resguarda la mayor colección de flora de la región, para consultar los registros acerca del tipo de hábitat en el que se encontraron los ejemplares de chile *maax*.

Procesamiento de la información y análisis de datos

Las entrevistas (55 horas de grabación) fueron transcritas de forma fidedigna, incluyendo pausas y entonaciones en la voz (de Hek y Ladio, 2019). Se realizó un análisis de contenido, identificando los temas principales (categorías). Para cada tema, se identificó el contenido latente tomando como base el contenido manifiesto que compartieron los interlocutores (Almeida-Campos *et al.*, 2019; Carvalho-Pires de Sousa *et al.*, 2019; de Hek y Ladio, 2019). La información documentada en el diario de campo, junto con la observación participante y no participante, sirvió como contexto para la narrativa derivada del análisis de contenido (Almeida-Campos *et al.*, 2019). El análisis se realizó con el paquete RQDA (Huang, 2012) para el software R (R Core Team, 2022). La información obtenida en las preguntas cerradas se analizó aplicando estadística descriptiva.

Con base en los resultados obtenidos en las entrevistas y la observación participante y no participante, se determinaron las prácticas de manejo sobre las plantas de chile *maax*. Estas prácticas son: recolección, tolerancia, protección (contra competidores, herbívoros) o promoción⁷ (Bye, 1993; Casas *et al.*, 1997, 2001; Caballero y Cortés, 2001). En el presente estudio, se clasificaron en cinco grupos bajo las categorías recolección no selectiva, manejo incipiente no selectivo, manejo incipiente selectivo, cultivo *ex situ* y agricultura, y se

⁶ Expresión maya que en español significa “La casa de la hierba seca”.

⁷ El término promoción incluye prácticas como el riego, poda y fertilización, que favorecen un mejor rendimiento de plantas a nivel individual o un incremento en la densidad poblacional.

registró el número de interlocutores que realizan las prácticas de manejo identificadas (González-Insuasti y Caballero, 2007; Fuller *et al.*, 2014; Svizzero, 2022) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Descripción de distintas formas de manejo de plantas. Información tomada y adaptada de Bye, 1993; Casas *et al.*, 1997, 2001; Caballero y Cortés, 2001; González-Insuasti y Caballero, 2007; Fuller *et al.*, 2014; Svizzero, 2022

Forma de manejo	Descripción
Recolección no selectiva	Consiste en obtener un recurso sin considerar propiedades o características específicas
Manejo incipiente no selectivo	Involucra prácticas de tolerancia, protección y fomento
Manejo incipiente selectivo	Obtención preferente de individuos con características específicas de manera continua en el tiempo
Cultivo <i>ex situ</i>	Consiste en el enterramiento ocasional de semillas de plantas silvestres o su propagación en áreas antropogénicas
Agricultura	Involucra actividades dirigidas a modificar el suelo para favorecer el manejo de las plantas que se encuentran en espacios antropogénicos. Estas labores se realizan durante todo el ciclo de crecimiento y reproducción, cosecha, almacenamiento de las semillas y siembra

A cada forma de manejo se le asignó un grado de complejidad. Para la recolección se asignó el grado de complejidad = 1, y grado de complejidad = 2 si el manejo fue incipiente y no selectivo⁸, por ejemplo, tolerancia no selectiva, protección o fomento. El índice de manejo propuesto por González-Insuasti y Caballero (2007) también considera prácticas de manejo selectivo (grado de complejidad = 3), cultivo *ex situ* (grado de complejidad = 4) y agricultura (grado de complejidad = 5).

⁸ Con el término manejo no selectivo se hace referencia a una determinada práctica que se realiza independientemente del fenotipo de una planta o de un órgano de esta (González-Insuasti y Caballero, 2007).

El índice de intensidad de manejo (IM) se obtuvo mediante la siguiente ecuación:

$$IM = \sum CM \times n/N,$$

en donde IM es la intensidad de manejo de una planta. CM es el grado de complejidad de manejo: uno para recolección y dos para manejo incipiente no selectivo. N es el número total de interlocutores (N = 42 en este estudio) y n es el número de interlocutores que realizan las actividades de manejo (González-Insuasti y Caballero, 2007). Por lo tanto, el IM tiene valores positivos e incrementa con el número de prácticas y la proporción de personas que las realizan. Como referencia, en un estudio previo el valor de IM para especies de plantas que reciben entre seis y ocho prácticas de manejo conocidas (incluyendo cultivo *ex situ*) fue de tres y cuatro, y cada práctica la realizaron entre el 40 y 50 % de los interlocutores (González-Insuasti y Caballero, 2007).

RESULTADOS

Descripción de los interlocutores

El 86 % (n = 36) de los participantes fueron mujeres y el 14 % (n = 6) hombres. La mayoría (83 %, n = 35) eran originarios de San Bernardo. Sobre el nivel de estudios, poco menos de la mitad (45 %, n = 19) concluyó la secundaria. El 92 % de las mujeres (n = 33) se dedicaba exclusivamente a las labores del hogar, mientras que la mayoría de los hombres (n = 5) eran jubilados. El promedio de edad de los participantes fue 49 ± 14 años (media \pm error estándar) (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Características sociodemográficas de los interlocutores que participaron en entrevistas semiestructuradas sobre el manejo del chile *maax* en San Bernardo, Yucatán

Variable	Categoría	Interlocutores % (N = 42)	Hombres % (n = 6)	Mujeres % (n = 36)
Escolaridad	Sin estudios	2.38 (1)		2.78 (1)
	Primaria	52.38 (22)	100 (6)	44.4 (16)
	Secundaria	40.47 (17)		47.2 (17)
	Bachillerato	4.76 (2)		4.8 (2)
Lugar de nacimiento	San Bernardo	83.34 (35)	100 (6)	80.55 (29)
	Maxcanú	9.52 (4)		11.11 (4)
	Kopomá	2.38 (1)		2.78 (1)
	Kanachén	2.38 (1)		2.78 (1)
	Halachó	2.38 (1)		2.78 (1)
Ocupación	Ama de casa	78.57 (33)		91.7 (33)
	Empleado/a	11.91 (5)	33.34 (2)	8.33 (3)
	Desempleado	2.38 (1)	16.66 (1)	
	Jubilado	7.14 (3)	50.00 (3)	

Conocimiento ecológico local sobre el chile *maax*

El chile *maax* ha sido parte de la gastronomía de la comunidad desde que los abuelos recuerdan. Sin embargo, los sitios de donde se obtiene este chile han ido cambiando. La mayoría de los interlocutores (66.6 %) mencionó que el chile *maax* se obtenía principalmente en el bosque:

“Antes no había mucho [chile *maax*] en el pueblo, mi papá iba al monte y traía un sabucán [con los chiles cosechados]... o una bolsita. A veces no encontraba...” (mujer, 48 años).

Este recurso también estaba asociado con los agroecosistemas tradicionales dominantes, la milpa⁹ y más recientemente en la historia de la comunidad, con las

⁹ Agroecosistema milenario en abandono dentro del sitio de estudio.

plantaciones de henequén¹⁰. Más de la mitad de los participantes (59.5 %) recordó que recolectaban el chile en el bosque circundante a estos agroecosistemas o dentro de los mismos, mientras trabajaban en el sitio o realizaban actividades extractivas en el bosque “*Cuando iba mi papá a leñar o a su milpa, de allá lo traía*” (mujer, 55 años). Otro participante mencionó:

“Se traía del monte [chile *maax*], bajabas los chilitos y lo traías, [también se obtenían los frutos] de [las plantas de chile que crecían en] la milpa y en el plantel [de henequén] cuando íbamos a tumbar” (hombre, 68 años).

Si bien el chile *maax* estaba disponible en estos agroecosistemas, las personas llevaron plantas de estos sitios hacia los huertos familiares, aunque con poco éxito de sobrevivencia. Un interlocutor relató su experiencia al respecto:

“Pues así, este...yo estaba de ocioso [ríe]. Quería mi mata de chile *maax*, dicen así que si los arrancas no viven, pero encontré tres [plantas] así en camino de la milpa y lo traje. Lo sembré y lo estuve cuidando ¡sí vive! Uno así, vivió” (hombre, 62 años).

De manera similar, durante las entrevistas, una interlocutora mencionó “*Una vez, mi tío cuando estaba joven, trajo una matita. Dice que la sembró y se murió*” (mujer, 25 años).

Las personas recordaban cómo el uso del suelo en San Bernardo fue variando con el paso de los años, desde la milpa, la producción de henequén, hasta el abandono de estos agroecosistemas. Una interlocutora recordaba el uso del chile *maax*:

¹⁰ Conocidas localmente como ‘planteles’, ya en desuso.

“Los antiguos más lo comen así [el chile *maax*], porque estaban en el monte. Haces tu milpa, no lo pierdes [la cosecha], buen tiempo hace así. Hay chile habanero [*C. chinense* Jacq., Solanaceae], del verde [*C. annuum* var. *annuum*], tomatito [*Solanum* sp., Solanaceae] de esos así, *ib* [*Phaseolus lunatus* L., Fabaceae], frijol [*Phaseolus* sp.], lenteja [*Cajanus cajan* (L.) Huth, Fabaceae], lo que vas a bajar es tuyo. Me acuerdo cuando tenía 10 años... Como ahorita estamos perdiendo la milpa, mi esposo perdió la semilla de todo” (mujer, 52 años).

Con el declive del cultivo de henequén, las personas no retomaron la milpa. En lugar de realizar actividades agrícolas, los hombres prefirieron salir de la comunidad para buscar trabajo asalariado en otras comunidades, y una interlocutora lo recordaba con el siguiente comentario:

“Cuando yo nací, mi papá iba al plantel a trabajar. Éramos muy pobres. Me quedaba en mi casita, mi papá se iba en la madrugada y después de estar en el plantel, iba a su milpa. Cuando [él] volvía, preparaba la comida y nos sentamos a comer, ¡já’!... [silencio]. Ya mucho después se dejó de trabajar el henequén, mi papá ya estaba grande así, ya no podía seguir la milpa [...]. Todos los grandes ya no podían hacer milpa, antes se juntaban todos y se ponían de acuerdo [...], entre todos se ayudaban para quemar y hacer la siembra. Luego, los hombres empezaron a trabajar de albañil y lo dejaron [la milpa]. Ahora los jóvenes no hacen milpa, ni saben cómo [...]. Por eso ahora creo que no hay *maaxito* [en

los terrenos que se utilizaban para hacer milpa], porque ya nadie va al monte” (mujer, 52 años).

Si bien en San Bernardo los huertos familiares no fueron el sitio principal en donde se recolectaba el chile *maax*, ahora representan un hábitat importante para esta planta. Durante las observaciones realizadas a la vegetación natural aledaña a la comunidad, no se encontraron ejemplares de ese chile. De manera similar, los registros del herbario-Fibroteca *U Najil Tikin Xiw* reportan que la mayoría (62 %) de los 57 especímenes colectados en el estado de Yucatán, se obtuvieron en hábitats creados por las personas.

Dentro de los huertos familiares los interlocutores (54 %) señalaron que las plantas de chile *maax* crecen independientemente de la disponibilidad de luz y, al respecto, una interlocutora mencionó “*Le da lo mismo [al chile maax], mientras que hay fresco allá sale. A veces en el sol, allá sale; donde cae la semilla, ahí sale*” (mujer, 55 años).

Los interlocutores no reconocen alguna asociación entre plantas nodriza en particular y plantas de chile *maax* (84 %), pero el comentario de uno de ellos sugirió una relación entre el sitio donde crecen las plantas de chile y la presencia especialmente de un ave que se posa en el lugar de percha de aves dispersoras, considerando que las plantas de chile crecen “*allá donde se pare xchica*¹¹” (mujer, 73 años).

La interacción con aves favorece el reclutamiento natural en los huertos familiares, a donde los pájaros dejan las semillas. Es poco común que las personas siembren semillas de este chile, pues el reclutamiento natural de la especie proporciona los frutos suficientes para las necesidades familiares y los frutos excedentes contribuyen a que esta interacción

¹¹ El término *xchica* proviene de la lengua maya y hace referencia al ave *Mimus gilvus*, comúnmente conocida en español como ceniztle.

continúe. Una interlocutora lo expresó de la manera siguiente: “Eso [el chile *maax*] los pajaritos creo que lo comen y lo traen, porque ahorita tengo varias [plantas de chile *maax*] en mi solar [nadie los plantó]” (mujer, 25 años).

La relación entre aves y chile *maax* es reconocida ampliamente por los interlocutores (95 %), quienes mencionaron a las aves *xchica*, *xcoquita*, *xtacay* y *yuya* (Tabla 2.3) como las que identifican y relacionan con la presencia de las plantas. La interacción que mencionaron fue la dispersión de semillas, que ocurre después de que estas aves consumen los frutos “Sí, la *xcoquita*, la *chiquita* y la *xtacayita*. Ellos lo comen, es su desayuno así. Pues ni modo, así es la vida, nosotros lo regamos y vienen ellos y en un ratito lo comen” (hombre, 65 años).

Tabla 2.3 Aves dispersoras de semillas de chile *maax* y frecuencia de mención por habitantes de San Bernardo

Nombre maya	Nombre común en español	Nombre científico	Frecuencia de mención* % (n)
Chica (<i>xchica</i>)	Cenzontle	<i>Mimus gilvus</i>	95 (40)
<i>Xcoquita</i>	Mirlo, cenzontle	<i>Turdus grayi</i>	24 (10)
<i>Xtacay</i>	Luis bienteveo	<i>Pitangus sulphuratus</i>	45 (9)
<i>Yuya</i>	Calandria, bolsero	<i>Icterus</i> sp.	12 (5)

*Las categorías son mutuamente excluyentes. Entre paréntesis se incluye el número de interlocutores que realizaron cada mención.

El comentario de otra interlocutora muestra también la transformación del solar, usualmente asociada con el crecimiento de la familia:

“Sí, los pájaros lo vienen y lo cagan [las semillas de chile *maax*], por eso sale. Dicen que...estén...estén...yuya, ese *xcok* que dicen. Ahí en la

huaya, estaban llenos de pajaritos, antes un montón de *maxitos* había allá, pero pararon la casa y ya no llegan ahora” (mujer, 67 años).

Si bien la interacción con dispersores forma parte del conocimiento ecológico de los interlocutores, la interacción entre polinizadores y plantas de chile *maax* no ha sido objeto de observación (71 %), como se aprecia en lo expresado por una interlocutora: “*No, yo solo he visto a los pajaritos. Ni la chupaflor [colibrí] se acerca a los maxitos, ésa sólo al saramuyo [Annona squamosa L., Annonaceae]*” (mujer, 40 años).

Manejo de chile *maax* en los huertos familiares

En San Bernardo, las mujeres son las responsables principales de realizar las actividades asociadas con el cuidado y mantenimiento de los huertos familiares. Ellas eligen las plantas que permanecen y en dónde, regalan o compran plantas según las necesidades de la familia, cosechan los frutos para preparar los alimentos, limpian, alimentan a los animales de corral y están al pendiente de la presencia de enfermedades en animales y plantas. Los hombres acompañan a las mujeres en algunas actividades de limpieza del huerto familiar cuando regresan de trabajar (e.g. recolectar la hojarasca y retirar ramas secas del suelo o rocas que estén en el camino).

En los huertos familiares se realizan cuatro grupos de prácticas de manejo de chile *maax*. Las principales prácticas de manejo mencionadas por los interlocutores permiten agruparlas de la siguiente manera: 1) recolección, 2) tolerancia, 3) protección y 4) fomento, mismas que se describen a continuación (Tabla 2.4).

Tabla 2.4 Prácticas de manejo de plantas de chile *maax* registradas en 42 huertos en una comunidad rural maya de Yucatán. Se señala la proporción de interlocutores que realizan alguna (s) de las prácticas

	Prácticas de manejo				Índice IM
	Colecta	Tolerancia	Protección	Promoción	
Grado de complejidad de manejo (CM)	1	2	2	2	
Interlocutores que realizan la práctica (proporción)	1	1	0.31	0.69	
CM x proporción	1	2	0.62	1.38	5.00

1. Recolección o colecta. Dentro de los huertos, recolectar el chile *maax* representa una ventaja para los interlocutores (100 %), principalmente porque es un recurso gratuito y cercano a la casa (Tabla 2.4). Además, durante la observación participante se identificaron plantas de chile *maax* por fuera de los huertos familiares, cerca de las albarradas. Para cosechar los frutos de plantas que están por fuera del huerto familiar, las personas deben de pedir permiso al propietario o propietaria pues las plantas se consideran parte del huerto, aunque se encuentren fuera del límite de la propiedad. De acuerdo con las observaciones realizadas, las personas cosechan a mano frutos de chile *maax*, principalmente los frutos verdes (71 % de los interlocutores) y ocasionalmente los frutos rojos (29 %). Las personas toman solamente una pequeña proporción de los frutos disponibles y dejan otros en la planta para las aves. La recolección es no selectiva y no parece haber un horario específico para hacerla. El 76.4 % de los interlocutores enfatizó la necesidad de

cosechar el fruto sin dañar la planta. De esta manera, según los interlocutores, tendrán la posibilidad de obtener frutos en la misma planta en el futuro.

2. Tolerancia. Todos los entrevistados mencionaron que mantienen las plantas de chile *maax* en el lugar donde germinan, las plantas establecidas de forma natural no son removidas (Tabla 2.4). Las motivaciones detrás de la tolerancia, en la totalidad de los casos, son la obtención de chiles y su consumo.
3. Protección. Se realiza dentro de los huertos familiares y en plantas que crecen por fuera de los predios, cerca de las albarradas (Tabla 2.4). Los interlocutores refirieron que eliminan plantas competidoras y mantienen sus aves de traspatio encerradas para evitar que se coman las hojas de las plantas de chile *maax* (21 %). El 9.5 % de los interlocutores señalaron que los iguanos (*Ctenosaura* spp., fauna silvestre) también se comen las hojas de esas plantas. Adicionalmente, aquellas plantas de chile que están fuera del huerto familiar requieren protección ante las actividades de otras personas que no forman parte del núcleo familiar, pues cosechan los frutos de manera destructiva. Por ejemplo, algunos interlocutores (9.5 %) señalaron que las personas que transitan por la calle cortan las ramas con frutos de chile y las llevan consigo para cosechar los frutos en otro sitio y evitar, de esta forma, ser vistos por los dueños del predio.
4. Promoción o fomento. Las prácticas de fomento fueron señaladas o realizadas por los interlocutores (69 %). Entre ellas estaban el riego indirecto (e.g. el agua utilizada para i) regar otras plantas, ii) limpiar la casa, iii) lavar recipientes y/o ropa, que llegaba al chile *maax*). También se observó que algunas plantas fueron fertilizadas indirectamente cuando los interlocutores tiraban muy cerca de ellas desechos orgánicos, las heces de animales domésticos o las cenizas del fogón

utilizado para cocinar. Desechar los restos de comida propició además que se dispersaran semillas de manera no intencional, pues entre éstos se encontraban semillas viables. Según los interlocutores (12 %), algunas semillas germinan y se establecen en los sitios donde las depositaron, lo cual sugiere una dispersión inconsciente. La dispersión intencional de las semillas, que tiene como objetivo incrementar de manera consciente la densidad de plantas de chile, fue mencionada solamente por el 9.5 % de los interlocutores, quienes señalaron que, para incrementar la abundancia del chile *maax* en sus huertos, esparcen las semillas de los chiles completamente maduros (característica definida por el color rojo de los frutos) en donde desean que las plantas se desarrollen. Una práctica menos frecuente fue el trasplante del chile hacia otros sitios dentro del huerto. La mayoría de los interlocutores (78.6 %) señalaron que las plantas del chile *maax* no se pueden trasplantar, porque se provoca la muerte de las plantas que son retiradas de su sitio. Algunos refirieron que es posible reubicar las plantas de chile *maax* cuando el sitio donde germinaron no les parece apropiado, pero no refirieron haber tenido una experiencia propia exitosa, como indicó una entrevistada: “Una vez lo intenté [cambiar de lugar] porque me gustaba la matita, pero se murió” (mujer, 42 años).

Al menos dos y hasta cuatro de las prácticas de manejo mencionadas fueron documentadas en el mismo huerto. Ninguna se considera selectiva puesto que los interlocutores no reportaron algún rasgo o fenotipo preferido, lo que fue confirmado durante la observación participante. No se reportaron prácticas de cultivo *ex situ* o de agricultura. Con base en esta información, la intensidad de manejo obtenida con el índice

propuesto por González-Insuasti y Caballero (2007) dio como resultado un valor de cinco (Tabla 2.4).

Usos e importancia cultural del chile *maax*

El chile *maax* es un recurso que trae recuerdos a los interlocutores, que están asociados con la importancia de este chile en la alimentación de las personas frente a la escasez de otros alimentos para mitigar el hambre relacionada con la falta de recursos monetarios. Por ello, dicen que el chile *maax* es el chile de los campesinos: “[Es el] chile de los campesinos, de los antiguos” (mujer, 57 años).

Dos de los participantes (4.8 %) señalaron que, cuando eran niños, el consumo de chile *maax* se relacionaba principalmente con la escasez de recursos monetarios para adquirir alimentos: “[Se preparaba el chile] maxito, con tomatito. Bueno, nacimos pobres, eso se comía de antes” (hombre, 65 años).

Otra participante señaló:

“El *maax* se comía con cebolla (*Allium cepa* L., Amaryllidaceae) y ajo (*Allium sativum* L., Amaryllidaceae), pero así, mucho [chile *maax*]. Con tortilla lo comíamos, parece carne molida [se agregaban los frutos a la porción de carne que se pudo adquirir para incrementar el volumen del guiso]” (mujer, 36 años).

En la actualidad el chile *maax* se consume en los hogares de San Bernardo, en donde se comparte con todos aquellos que gusten de este fruto, a excepción de los niños. Todos los interlocutores utilizan los frutos de chile *maax* como una especia para condimentar los alimentos. Se consumen generalmente los frutos verdes, y también en preparaciones variadas. La forma de consumo con mayor número de menciones fue asar el chile y

tamularlo¹² (40.6 %) (Tabla 2.5), mientras que las mencionadas con menor frecuencia fueron en forma de curtido (3.1 %) y en salsa (1.5 %) (Tabla 2.5).

Tabla 2.5 Principales formas de consumo de chile *maax* y modos de preparación reportados por 42 interlocutores de San Bernardo, Yucatán. Se describe la preparación, ingredientes principales

Forma de consumo	de	Modo de preparación	Frecuencia (%)
Asado tamulado	y	Colocar los frutos al fuego en un recipiente, macerarlos y agregar otros ingredientes como naranja o limón, sal, cebolla, ajo o cebollina	37.1
Frito		Freír los frutos con cebolla y manteca	30
Tamulado		Macerar los frutos en un recipiente con ingredientes como naranja o limón, cebolla, ajo, tomate, sal	15.7
Fresco		Solo agregándoles sal antes de comer (opcional)	12.9
Curtido		Asar los frutos y conservar en vinagre con cebolla picada y sal	2.9
En salsa		Licuar los frutos con cebolla roja y freírlos con manteca	1.4

Las personas de San Bernardo eligen la forma de preparar el chile *maax* dependiendo de la comida que acompañarán. Utilizan el chile *maax* fresco cuando beben el *pozole*¹³ y lo ingieren principalmente los interlocutores hombres (14 %). Durante la observación participante, se registró la elaboración de chile *maax* asado y tamulado. Para preparar el chile *maax*, la interlocutora asó los chiles en un comal, los colocó en una taza y los maceró (en la península de Yucatán, esta acción es *tamular* [ver pie de página ¹¹]). Después, sirvió el chile *maax* en esta presentación para acompañar un platillo tradicional conocido como

¹² Término que se utiliza en la península de Yucatán para referirse a la acción de moler en un mortero hecho de madera, similar a un molcajete (Muñoz, 2012).

¹³ Bebida preparada a base de maíz.

jorochitos¹⁴. Al terminar de comer, colocó el excedente del chile en el refrigerador para conservarlo y días después lo utilizó para acompañar distintas comidas. Los interlocutores desconocen sobre otros usos que le podrían dar al chile *maax* en la localidad.

La mayoría (52.4 %) de los interlocutores refirió utilizar chile *maax* todos los días de la semana. Aunque otro grupo importante (21.4 %) lo utiliza tres veces durante la semana. La razón por la cual el consumo es frecuente se debe a que esta especia acompaña una gran variedad de platillos. Por ejemplo, una interlocutora comentó:

“Tengo una nuera que tengo de Maxcanú; llega, agarra un trastecito, lo baja [los frutos de chile *maax*], lo pone en la candela y lo tamula, con limón no porque cambia el sabor, la naranja [*Citrus aurantium*] eso sí, es diferente [...]. Lo pica la cebolla, con *maax* y chile huero [*C. annuum* var. *annuum*] [...]. Así frito con cebolla, lo va a tamular con cebolla, lo come con *penkuchito* [tipo de tortilla pequeña preparada a mano con masa de maíz], con frijol, así no es necesario carne o huevito [...]. [Cuando] lo tiene que cocinar, va y lo baja, como 20 chilitos, con sal. Veo, lo está masticando con pozole agrio, porque si no, no se va porque pica [el chile *maax*]. Los antiguos más lo comen así, porque estaban en el monte” (mujer, 57 años).

La motivación principal para consumir chile *maax* fue el sabor característico que le agrega a la comida (51.3 %). El 41 % señaló preferirlo por su sabor, unos pocos (5.1 %) señalaron porque está disponible en sus huertos y un interlocutor porque le agrada el sabor

¹⁴ Los jorochitos se preparan con frutos y flores de calabaza de milpa, el caldo se prepara con masa y agua. Cuando el caldo hierve, se le agrega masa en forma de tortilla pequeña.

y el olor de esta especia. Así que sabor y aroma son elementos apreciados para el consumo de chile *maax*. Sin embargo, los interlocutores refirieron que son los adultos quienes consumen chile *maax*, pues consideran que, para los niños menores de 12 años, esta especia es muy picante.

En cuanto a su valor económico, los interlocutores refirieron utilizar el chile *maax* de sus huertos familiares principalmente para autoconsumo: “*Pues, los comemos [los frutos de chile maax]; solo bajamos para comer, para nosotros*” (mujer, 48 años).

El 95 % de los interlocutores afirmaron que no venden los frutos del chile *maax*, pero sí los obsequian o intercambian, y si alguna persona llega a sus casas a pedir los frutos para comprar, un poco más de la mitad de los interlocutores (57 %) lo obsequian, pues afirman que es un recurso disponible que no requiere inversión de su parte. Por ejemplo, uno de los interlocutores señaló: “*Lo regalo, pues sale solo, no me cuesta nada y allá está*” (hombre, 75 años). Aunado a ello, una interlocutora mencionó que regalar los frutos de chile *maax* permite que la producción de éstos incremente: “*Es que mientras más regale, más chilitos tiene la mata*” (mujer, 67 años).

Aunque algunos habitantes de la comunidad venden el chile *maax*, esta actividad no es común, como se aprecia en el siguiente comentario: “*A veces lo compro allá en la tienda, a diez pesos te venden una bolsita de boli [8 x 26 cm] llena... Cuando estoy apurada lo compro*” (mujer, 47 años). Otra señora expresó: “*A veces te lo pasan a vender, en bolsitas de boli, a diez pesos*” (mujer, 40 años).

Además de estar disponible en la comunidad, los interlocutores saben que pueden comprar el chile *maax* en poblados vecinos, en las bolsitas mencionadas y al mismo precio (\$10.00) con un peso aproximado de 16.91 gr por bolsa. Solamente una señora mencionó

que cuando no tenía chile *maax* en su huerto, lo compraba en un poblado cercano: *“También compramos maax en Maxcanú, cuando no tengo”* (mujer, 47 años).

Conservación del chile *maax* en San Bernardo

De manera complementaria y ante la importancia que el chile *maax* tiene en la dieta de los habitantes de la comunidad, se indagó sobre su percepción acerca de un escenario hipotético en el cual ese chile podría no estar disponible en los huertos familiares. Los entrevistados mencionaron que, si el chile *maax* ya no estuviera disponible, esto les afectaría en su comida, como señaló una señora: *“Sí [nos afectaría] porque si no hay maxito, no sabe bueno ni el pozole, no es lo mismo”* (mujer, 62 años).

La falta de este recurso incentiva el establecimiento y/o fortalecimiento de las relaciones de parentesco y vecindad en la comunidad, pues algunos entrevistados (29 %) señalaron que, cuando no tenían esta especie, podían pedirles a los dueños de otros huertos familiares y ellos se los regalarían: *“No [me afectaría] porque lo vamos a buscar con los vecinos; casi todos si les pides, te lo regalan”* (mujer, 42 años). Otra señaló: *“No [me afectaría] porque tengo otro solar. Si no hay allá [chile maax] se va a pedir con la vecina. Todos tienen acá. Nomás para sequía, se compra el ‘jhabanero’ [chile habanero], como te digo”* (mujer, 48 años).

Una proporción menor de los interlocutores (33 %) pensó en buscar otras variedades de chile como alternativa al consumo de chile *maax*: *“No [me afectaría] porque si no hay, se compra habanero”* (mujer, 38 años). Contar con opciones para obtener el chile *maax* de otras fuentes o utilizar otras variedades de chile parece favorecer que las personas consideren que el chile *maax* estará disponible siempre.

El conocimiento sobre el chile *maax* que comparten todos los entrevistados ha sido adquirido principalmente por la observación durante su niñez, de las actividades de manejo

relacionadas con el chile *maax* que realizaban sus padres y abuelos y la preparación de esta especia para acompañar las comidas que realizaban las mujeres. Al preguntar quién le había enseñado sobre este recurso, una señora mencionó: “*Mi mamá las cuida, yo veo lo que hace*” (mujer, 48 años). Otra señaló: “*Nadie te enseña, porque no necesitan que los cuides. Yo veía cómo lo cocinaba mi mamá, así lo hago ahora*” (mujer, 54 años).

DISCUSIÓN

Los resultados demuestran que, al igual que sus antepasados, los interlocutores de San Bernardo continúan recolectando el chile *maax* y practicando formas de manejo no selectivo. Ellos usan el chile *maax* frecuentemente como especia en diferentes comidas. Aunque no tiene una aportación importante en términos de calorías, es altamente valorado debido al sabor que imprime a los platillos, las memorias y el sentido de identidad cultural que evoca (Siebert *et al.*, 2022). En conjunto, las respuestas de los entrevistados, las observaciones realizadas, y los datos de herbario, respaldan la idea que el chile *maax* se ha establecido con mayor frecuencia en el huerto familiar. El establecimiento de las plantas pudo haber sido facilitado por un manejo inconsciente similar al que sucede con las arvenses. Las principales prácticas de manejo fueron la recolección y la protección de las plantas, que son estrategias de manejo no selectivo. Sin embargo, todos los interlocutores realizaron regularmente entre dos y cuatro prácticas de manejo consciente e inconsciente. Estas prácticas y el factor de que los huertos son parte de las viviendas se consideraron para obtener un índice de intensidad de manejo relativamente elevado.

La presencia de plantas en los huertos familiares se relaciona con la dispersión de semillas mediada por las aves. Una vez que las plantas germinan y crecen, su protección y la recolección de los frutos son estrategias de manejo que generan un ambiente favorable,

promoviendo su adaptación al huerto familiar. A su vez, la presencia de las plantas de chile en el huerto familiar es altamente conveniente para los recolectores, pues facilita el acceso al recurso y disminuye el gasto energético de recolecta. Esta cercanía podría favorecer un incremento en el grado de manejo y eventualmente tener un impacto tangible en la evolución de la planta.

Conocimiento ecológico local sobre el chile *maax*

En el pasado, el chile *maax* se recolectaba en el bosque y en las milpas, por lo que en español recibe el nombre de chile de monte (González *et al.*, 2010), aunque ahora es poco frecuente encontrarlo en este tipo de vegetación. Ante esta situación, es importante considerar que los interlocutores maya hablantes asocian los recursos naturales con los lugares en donde éstos se originaron (e.g. chile de monte), por lo que los nombres refieren a una interacción entre los recursos y las zonas de procedencia donde fueron colectadas (Vail y Dedrick, 2020). Por otra parte, si se aborda el discurso desde una perspectiva cultural, se podría precisar el término de “chile de monte” hacia “chile de *Yum K'áax*¹⁵” (el Dueño y Señor del monte). De esta manera, los mayas hacen una distinción entre las “plantas de los hombres” y las “plantas de *Yum K'áax*” (García-Quintanilla, 2000). Las plantas de *Yum K'áax* son aquellas que están mejor adaptadas para desarrollarse en sitios bajo perturbación antropogénica, germinan y se desarrollan solas sin necesidad de cuidado humano (García-Quintanilla, 2000), tal como sucede con el chile *maax*. En San Bernardo, los interlocutores recordaban que el chile *maax* crece en la milpa y huertos familiares. Se sabe que los mayas han manejado los bosques de la península de Yucatán por milenios (e.g. el bosque-jardín Maya; Ford y Nigh, 2009). Durante mucho tiempo, cuando se preparaba la tierra para la milpa y los huertos, los mayas dejaban en pie especies silvestres útiles (García de Miguel,

¹⁵ Término maya que en español se refiere al “dueño y señor del monte”.

2000; Toledo *et al.*, 2008; Ford y Nigh, 2009). Muchas de estas especies encontraron condiciones ambientales favorables y se adaptaron localmente a estos espacios construidos, aunque no estuvieron bajo manejo selectivo (de Wet y Harlan, 1975; Manzanero-Medina *et al.*, 2020). El chile *maax* presenta una estrategia ecológica particular que se asemeja a las arvenses (de Wet y Harlan, 1975). No es sorprendente, entonces, que otros autores hayan llamado a las plantas de chile silvestre que crecen espontáneamente en hábitats agrícolas del sureste de México como arvenses o semi-silvestres para enfatizar su afinidad hacia los espacios construidos (e.g. Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Pérez-Martínez *et al.*, 2022).

En la actualidad, los huertos familiares representan un hábitat importante para esta planta en San Bernardo, aunque no son el único sitio en donde se recolecta. Esto es similar a lo reportado por Latournerie *et al.*, (2002) al documentar las variedades de chiles presentes en milpas y huertos familiares yucatecos. Arriaga-López (2020) documentó la presencia de chile *maax* en todos los huertos familiares muestreados en localidades del centro de Yucatán. En otras áreas del sureste de México, las plantas de chile silvestre crecen en milpas, huertos familiares y otros sistemas agroforestales como plantaciones de café (*Coffea* sp. L., Rubiaceae), cacao (*Theobroma cacao* L., Malvaceae) y plátano (*Musa paradisiaca* L., Musaceae) (Melchor-Contreras, 2014; Gutiérrez-Burón *et al.*, 2020; Martínez-Acosta *et al.*, 2020; Pérez-Martínez *et al.*, 2022).

Al tener una larga historia de uso y manejo y su aprovechamiento en el presente, el chile *maax*, al igual que otros PFMN, se puede considerar un recurso vegetal de subsistencia muy importante para las comunidades mayas (Casas y Caballero, 1996). A pesar de la búsqueda exhaustiva de chile *maax* en la vegetación tropical secundaria que rodea la comunidad de San Bernardo, no se encontraron plantas de este chile. La elevada frecuencia de chile *maax* en los huertos familiares y hábitats bajo perturbación continua,

como los monocultivos, milpas, orillas de caminos y jardines botánicos, fue respaldada por los especímenes depositados en el herbario local (Herbario-Fibroteca *U Najil Tikin Xiw*). Sin embargo, los especímenes fueron colectados hace varios años (1976-2000) y se desconoce si el esfuerzo de muestreo fue similar en agroecosistemas y vegetación natural; se requiere mayor investigación en este tema.

En estudios realizados al norte de México se identificó una asociación espacial entre el chile silvestre y plantas perennes (Tewksbury y Nabhan, 2001; Perramond, 2005; Murillo-Amador *et al.*, 2015). Perramond (2005) menciona especies que son clave como nodrizas para esta variedad como el acebuche y la frutilla (*Celtis pallida* Torr. [Cannabaceae] y *Lycium andersonii* A. Gray [Solanaceae]). De manera general, Tewksbury y Nabhan (2001) señalan que las plántulas de chile silvestre se establecen con mayor facilidad en áreas bajo sombra, aunque estos estudios están enmarcados en un ambiente ecológico desértico y semi-desértico. Los habitantes locales están al pendiente de esta interacción con nodrizas y utilizan este conocimiento para identificar sitios de colecta (Perramond, 2005; Bañuelos *et al.*, 2008). Sin embargo, los interlocutores en San Bernardo no perciben una asociación espacial similar entre el chile *maax* y nodrizas. Esto concuerda con observaciones previas en otras áreas tropicales del sureste de México (Latournerie *et al.*, 2001; Kraft *et al.*, 2013; 2014; Melchor-Contreras, 2014). Las observaciones realizadas en San Bernardo sugieren que la asociación espacial entre el chile *maax* y objetos como albarradas, la casa, y otras construcciones es más fuerte y con mayor beneficio en términos de crecimiento y producción de frutos que la asociación con plantas perennes (Solís-Montero *et al.*, 2023; Capítulo III).

En relación con el mecanismo de dispersión natural, los interlocutores reconocen que el chile *maax* se reproduce por semillas y que las aves son sus dispersores. Los huertos

familiares de San Bernardo son el hábitat de un conjunto diverso de aves (Villicaña-Hernández, 2021) y sus visitas cotidianas por chile *maax* difícilmente podrían pasar desapercibidas. Las aves dispersan las semillas de este chile a lo largo de su rango de distribución (e.g. Tewksbury *et al.*, 1999; Cázares-Sánchez *et al.*, 2005; Carlo y Tewksbury, 2014) y las y los entrevistados perciben esta interacción de forma positiva. No consideran a las aves como una competencia por el recurso y tampoco intentan evitar que éstas coman los frutos: no colocan espantapájaros como lo hacen en ocasiones para el maíz e incluso identifican sus cantos cuando llegan a los huertos familiares a comer del chile. En ocasiones, las señoras detienen sus actividades cotidianas cuando escuchan a las aves cantar y se acercan para observarlas comer los frutos del chile desde sus hogares (obs. pers.). Todos los entrevistados reconocen que las aves son necesarias para tener chile *maax* dentro de sus predios y disfrutan de observarlas y escuchar sus cantos. Es en beneficio de estas aves que las personas cosechan solamente los frutos que van a utilizar. Estas actividades son probablemente un ejemplo de racionalidad ecológica en el uso de los PFNM previamente descrito para pobladores indígenas, incluyendo los mayas (e.g. Colding y Folke, 2001; Toledo *et al.*, 2008), para quienes obtener solamente lo necesario es una regla importante de observar.

Manejo del chile *maax* en los huertos familiares

Las mujeres son las principales encargadas del manejo del huerto en general y del chile *maax* en particular. Son ellas las que han manejado, aprovechado y conservado las plantas desde hace cientos de años, y quienes transmiten este conocimiento a las siguientes generaciones (Greenberg, 2003). La transmisión del conocimiento no siempre es verbal, pues los niños mayas aprenden al observar a sus padres realizando las tareas cotidianas (Cervera-Montejano, 2022) y las interlocutoras lo señalaron al mencionar que nadie les

enseña, solo veían a sus madres haciendo la limpieza general del huerto. En San Bernardo, el chile *maax* se encuentra bajo manejo no selectivo *in situ*, con un índice de intensidad de manejo relativamente alto (IM = 5) cuando se compara con otras especies bajo manejo incipiente *in situ* como el quelite *Amaranthus hybridus* L. (Amaranthaceae) (IM = 2.13) y el pitayo *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (IM = 3.25) (González-Insuasti y Caballero, 2007). Esto se debe a que, en contraste con estas plantas manejadas en su hábitat natural, el chile *maax* es manejado en huertos familiares, los cuales son sistemas de manejo intensivo y representan un área de interacciones planta-humano fuertes, dada su proximidad hacia las casas (García de Miguel, 2000; Galluzzi *et al.*, 2010; Martínez-Ballesté y Caballero, 2016). Aunque el chile *maax* no fue siempre el objeto directo de manejo, se benefició indirectamente con algunas prácticas como el riego. Estas prácticas se realizan en plantas vecinas o durante actividades relacionadas con rutinas de limpieza en el huerto familiar (deshierbe, agua utilizada para lavar utensilios de cocina y ropa). Los interlocutores no consideran que el chile *maax* requiera algún cuidado, pero las prácticas de manejo incipiente llevadas a cabo en los huertos, como dejar plantas de pie, son muchas veces realizadas de manera inconsciente y solamente se identifican mediante una observación cuidadosa (Jiménez-Rojas *et al.*, 2019). Otro factor que contribuyó con los valores relativamente elevados en la intensidad de manejo es que algunas prácticas, aunque incipientes, fueron realizadas por todos (recolecta y tolerancia) o por la mayoría de los entrevistados (protección y fomento). Estas actividades están íntimamente relacionadas con un criterio incluyente (elemento fundamental en la cultura que los mayas mantienen en la milpa y sus huertos) al que se denomina como “hospitalidad”, pues ellos reciben y respetan e incluso tratan con cariño a cada planta y ser vivo que llega a los espacios del huerto, siempre que no ponga en riesgo a los habitantes de la vivienda (García-Quintanilla, 2000).

La presencia de chile *maax* en los huertos incrementó la intensidad de manejo y también redujo el costo energético de recolección para los miembros de la familia, incluyendo a las personas vulnerables como los adultos mayores. Tener acceso a PFNM en los huertos familiares es importante para algunas comunidades rurales marginadas como San Bernardo, en donde la migración masiva de los jóvenes ha conducido a cambios demográficos desproporcionados, dejando a los adultos mayores como un grupo de edad en incremento importante (Echeverría y Lewin-Fischer, 2016).

No se encontraron criterios de selección de fruto de chile *maax* durante la cosecha. Esto concuerda con lo reportado por Jiménez-Rojas *et al.*, (2019) en los frutos de huaya india (*Melicoccus oliviformis* Kunt, Sapindaceae) en Yucatán, los cuales se recolectan y consumen sin precisar características en particular. La ausencia de selección de los frutos posiblemente ha contribuido a que, a pesar del manejo, se mantenga el fenotipo típico del chile silvestre y otras plantas manejadas. Sin embargo, se requieren estudios que involucren otras características de la planta que podrían seleccionarse de manera inconsciente (e.g. sobrevivencia de plantas de chile *maax* en vegetación de bosque), considerando que el manejo en ambientes favorables, como los huertos familiares, puede tener efectos significativos sobre las plantas a nivel de fenotipo y/o genotipo (Casas y Caballero, 1996). Por otra parte, la preferencia hacia los frutos inmaduros podría disminuir la germinación de las semillas, aspecto que se propone evaluar en futuros estudios.

La técnica de recolección no destructiva que se utiliza en la comunidad para obtener los frutos es reconocida como la mejor opción para la conservación de las plantas (Medina-Martínez *et al.*, 2010). Esta misma técnica de colecta “fruto por fruto” fue observada por Melchor-Contreras (2014) en plantas de chile establecidas dentro de cafetales. Cosechar los chiles sin dañar la planta contribuye a la producción continua de frutos y al reclutamiento.

El cuidado de los recursos para asegurar su disponibilidad es característica de las comunidades que mantienen una relación cercana con sus recursos naturales y un entendimiento sobre los ciclos de la vida (García-Quintanilla, 2000; Kimmerer, 2021).

Kimmerer (2021) describe estos cuidados hacia los recursos de la siguiente manera:

“Con qué generosidad nos entregan el alimento. Se entregan a sí mismos, literalmente, para que nosotros podamos vivir. Y al entregar su vida, se aseguran también la supervivencia. Cuando nosotros aceptamos sus frutos, contribuimos a su beneficio en el círculo de la vida, en la cadena de la reciprocidad. En un bosque de pacanos (*Carya illinoensis* (Wangenh.) K.Koch, Juglandaceae) es fácil vivir según los preceptos de la Cosecha Honorable: tomar solo lo que se nos ofrece, utilizarlo bien, agradecer el regalo y dar algo a cambio. Correspondemos a sus dones cuando cuidamos del pacano, lo protegemos de los peligros y plantamos semillas para que crezcan nuevos bosques, que den sombra a la pradera y alimenten a las ardillas”

La “Cosecha Honorable” significa: “Toma solo aquello que necesitas y utiliza conscientemente todo lo que has tomado”. La cosecha honorable es una lista de reglas que guían la recolección, modulan la relación de las personas con la naturaleza y limitan la tendencia al consumo excesivo. Aunque los detalles dependen de cada cultura y ecosistema, los principios fundamentales son casi universales en todos los pueblos (Kimmerer, 2021). Entre esta lista se encuentran consideraciones que los interlocutores tienen hacia el chile *maax*: i) toman solo lo que necesitan, ii) cosechan los frutos de manera que el daño para la planta sea el menor posible, iii) utilizan lo que tomaron de forma respetuosa, sin

desperdiciar lo que cosecharon. La cosecha honorable forma parte de la cosmovisión maya de racionalidad en el uso de los recursos, incluyendo los frutos del chile *maax*. Por ejemplo, entre las prácticas tradicionales mayas se acostumbra a pedir permiso al “señor del monte” *Yum K’áax*, antes de ir de cacería o hacer milpa. Asociada con la cacería de venado, la ‘piedra del venado’ o *tunich ceh* es un recordatorio, para el que la encuentra, sobre los límites de cuánto cazar y de la necesidad de respetar la población de venados en general (Rodríguez *et al.*, 2012). Por otra parte, antes de hacer milpa, se realizan ceremonias rituales para pedir permiso a *Yum K’ax* para tumbar y quemar el monte e iniciar la siembra, pues es un mandato de los dioses que el hombre respete las plantas, los animales y toda la biodiversidad que compone al monte (García-Quintanilla, 2000).

Usos e importancia cultural del chile *maax*

No se reportaron ni observaron otros usos para el chile *maax*, además de su uso culinario, durante el presente estudio. Es probable que algunos usos rituales como el que se documenta para el *ch’a chaak*, desaparecieron localmente debido al abandono de la agricultura de temporal, particularmente la milpa (Flores y Kantún, 1997). En otras comunidades mayas del centro de Yucatán, el chile *maax* se utiliza como alimento para animales domésticos (Arriaga-López, 2020). Sin embargo, no se observó esta práctica en el sitio de estudio, San Bernardo, indicando que alimentar animales con este chile puede ser específico para cada región. Otros autores han reportado el uso del chile silvestre como medicina y/o como amuleto protector (Bañuelos *et al.*, 2008; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2021), pero esta práctica tampoco fue observada o reportada en San Bernardo durante el estudio. La incursión relativamente reciente hacia la medicina alópata aun en comunidades rurales remotas de Yucatán ha ocasionado, probablemente, la reducción en el uso medicinal de plantas, entre ellas, el chile *maax*.

El uso a largo plazo del chile *maax* como alimento no es sorpresa, pues el sabor y aroma de esta especia está profundamente arraigada a la cocina yucateca (Balam-Canché, 2018). Las personas prefieren consumir chile silvestre sobre los chiles cultivados durante su temporada de fructificación en algunas regiones de México, dado su peculiar y atractivo sabor (Perramond, 2005; Bañuelos *et al.*, 2008). Nabhan (2004) menciona que elegimos lo que comemos, inconscientemente, con base en la disponibilidad estacional, el costo y en función de nuestros sabores favoritos. El aprovechamiento de los recursos disponibles en los huertos familiares forma parte de una estrategia de subsistencia común en los pueblos originarios de México, quienes se benefician de todos los recursos vegetales con diferente grado de manejo (Caballero *et al.*, 2010).

En la comunidad de San Bernardo, las personas utilizan chile *maax* debido al sabor que aporta a las diferentes comidas que acompaña. En San Bernardo, son los frutos verdes los que se utilizan y los frutos rojos se dejan en la planta para que coman las aves. Esto concuerda con Bañuelos *et al.*, (2008), quienes documentaron en Sonora que las personas perciben mejor sabor en la comida si se le agrega el chiltepín (nombre que recibe *C. annuum* var. *glabriusculum*). Sin embargo, señalan que en Sonora las personas prefieren los frutos rojos, contrario a lo que se encontró en este estudio, resaltando la diversidad geográfica cultural del uso de frutos de chile silvestre.

Para los habitantes de San Bernardo, el chile es un producto del huerto que se utiliza para autoconsumo, aunque es común obsequiarlo a quien lo necesite. Lo opuesto ocurre al noroeste del país, en donde su recolección y comercialización es vital para los hogares (Perramond, 2005). En Sonora, por el contrario, antes de que el chiltepín tuviera un valor en el mercado, las personas utilizaban los frutos para autoconsumo y también los obsequiaban (Bañuelos *et al.*, 2008). En sistemas agroforestales de producción de café, las

plantas de chile crecen de forma espontánea y sus frutos son para autoconsumo y obsequio (Melchor-Contreras, 2014). En Tabasco, los chiles que se cultivan en los huertos son para autoconsumo (Narez-Jiménez *et al.*, 2014), situación similar a la producción de chile *maax* en la comunidad de San Bernardo y otras comunidades de Yucatán.

En Yucatán, el objetivo principal de los huertos familiares es obtener productos vegetales suficientes para cubrir las necesidades de la familia (García de Miguel, 2000). Por ejemplo, en Yaxcabá, el chile obtenido se almacena para el autoconsumo (Interián y Duch, 2004). Cuando las familias no cuentan con chile *maax* en sus huertos, lo obtienen principalmente mediante el intercambio, regalo o préstamo, actividades similares descritas por Gómez *et al.*, (2004) en otras comunidades yucatecas. En estas comunidades, la obtención de productos del huerto se realiza mediante distintas vías como las mencionadas anteriormente (intercambio o regalo), además de la compra y apropiación (robo). En San Bernardo, el chile *maax* es un recurso que contribuye a fomentar relaciones interpersonales. Las plantas en general son un medio para establecer relaciones con otras personas e incluso para recordar a aquellos que han fallecido (Greenberg, 2003; McDonough *et al.*, 2019); obsequiarlas simboliza el cuidado y fortalecimiento de los lazos interpersonales, no hacerlo podría significar que una relación ha terminado (Komter, 1996). Por otra parte, la reciprocidad puede no ser inmediata, el obsequio ser distinto al que se ha recibido (e.g. obsequiar tortillas a la vecina que obsequió chile *maax*) y la entrega puede ser a una persona distinta (Mauss, 1971). Estas relaciones interpersonales y el flujo de recursos contribuyen a su conservación, por lo que se sugiere profundizar en esta línea de investigación en los huertos familiares.

El chile *maax* no contribuye directamente a la obtención de recursos monetarios en San Bernardo, sin embargo, contribuye indirectamente con la economía familiar. Esto es, el

chile es una especia que se consume diariamente y, dado que los chiles domesticados alcanzan precios relativamente caros (e.g. durante la observación en campo, el chile habanero alcanzó aproximadamente \$100 pesos por kilo y cada chile costaba entre ocho y diez pesos), el dinero que las personas no utilizan para comprar chiles, lo ahorran y/o utilizan para cubrir otras necesidades cuando consumen el chile *maax* del huerto familiar.

Al ser considerado un recurso abundante, originario del monte y como un “alimento para pobres” en Yucatán, el chile *maax* no representa una cadena de valor y tampoco entra en una economía de mercado formal (Vera-Sánchez *et al.*, 2016). La percepción de un recurso como “alimento para pobres” es uno de los factores que contribuye a que los productores eviten cultivarlo y la demanda sea baja, situación observada en otras especies domesticadas localmente como la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* I.M. Johnst., Euphorbiaceae) (Amaya *et al.*, 2020). Por otra parte, la coexistencia de comercialización rentable (arriba de los \$350-\$900 pesos por kilo; Villalón-Mendoza *et al.*, 2013, Ramírez-Meraz *et al.*, 2018) y la recolección destructiva¹⁶ que provocan la disminución de la población de plantas de chile silvestre en el norte de México, refuerza la noción de que la viabilidad económica incrementaría el riesgo de sobreexplotación de estos chiles (Perramond, 2005; González-Jara *et al.*, 2011; Rivera-Lárraga, 2022).

Conservación del chile *maax* en San Bernardo

El chile *maax* es un pariente silvestre de cultivos y una fuente de alimento importante que se consume diariamente en el área de estudio y a lo largo de todo el país (Long-Solís, 1998; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2021). Por lo tanto, su conservación debe ser prioritaria. En áreas del centro-norte de México y sur de Estados Unidos donde las plantas de chile silvestre

¹⁶ La recolección destructiva ocurre cuando las personas cortan las ramas de las plantas de chile silvestre o arrancan las plantas en su totalidad y se las llevan a otros sitios para cosechar los frutos posteriormente.

crecen en asociación con vegetación natural, la sobreexplotación debería reducirse y esto podría lograrse con el establecimiento de áreas naturales protegidas (Tewksbury *et al.*, 1999; Martínez-Torres, 2007; Riordan y Nabhan, 2019). Un ejemplo notable es el “*Wild Chile Botanical Area*”, establecida en 1999 en el Cañón Rock Corral en el sur de Arizona. Esta fue la primera área botánica especializada en los Estados Unidos designada para la protección de un pariente silvestre de cultivo (Khoury *et al.*, 2020). Sin embargo, algunos parientes silvestres de cultivos, como el chile *maax*, están adaptados a los hábitats bajo manejo antropogénico, por lo que se requiere una estrategia de conservación distinta (Goettsch *et al.*, 2021). A nivel de la península de Yucatán, se ha documentado que las prácticas agrícolas y ganaderas han disminuido la vegetación de bosque circundante en las comunidades, convirtiendo el huerto familiar en refugio para un gran número de especies de bosque (e.g. *Sabal yapa* Becc. [Arecaceae], *C. dodecandra* y *Byrsonima crassifolia* Kunth [Malpighiaceae]; García de Miguel, 2000), situación similar a lo encontrado para el chile *maax*. Dado lo anterior, el huerto familiar juega un papel importante para el reclutamiento natural del chile *maax* y su conservación. Los huertos son espacios clave en la conservación *in situ*, en el mantenimiento y generación de biodiversidad (García de Miguel, 2000; Caballero *et al.*, 2010) y, al ser espacios construidos culturalmente, en ellos también se conserva el conocimiento etnobotánico (Galluzzi *et al.*, 2010). La conservación de plantas que crecen en los huertos familiares es un reto particularmente importante porque la protección de su hábitat podría ser insuficiente para propósitos de conservación. Estas plantas dependen fuertemente de prácticas de manejo tradicional realizadas por los habitantes de las comunidades (Altieri y Merrick, 1987; Altieri *et al.*, 1987). En este sentido, la conservación de modelos que involucren a las personas locales y prácticas de manejo tradicionales como las reservas bioculturales o centros de agricultura tradicional

podrían ofrecer una vía más efectiva hacia la conservación (Nabhan, 1985; Salazar-Dzul, 2019).

CONCLUSIONES

El chile *maax* es una variedad de chile altamente tolerada en los huertos familiares por los interlocutores de San Bernardo, Yucatán, en donde sus frutos son regularmente recolectados por los miembros de las familias. En este hábitat se realizan otras prácticas de manejo incipiente no selectivo como la protección y fomento, aunque de forma inconsciente. Dado que los huertos son un sistema manejado, no es sorprendente que la intensidad de manejo del chile *maax* en este agroecosistema fuese relativamente alto. El uso principal de este chile es alimenticio y los dueños de los huertos familiares en San Bernardo están conscientes de la importancia de la dispersión de semillas y la relevancia de las prácticas de colecta para garantizar la disponibilidad a largo plazo del chile en sus huertos. El conocimiento local de los habitantes de la comunidad permite distinguir al chile *maax* como un modelo en el que inciden el componente social y ecológico, bajo la cosmovisión maya de ciclicidad en el uso y aprovechamiento de los recursos.

REFERENCIAS

- Aguilar-MeléndeZ, A. (2006). Ethnobotanical and molecular data reveal the complexity of the domestication of chiles (*Capsicum annuum* L.) in Mexico. PhD Thesis. University of California.
- Aguilar-MeléndeZ, A. y Lira-Noriega, A. (2018). ¿Dónde crecen los chiles de México? En: A. Aguilar-MeléndeZ *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo* (pp. 75-92). Universidad Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia. <https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>
- Aguilar-MeléndeZ, A., Morrell, P., Roose, M. y Kim, S. (2009). Genetic and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany*, 96: 1190-1202. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800155>
- Aguilar-MeléndeZ, A., Vázquez-Dávila, M., Manzanero-Medina, G. y Katz, E. (2021). Chile (*Capsicum spp.*) as a food-medicine continuum in multiethnic Mexico. *Foods*, 10: 2502. <https://doi.org/10.3390/foods10102502>
- Aguilar-Rincón, V., Corona, T., López, P., Latournerie, L., Ramírez, M., Villalón, H. y Aguilar, J. (2010). *Los chiles de México y su distribución*. SINAREFI, Colegio de Postgraduados, INIFAP, IT-Conkal, UANL, UAN. Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- Aguirre-Hernández, E., San Miguel-Chávez, R., Palma-Tenango, M., González-Trujano, M., de la Rosa-Manzano, E., Sánchez-Ramos, G., Mora-Olivo, A., Martínez-Palacios, A. y Martínez-Ávalos, J. (2017). Capsaicinoids concentration in *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* collected in Tamaulipas, Mexico. *FYTON*, 86: 46-52.
- Almeida-Campos, J., da Silva, T. y Albuquerque, U. (2019). Participant observation and field journal: when to use and how to analyze. En: U. Albuquerque *et al.* (Eds.),

- Methods and techniques in ethnobiology and ethnoecology* (pp. 25-34). New York: Springer.
- Altieri, M., y Merrick, L. (1987). In situ conservation of crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany*, 41: 86-96. <https://doi.org/10.1007/BF02859354>
- Altieri, M., Merrick, L. y Anderson, M. (1987). Peasant agriculture and the conservation of crop and wild plant resources. *Conservation Biology*, 1: 49-57.
- Amaya, N., Padulosi, S. y Meldrum, G. (2020). Value chain analysis of Chaya (mayan spinach) in Guatemala. *Economic Botany*, 74: 100-114. <https://doi.org/10.1007/s12231-019-09483-y>
- Arriaga-López, L. (2020). Conocimiento ecológico local sobre especies silvestres de plantas en huertos familiares de Yucatán. Tesis de Maestría, Cinvestav.
- Baker, H. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:1-24.
- Balam-Canché, L. (2018). Lo picante de nuestra rica comida maya. En: A. Aguilar-Meléndez *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo* (pp. 108-110). Contribuciones multidisciplinares. Universidad Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia. <https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>
- Bañuelos, N., Salido, P. y Gardea, A. (2008). Etnobotánica del chiltepín. Pequeño gran señor en la cultura de los sonorenses. *Estudios Sociales*, 16: 177-205.
- Barboza, G., Carrizo-García, C., Bianchetti, L de-B., Romero, M. y Scaldaferrero, M. (2022). Monograph of wild and cultivated chili peppers (*Capsicum* L. Solanaceae). *Phytokeys*, 200: 1-423. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.200.71667>

- Bergeron, M., y Lapointe, L. (2001). Impact of one year crozier removal on long-term frond production in *Matteuccia struthiopteris*. *Canadian Journal of Plant Science*, 81: 155-163. <https://doi.org/10.4141/P99-176>
- Blancas, J., Casas, A., Moreno-Calles, A. y Caballero, J. (2016). Cultural motives of plant management and domestication. En: A. Lira *et al.* (Eds.), *Ethnobotany of Mexico: interactions of people and plants in Mesoamerica* (pp. 233-256). New York: Springer Science & Business Media.
- Blancas, J., Casas, A., Pérez-Salicrup, D., Caballero, J. y Vega, E. (2013). Ecological and socio-cultural factors influencing plant management in Náhuatl communities of the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9:39. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-39>
- Blancas, J., Casas, A., Rangel-Landa, S., Moreno-Calles, A., Torres, I., Pérez-Negrón, E., Solís, E., Delgado-Lemus, A., Parra, F., Arellanes, Y., Caballero, J., Cortés, L., Lira, R., Dávila, P. (2010). Plant management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany*, 64: 287-302. <https://doi.org/10.1007/s12231-010-9133-0>
- Bran, R., Moya, C., Ponce, P., Álvarez, M. y Varela, M. (2007). Diagnóstico participativo de las condiciones socioculturales asociadas a la conservación de los chiles silvestres (*Capsicum* spp.) en la depresión central de Chiapas, México. *Cultivos Tropicales*, 28: 69-73.
- Bye, R. (1993). The role of humans in the diversification of plants in México. En: T. Ramamoorthy *et al.* (Eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution* (pp. 707-731). Oxford: Oxford University Press.

- Caballero, J., y Cortés, L. (2001). Percepción, uso y manejo tradicional de los recursos vegetales en México. En: B. Rendon *et al.* (Eds.), *Plantas, cultura y sociedad* (pp. 79-100). Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Caballero, J., Cortés, L. y Martínez-Ballesté, A. (2010). El manejo de la biodiversidad en los huertos familiares. En: V. Toledo (Coord.), *La biodiversidad de México. Inventarios, manejos, usos, informática, conservación e importancia cultural* (pp. 220-234). México: FCE, Conaculta.
- Carlo, T. y Tewksbury, J. (2014). Directness and tempo of avian seed dispersal increases emergence of wild chiltepins in desert grasslands. *Journal of Ecology*, 102: 248-255. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12180>
- Carvalho-Pires de Sousa, D., Fernandes-Magalhaes, H., Soares de Oliveira, E. y Albuquerque, UP. (2019). Qualitative data analysis. En: U. Albuquerque *et al.* (Eds.), *Methods and techniques in ethnobiology and ethnoecology* (pp. 45-55). New York: Springer.
- Casas, A. y Caballero, J. (1996). Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (*Fabaceae: Mimosoideae*) in the Mixtec region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany*, 50: 167-181. <https://doi.org/10.1007/BF02861449>
- Casas, A., Caballero, J., Mapes, C. y Zárata, S. (1997)a. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 61: 17-31. <https://doi.org/10.17129/botsci.1537>
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J. y Valiente-Banuet, A. (1997)b. Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany*, 51: 279-292. <https://doi.org/10.1007/BF02862097>

- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negrón, E. y Valiente-Banuet, A. (2007). *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*, 100: 1101-1115. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm126>
- Casas, A., Parra, F. y Blancas, J. (2015). Chapter 3. Evolution of humans and by humans. En: U. Paulino *et al.* (Eds.), *Evolutionary Ethnobiology* (pp. 21-34). Springer International Publishing AG Switzerland.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R. y Rodríguez, I. (2001). Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany*, 55: 129-166. <https://doi.org/10.1007/BF02864551>
- Cázares-Sánchez, E., Ramírez-Vallejo, P., Castillo-González, F., Soto-Hernández, M., Rodríguez-González, M. y Chávez-Servia, L. (2005). Capsaicinoides y preferencia de uso en diferentes morfotipos de chile (*Capsicum annum* L.) del centro-oriente de Yucatán. *Agrociencia*, 39: 627-638.
- Cervera-Montejano, MD. (2022). Children's learning to be vernacular architects: Yucatec Maya theory behind LOPI (Cómo aprenden los niños mayas a ser arquitectos vernáculos: la teoría maya yucateca detrás de LOPI). *Journal for the Study and Development*, 45: 549-566. <https://doi.org/10.1080/02103702.2022.2059948>
- Clement, C. (1999). 1942 and loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany*, 53: 188-202. <http://www.jstor.org/stable/4256179>
- Clement, C., Casas, A., Parra-Rondinel, F., Levis, C., Peroni, N., Hanazaki, N., Cortés-Zárraga, L., Rangel-Landa, S., Alves, R., Ferreira, M., Franco, M., Deambrozi, S., Cruz-Soriano, A., Pancorbo-Olivera, M., Blancas, J., Martínez-Ballesté, A., Lemes, G., Lotero-Velásquez, E., Mutti, V. y Mazzochini, G. (2021).

- Disentangling domestication from food production systems in the Neotropics. *Quaternary*, 4: 4. <https://doi.org/10.3390/quat4010004>
- Charbonneau, A., Tack, D., Lale, A., Goldston, J., Caple, M., Conner, E., Barazani, O., Ziffer-Berger, J., Dworkin, I. y Conner, J. (2018). Weed evolution: genetic differentiation among wild, weedy, and crop radish. *Evolutionary Applications*, 11: 1964-1974. <https://doi.org/10.1111/eva.12699>
- Chweya, J. y Eyzaguirre, P. (1999). *The biodiversity of traditional leafy vegetables*. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI).
- Colding, J. y Folke, C. (2001). Social taboos: invisible systems of local resource management and biological conservation. *Ecological Applications*, 11: 584-600. <https://doi.org/10.2307/3060911>
- Cruz-García, G. y Struik, P. (2015). Spatial and seasonal diversity of wild food plants in homegardens of northeast Thailand. *Economic Botany*, 69: 99-113. <https://doi.org/10.1007/s12231-015-9309-8>
- De Hek, S. y Ladio, A. (2019). Audio and video recording techniques for ethnobiological research. En: U. Albuquerque *et al.* (Eds.), *Methods and techniques in ethnobiology and ethnoecology* (pp. 35-44). New York: Springer.
- De Wet, J. y Harlan, J. (1975). Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Economic Botany*, 29: 99-107. <https://doi.org/10.107/BF02863309>
- Echeverría, M. y Lewin-Fischer, P. (2016). Jóvenes con intención de salir: cultura de la migración en estudiantes de Yucatán. *Península*, 11: 9-33. <https://doi.org/10.1016/j.pnsla.2016.08.001>
- Ellstrand, N., Heredia, S., Leak-Garcia, J., Heraty, J., Burger, J., Yao, L., Nohzadeh-Malakshah, S. y Ridley, C. (2010). Crops gone wild: evolution of weeds and

- invasives from domesticated ancestors. *Evolutionary Applications*, 3: 494-504.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00140.x>
- FAO [Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación] (1997).
 Capítulo 10. *Productos forestales no madereros*.
<https://www.fao.org/3/y1997s/y1997s0g.html>
- Flores, J. y Kantún, J. (1997). Importance of plants in the *ch'a chaak* maya ritual in the
 Peninsula of Yucatan. *Journal of Ethnobiology*, 17: 97-108.
- Ford, A. y Nigh, R. (2009). Origins of the Maya forest garden: maya resource management.
Journal of Ethnobiology, 29: 213-236. <https://doi.org/10.2993/0278-0771-29.2.213>
- Fuller, D., Denham, T., Arroyo-Kalin, M., Lucas, L., Stevens, C., Qing, L., Allaby, R. y
 Purugganan, M. (2014). Convergent evolution and parallelism in plant
 domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proceedings of the
 National Academy of Sciences*, 111: 6147-6152.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1308937110>
- Fylan, F. (2005). Semi-structured interviewing. En: J. Miles y P. Gilbert (Eds.), *A handbook
 of research methods for clinical and healthy psychology* (pp. 65-78). Oxford:
 Oxford University Press.
- Gadgil, M., Berkes, F. y Folke, C. (1993). Indigenous knowledge for biodiversity
 conservation. *Ambio*, 22: 151-156.
- Galluzzi, G., Eyzaguirre, P. y Negri, V. (2010). Home gardens: neglected hotspots of agro-
 biodiversity and cultural diversity. *Biodiversity Conservation*, 19: 3635-3654.
<https://doi.org/10.1007/s10531-010-9919-5>

- Gama-Campillo, L. y Gómez-Pompa, A. (1992). An ethnoecological approach for the study of *Persea*: a case study in the maya area. *Proceedings of II World Avocado Congress*. Opening Session Conference. California, USA 1: 11-17.
- Gaoue, O. y Ticktin, T. (2008). Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology*, 45: 34-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01381.x>
- García de Miguel, J. (2000). Etnobotánica maya: origen y evolución de los huertos familiares de la Península de Yucatán, México. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba.
- García-Quintanilla, A. (2000). El dilema de *Ah Kimsah K'ax*, “El que mata al Monte”: significados del monte entre los mayas milperos de Yucatán. *Mesoamérica*, 39: 255-285.
- Garekae, H., y Shackleton, C. (2020). Urban foraging of wild plants in two medium-sized South African towns: people, perceptions and practices. *Urban Forestry & Urban Greening*, 49: 126581. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126581>
- Ghosal, S. (2011). Importance of non-timber forest products in native household economy. *Journal of Geography and Regional Planning*, 4: 159-168.
- Goettsch, B., Urquiza-Haas, T., Koleff, P., Acevedo-Gasman, F., Aguilar-Meléndez, A., Alavez, V., Alejandro-Iturbide, G., Aragón-Cuevas, F., Azurdia-Pérez, C., Carr, J., Castellanos-Morales, G., Cerén, G., Contreras-Toledo, A., Correa-Cano, M., De la Cruz, L., Debouck, D., Delgado-Salinas, A., Gómez-Ruiz, E., González-Ledesma, M., ... y Jenkins, R. (2021). Extinction risk of Mesoamerican crop wild relatives. *Plants People Planet*, 3: 775-795. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10225>

- Gómez, M., Latournerie, L., Arias, L., Tuxill, J. y Chávez-Servia, J. (2004). Sistema informal de abastecimiento de semillas de los cultivos de la milpa de Yaxcabá, Yucatán. En: J. Chávez-Servia *et al.* (Eds.), *Resúmenes del simposio: manejo de la diversidad cultivada en los agroecosistemas tradicionales* (pp. 150-156). Mérida, México. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Roma, Italia.
- Gómez-Pompa, A. y Kaus, A. (1990). Traditional management of tropical forests in Mexico. En: A. Anderson (Ed.), *Alternatives to deforestation: Steps toward sustainable use of the Amazon rain forest* (pp. 45-64). New York: Columbia University Press.
- González, T., Casanova, C., Gutiérrez, L., Torres, L., Contreras, F. y Peraza, S. (2010). Chiles cultivados en Yucatán. En: R. Durán y M. Méndez (Eds.), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán* (pp. 342-344). CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- González-Insuasti, M. y Caballero, J. (2007). Managing plant resources: how intensive can it be? *Human Ecology*, 35: 303-314. <https://doi.org/10.1007/s10745-006-9063-8>
- González-Jara, P., Moreno-Letelier, A., Fraile, A., Piñero, D. y García-Arenal, F. (2011). Impact of human management on the genetic variation of wild pepper, *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*. *PLoS ONE*, 6: e28715. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028715>
- Greenberg, L. (2003). Women in the garden and kitchen: the role of cuisine in the conservation of traditional house lot crops among yucatec mayan immigrants. En: P. Howard (Ed.), *Women & plants. Gender relations in biodiversity management and conservation* (pp. 51-65). Zed Books London & New York.

- Güames-Jiménez, R. y Aguilar-Meléndez, A. (2018). Etnobotánica nahua del chile en la Huasteca meridional. En: A. Aguilar-Meléndez *et al.* (Coord.), *Los chiles que le dan sabor al mundo* (pp. 236-259). Universidad Veracruzana, Veracruz, México; IRD Éditions, Marsella, Francia. <https://doi.org/10.25009/uv.2185.1087>
- Gutiérrez-Burón, R., Latournerie, L., Garruña-Hernández, R., Ruiz-Sánchez, E., Lara-Martín, A. y Castañón-Nájera, G. (2020). Diversidad fenotípica de chile amashito de Tabasco y Chiapas, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11: 649-662. <https://doi.org/10.29312/remexca.v11i3.2087>
- Hayano-Kanashiro, C., Gámez-Meza, N. y Medina-Juárez, LA. (2016). Wild pepper *Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*: taxonomy, plant morphology, distribution, genome sequencing, and phytochemical compounds. *Crop Science*, 56: 1-11. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.11.0789>
- Hernández-Verdugo, S., Dávila, P. y Oyama, K. (1999). Síntesis del conocimiento taxonómico, origen y domesticación del género *Capsicum*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 64: 65-84. <https://doi.org/10.17129/botsci.1583>
- Howell, C., Schwabe, K. y Samah, A. (2010). Non-timber forest product dependence among the Jah Hut subgroup of Peninsular Malaysia's Orang Asli. *Environmental Development and Sustainability*, 12: 1-18. <https://doi.org/10.1007/s10668-008-9176-x>
- Huang, R. (2012). RQDA: R-based Qualitative Data Analysis. R package version 0.2-3. <http://rqda.r-forge.r-project.org/>
- Interián, V. y Duch, J. (2004). Asociación de la diversidad genética de los cultivos de la milpa con los sistemas agrícolas y factores socio-económicos en una comunidad agrícola de Yucatán. En: J. Chávez-Servia *et al.* (Eds.), *Resúmenes del simposio:*

- manejo de la diversidad cultivada en los agroecosistemas tradicionales* (pp. 223-228). Mérida, México. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Roma, Italia.
- Jiménez-Rojas, M., Andueza-Noh, R., Martínez-Castillo, J. y Potter, D. (2019). Management and cultivation of the huaya india (*Melicoccus oliviformis* Kunth) on the Yucatan Peninsula. *Economic Botany*, 73: 429-442.
<https://doi.org/10.1007/s12231-019-09470-3>
- Kaufman, T. (1994). The native languages of Mesoamerica. En: C. Moseley y R. Asher (Eds.), *Atlas of the world's languages* (pp. 34-41). London: Routledge.
- Kaufman, T. (2003). A preliminary proto-Maya etymological dictionary.
<http://www.famsi.org/reports/01051/pmed.pdf>
- Khoury, C., Carver, D., Barchenger, D., Barboza, G., van Zonneveld, M., Jarret, R., Bohs, L., Kantar, M., Uchanski, M., Mercer, K., Nabhan, G., Bosland, P y Greene, S. (2020). Modelled distributions and conservation status of the wild relatives of chile peppers (*Capsicum* L.). *Diversity and Distributions*, 26: 209-225.
<https://doi.org/10.1111/ddi.13008>
- Kimmerer, R. (2021). *Una trenza de hierba sagrada*. Capitán Swing Libros.
- Komter, A. (Ed.) (1996). *The gift. An interdisciplinary perspective*. Amsterdam University Press.
- Kraft, K., Cecil, H., Brown, C., Nabhan, G., Luedeling, E., Luna-Ruiz, J., d'Eeckenbrugge, G., Hijmans, R. y 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: 6165-6170.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>

- Kraft, K., Luna-Ruiz, J. y Gepts, P. (2013). A new collection of wild populations of *Capsicum* in Mexico and the southern United States. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60: 225-232. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9827-5>
- Latournerie, L., Chávez, J., Hernández, C., Martínez, R., Arias, L. y Castañón, G. (2001). Exploración de la diversidad morfológica de chiles regionales en Yaxcabá, Yucatán, México. *Agronomía Mesoamericana*, 12: 41-47.
- Latournerie, L., Chávez, J., Pérez, M., Castañón, G., Rodríguez, SA., Arias, L. y Ramírez, P. (2002). Valoración *in situ* de la diversidad morfológica de chiles (*Capsicum annuum* L. y *Capsicum chinense* Jacq.) en Yaxcabá, Yucatán. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 25: 25-33.
- Linares, E. y Bye, R. (2015). Las especies subutilizadas de la milpa. *Revista UNAM*, 16: 1-22.
- Lins-Neto, E., Peroni, N., Casas, A., Parra, F., Aguirre, X., Guillén, S. y Albuquerque, U. (2014). Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 10: 33. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-10-33>
- Lohr, S. (2019). *Sampling design and analysis*. Chapman and Hall/CRC Press, New York. <https://doi.org/10.1201/9780429296284>
- Long-Solís, J. (1998). *Capsicum y cultura: la historia del chilli*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Manzanero-Medina, G., Vásquez-Dávila, M., Lustre-Sánchez, H. y Pérez-Herrera, A. (2020). Ethnobotany of food plants (quelites) sold in two traditional markets of Oaxaca, Mexico. *South African Journal of Botany*, 130: 215-223. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.01.002>

- Mares-Quiñones, M. y Valiente-Banuet, J. (2019). Horticultural aspects for the cultivated production of piquin peppers (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) -A review. *Hortscience*, 54: 70-75. <https://doi.org/10.21273/HORTSCO13451-18>
- Martínez-Acosta, E., Lagunes-Espinoza, L., Castelán-Estrada, M., Lara-Viveros, F. y Trejo, C. (2020). Leaf gas exchange and growth of *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* under conditions of flooding and water deficit. *Photosynthetica*, 58: 873-880. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.032>
- Martínez-Ballesté, A. y Caballero, I. (2016). Management compromises and the sustainability of palm populations in Mayan homegardens. *Botanical Sciences*, 94: 291-300. <https://doi.org/10.17129/botsci.493>
- Martínez-Torres, H. (2007). Etnobotánica del chile quipín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en la Sierra gorda y semidesierto de Querétaro. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Edo. De México.
- Mauss, M. (1971). *Sobre los dones y sobre la obligación de hacer regalos*. Editorial Tecnos, Madrid.
- McDonough, C., Kuebbing, S., Barakm, R., Bletz, M., Dudley, J., McGill, B., Nocco, M., Young, T. y Tonietto, R. (2019). We do not want to "cure plant blindness" we want to grow plant love. *Plants, People, Planet*, 1: 139-141. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10062>
- Medina-Martínez, T., Villalón-Mendoza, H., Pérez-Hernández, J., Sánchez, G. y Salinas-Hernández, S. (2010). Avances y perspectivas de investigación del chile piquín en Tamaulipas, México. *CienciaUAT*, 4: 16-21.

- Meinhold, K., Dumenu, W. y Darr, D. (2022). Connecting rural non-timber forest product collectors to global markets: the case of baobab (*Adansonia digitata* L.). *Forest Policy and Economics*, 134: 102628. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2021.102628>
- Melchor-Contreras, F. (2014). Efecto de la cobertura del dosel y factores etnobotánicos relacionados a la presencia de *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Solanaceae), en sistemas agroforestales con café. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana. Centro de Investigaciones Tropicales.
- Miller, R. y Nair, P. (2006). Indigenous agroforestry systems in Amazonia: from prehistory to today. *Agroforestry Systems*, 66: 151-164. <https://doi.org/10.1007/s10457-005-6074-1>
- Muñoz, R. (2012). Diccionario enciclopédico de la Gastronomía Mexicana. México. Ediciones Larousse.
- Murillo-Amador, B., Rueda-Puente, E., Troyo-Diéguez, E., Córdoba-Matson, V., Hernández-Montiel, L. y Nieto-Garibay, A. (2015). Baseline study of morphometric traits of wild *Capsicum annuum* growing near two biosphere reserves in the Peninsula of Baja California for future conservation management. *BMC Plant Biology*, 15: 118. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0505-6>
- Nabhan, G. (1985). Native crop diversity in Aridoamerica: conservation of regional gene pools. *Economic Botany*, 39: 387-399. <https://doi.org/10.1007/BF02858746>
- Nabhan, G. (2004). *Why some like it hot. Food, genes and cultural diversity*. A Shearwater Book. Island Press.
- Narez-Jiménez, C., de la Cruz-Lázaro, E., Gómez-Vázquez, A., Márquez-Quiroz, C. y García-Alamilla, P. (2014). Colecta y caracterización morfológica *in situ* de chiles

- (*Capsicum* spp.) cultivados en Tabasco, México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 20: 269-281. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2014.03.014>
- Nigh, R. y Ford, A. (2019). *El jardín forestal maya: ocho milenios de cultivo sostenible de los bosques tropicales*. Fray Bartolomé de Las Casas, México.
- Ordóñez, M. (2018). *Atlas biocultural de huertos familiares en México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz y península de Yucatán*. CRIM-UNAM. <https://doi.org/10.22201/crim.9786073007405e.2018>
- Patton, M. (2015). *Qualitative research & evaluation methods: integrating theory and practice*. London: SAGE.
- Pennington, C. (1982). La cultura de los Eudeve del noroeste de México. *Noroeste de México*, 6: 9-34.
- Pérez-Martínez, A., Eguiarte, L., Mercer, K., Martínez-Ainsworth, N., McHale, L., van der Knaap, E., Jardón-Barbolla, L. (2022). Genetic diversity, gene flow, and differentiation among wild, semiwild, and landrace chile pepper (*Capsicum annuum*) populations in Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*, 109: 1157-1176. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16019>
- Perramond, E. (2005). The politics of ecology: local knowledge and wild chili collection in Sonora, Mexico. *Journal of Latin American Geography*, 4: 59-75. <https://doi.org/10.1353/lag.2005.0025>
- Perry, L., Dickau, R., Zarrillo, S., Holst, I., Pearsall, D., Piperno, D., Berman, MJ., Cooke, R., Rademaker, K., Ranere, A., Raymond, J., Sandweiss, D., Scaramelli, F., Tarble, K., Zeidler, J. (2007). Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. *Science*, 315: 986-988. <https://doi.org/10.1126/science.1136914>

- Pickersgill, B. (1969). The archaeological record of chili peppers (*Capsicum* spp.) and the sequence of plant domestication in Peru. *American Antiquity*, 34: 54-61.
- Pickersgill, B. (2007). Chile peppers (*Capsicum* spp.). En: R. Lira *et al.* (Eds.), *Ethnobotany of Mexico: Interactions of people and plants in Mesoamerica* (pp. 417-438). New York: Springer Science & Business Media.
- Pretty, J., Adams, B., Berkes, F., de Athayde, S., Dudley, N., Hunn, E., Maffi, L., Milton, K., Rapport, D., Robbins, P., Sterling, E., Stolton, S., Tsing, A., Vintinnerk, E y Pilgrim, S. (2009). The intersections of biological diversity and cultural diversity: towards integration. *Conservation & Society*, 7: 100-112.
<https://doi.org/10.4103/0972-4923.58642>
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Meraz, M., Villalón-Mendoza, H., Aguilar-Rincón, V., Corona-Torres, T. y Latournerie-Moreno, L. (2018). Caracterización morfológica de chiles silvestres y semidomesticados de la región Huasteca de México. *Revista Agro Productividad*, 8: 9-16.
- Riordan, E. y Nabhan, G. (2019). Trans situ conservation of crop wild relatives. *Crop Science*, 59: 2387-2403. <https://doi.org/10.2135/cropsci2019.06.0356>
- Rivera-Lárraga, J. (2022). Estudios ecológicos de cuatro poblaciones silvestres de chile piquín (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) del centro de Tamaulipas, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Tamaulipas.
- Rodríguez, M., Montiel, S., Cervera, M., Castillo, M. y Naranjo, E. (2012). The practice and perception of Batida (group hunting) in a maya community of Yucatan, Mexico. *Journal of Ethnobiology*, 32: 212-227. <https://doi.org/10.2993/0278-0771-32.2.212>

- Ros-Tonen, M. y Freerk, K. (2003). The importance of non-timber forest products for forest-based rural livelihoods: an evolving research agenda. *The International Conference on Rural Livelihoods, Forests and Biodiversity* (pp. 1-21). Germany.
- Salazar-Dzul, I. (2019). Gobernanza ambiental y acción colectiva para el desarrollo rural sustentable en la Reserva Estatal Biocultural del Puuc, Yucatán, México. Tesis de Maestría. CATIE.
- Schmidt, I., Mandle, L., Ticktin, T. y Gaoue, O. (2011). What do matrix population models reveal about the sustainability of non-timber forest product harvest? *Journal of Applied Ecology*, 48: 815-826. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01999.x>
- Shackleton, C., Delang, C., Shackleton, S. y Shanley, P. (2011). Non-timber forest products: concept and definitions. En: S. Shackleton *et al.* (Eds.), *Non-timber forest products in the global context* (pp. 3-21). Tropical Forestry-Springer.
- Shackleton, C., Shackleton, S., Buiten, E. y Bird, N. (2007)a. The importance of dry woodlands and forests in rural livelihoods and poverty alleviation in South Africa. *Forest Policy and Economics*, 9: 558-577. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2006.03.004>
- Shackleton, S., Shanley, P. y Ndoye, O. (2007)b. Invisible but viable: recognizing local markets for non-timber forests products. *International Forestry Review*, 9: 697-712. <https://doi.org/10.1505/ifor.9.3.697>
- Siebert, E., Lee, SY. y Prescott, M. (2022). Chili pepper preference development and its impact on dietary intake: a narrative review. *Frontiers in Nutrition*, 9: 1039207. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.1039207>
- Smith, C Jr. (1967). Plants remains. En: D. Byers (Ed.), *Prehistory of the Tehuacán Valley* (pp. 220-255). Austin: University of Texas Press.

- Solís-Montero, V., Bello-Bedoy, R. y Munguía-Rosas, MA. (2023). Non-random distribution of *maax* pepper plants (*Capsicum annum* var. *glabriusculum* L.) in Mayan homegardens: impact on plant size, fruit yield and viral diseases. *Agroforestry Systems*, 97: 917-926. <https://doi.org/10.1007/s10457-023-00836-0>
- Spengler, R. (2022). Insularity and early domestication: anthropogenic ecosystems as habitat islands. *Oikos*, 2022: e09549. <https://doi.org/10.1111/oik.09549>
- Svizzero, S. (2022). How gathering wild rice under human-mediated drought stress could have inadvertently paved the way to Asian rice incipient domestication and cultivation. *The Holocene*, 32: 226-231. <https://doi.org/10.1177/095968362110604>
- Tewksbury, J. y Nabhan, G. (2001). Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature*, 412: 403-404. <https://doi.org/10.1038/35086653>
- Tewksbury, J., Nabhan, G., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J. y Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles ad their biotic associates. *Conservation Biology*, 13: 98-107. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97399.x>
- Thomas, E. y Van Damme, P. (2010). Plant use management in homegardens and swiddens: evidence from the Bolivian Amazon. *Agroforestry Systems*, 80: 131-152. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9315-x>
- Ticktin, T. (2004). The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology*, 41: 11-21. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00859.x>
- Ticktin, T. y Shackleton, C. (2011). Harvesting non-timber forest products sustainably: opportunities and challenges. En: S. Shackleton *et al.* (Eds.), *Non-timber forest products in the Global context* (pp. 149-170). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

- Toledo, V., Barrera-Bassols, N., García-Frapolli, E. y Alarcón-Chaires, P. (2008). Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia*, 33: 345-352.
- Vail, G. y Dedrick, M. (2020). Human-deity relationships conveyed through Balche' rituals and resource procurement. En: T. Ardren (Ed.), *Her cup for sweet cacao. Food in ancient maya society* (pp. 334-365). University of Texas Press. <https://doi.org/10.7560/321645-013>
- Vavilov, N. (1951). The origin, variation, immunity, and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica*, 13: 1-16.
- Vera-Sánchez, K., Cadena-Iñiguez, J., Latournerie-Moreno, L., Santiaguillo-Hernández, J., Rodríguez-Contreras, A., Basurto-Pena, F., Castro-Lara, D., Rodríguez-Guzmán, E., López-López, P. y Ríos-Santos, E. (2016). *Conservación y utilización sostenible de las hortalizas nativas de México*. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas, México.
- Villalón-Mendoza, H., Medina, T. y Ramírez-Meraz, M. (2013). Factores de calidad de la semilla de chile silvestre (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*). Nota de investigación. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4: 182-187.
- Villicaña-Hernández, J. (2021). Dispersión y lluvia de semillas en huertos familiares y remanentes de bosque seco tropical en una zona rural de Yucatán. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología. Michoacán, México.
- Zeder, M. (2015). Core questions in domestication research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 3191-3198. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501711112>

Zuidema, P. y Boot, R. (2002). Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 1-31.
<https://doi.org/10.1017/S0266467402002018>

CAPÍTULO III

DISTRIBUCIÓN DEL CHILE MAAX (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) Y ASOCIACIÓN CON NODRIZAS EN HUERTOS FAMILIARES: CONSECUENCIAS EN EL TAMAÑO DE LA PLANTA, PRODUCCIÓN DE FRUTOS Y ENFERMEDADES CAUSADAS POR VIRUS¹

INTRODUCCIÓN

Los huertos familiares son un sistema agroforestal planificado y manejado para la producción de alimentos y recursos e incluye plantas silvestres y cultivadas, áreas destinadas a la cría de animales y la vivienda (Fernandes y Nair, 2001; Montagnini, 2006). También son espacios que proporcionan medicina, forraje y materiales de construcción para los propietarios y sus familias (Kumar y Nair, 2004; Cruz-Cortés *et al.*, 2019; Sharma *et al.*, 2022). Esos espacios tienen generalmente una estructura vertical y horizontal característica, inspirada en la estructura del bosque (Fernandes y Nair, 2001; Kumar y Nair, 2004). La estructura vertical consiste en distintos estratos de vegetación que permiten el aprovechamiento de intensidades de luz diferentes y la optimización de la productividad primaria (Karyono, 1990; Gillespie *et al.*, 1993). En ese sentido la sombra de los árboles modifica el microclima debajo de su dosel, disminuye la temperatura e incrementa la humedad, y favorece el establecimiento de plantas tolerantes a la sombra (Karyono, 1990;

¹ Derivado de este capítulo se publicó un artículo original de investigación: Solís-Montero, V., Bello-Bedoy, R. y Munguía-Rosas, MA. (2023). Non-random distribution of *maax* pepper plants (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* L.) in Mayan homegardens: impact on plant size, fruit yield and viral diseases. *Agroforestry Systems*, 5: 917-926. <https://doi.org/10.1007/s10457-023-00836-0>

Lin, 2010). Adicionalmente, las construcciones habitadas por los propietarios y las destinadas para la cría y resguardo de animales también pueden incrementar la heterogeneidad ambiental², al generar distintos niveles de sombra y humedad (Greenberg, 2003; Cruz-Cortés *et al.*, 2019). La estructura horizontal se define con base en los usos que las personas hacen de las diferentes áreas del huerto familiar (Caballero, 1992; Montagnini, 2006). En este caso, las plantas que requieren de más cuidados como el riego, se encuentran distribuidas alrededor de la casa y conforman el área de manejo intensivo, mientras que la vegetación más densa, dominada por árboles y plantas tolerantes a la sombra, están en la parte más distal del huerto familiar, en el área de manejo extensivo (Caballero, 1992; Cruz-García y Struik, 2015).

Los huertos familiares en el Neotrópico generalmente están establecidos cerca de remanentes de bosque original y son sitios visitados por dispersores de semillas (principalmente aves y murciélagos; Rooduijn *et al.*, 2018; Villicaña-Hernández *et al.*, 2020), por eso es común encontrar plantas silvestres provenientes del bosque establecidas de forma natural en el huerto familiar (Blanckaert *et al.*, 2004; Larios *et al.*, 2013; Cruz-García y Struik, 2015). Los propietarios de los huertos frecuentemente dejan en pie algunas plantas silvestres con aprovechamiento potencial que tienen reclutamiento natural (Casas *et al.*, 2007; Larios *et al.*, 2013). Estas plantas requieren muy poco o incluso, ningún tipo de manejo, así que mantenerlas en los huertos familiares es una estrategia de ahorro de dinero y mano de obra que contribuye tanto a la seguridad alimentaria como a los ingresos monetarios de las familias propietarias (Vogl-Lukasser *et al.*, 2010). Es común que esas áreas correspondan a relictos de áreas de bosque, dejados por quienes trazaron el

² En el contexto de este trabajo, el término heterogeneidad ambiental hace referencia a la diversidad de microambientes presentes en el huerto familiar, relacionada con los diferentes elementos como árboles y construcciones (Caballero, 1992; Fernandes y Nair, 2001).

asentamiento y que los mantienen precisamente porque son útiles, están instalados en ese microambiente, extraen y dejan lo que consideran necesario para sus actividades. En los centros de domesticación de cultivos, como Mesoamérica, algunas de estas especies silvestres también son los parientes silvestres de cultivos que encuentran un hábitat adecuado en los huertos familiares, posiblemente reduciendo el impacto de la pérdida de su hábitat natural sobre sus poblaciones (Casas *et al.*, 2007; Rooduijn *et al.*, 2018).

Uno de los parientes silvestres de cultivos común en algunos huertos familiares de Mesoamérica, es el chile (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) (e.g. en el sudeste de México, Latournerie *et al.*, 2001; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Pérez-Martínez *et al.*, 2021; Capítulo II). Las variedades cultivadas (*Capsicum annuum* var. *annuum*) forman parte de los cultivos con importancia mundial, México es su centro de domesticación y es el segundo país con mayor producción de esta especie (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Hayano-Kanashiro *et al.*, 2016). Además de su indiscutible relevancia fitogenética para el mejoramiento de sus variedades cultivadas, el chile silvestre contribuye significativamente a la seguridad alimentaria y los ingresos familiares en algunas regiones de México (Greenberg, 2003; Perramond, 2005). En los hábitats naturales, los chiles silvestres dependen de las aves para su dispersión. Las aves consumen los frutos maduros y depositan las semillas, a través de sus excretas, debajo del dosel de plantas leñosas perennes, particularmente de aquellas que producen frutos carnosos y que ofrecen sitios de percha y comida para los dispersores (Tewksbury *et al.*, 1999). Debajo del dosel de estas plantas perennes llamadas nodrizas, la temperatura disminuye y la humedad se incrementa, posibilitando a las plantas de chile silvestre establecerse y crecer en ecosistemas hostiles como los desiertos y bosques tropicales secos (Nabhan, 1987; Tewksbury *et al.*, 1999; Murillo-Amador *et al.*, 2015).

El chile silvestre crece rápido y produce más frutos debajo de sitios con sombra moderada, sugiriendo que esta especie está adaptada a los ambientes sombreados (Valiente-Banuet y Gutiérrez-Ochoa, 2016; Jiménez-Leyva *et al.*, 2022). Aunque los huertos familiares están dominados por árboles con frutos carnosos que ofrecen recursos alimenticios abundantes para las aves durante todo el año (Fernandes y Nair, 2001; Villicaña-Hernández *et al.*, 2020), ningún estudio ha evaluado si el chile silvestre está asociado con plantas leñosas perennes en este sistema en el que los niveles de radiación a nivel de suelo van desde luz solar completa hasta sombra profunda (Karyono, 1990; Gillespie *et al.*, 1993). Dado que los objetos³ como las construcciones comúnmente proveen sombra en los huertos, se exploró si estos objetos cumplen con la función de nodriza —*sensu* Munguía-Rosas y Sosa, 2008 y Peters *et al.*, 2008, esta denominación se da a objetos inanimados fijos o semifijos que ofrecen protección, microambiente favorable o retención de nutrientes potencialmente benéficos para la planta que crece en su proximidad. Por ello es interesante evaluar si esta variación en los niveles de radiación afecta el tamaño de la planta o la producción de frutos.

Otro de los factores ambientales que afecta el crecimiento y producción de frutos del chile silvestre son las enfermedades causadas por virus (Mares-Quñones y Valiente-Banuet, 2019). La incidencia de enfermedades virales en chiles y otros cultivos también se relaciona con estresores ambientales como el calor y el déficit hídrico, los cuales están asociados además con radiación solar elevada (Cooke *et al.*, 2006; Lefevre *et al.*, 2019; Prasad *et al.*, 2022). En los hábitats agrícolas, la incidencia de enfermedades virales es relativamente alta porque el manejo, generalmente, incrementa la densidad de algunos

³ La palabra “objeto” hace referencia a un elemento distintivo que forma parte del entorno construido, como una columna, un muro, una albarrada o una pared.

hospederos (e.g. cultivos) mientras disminuye la densidad y diversidad de muchos otros (Rodelo-Urego *et al.*, 2015; Stobbe y Roossinck, 2016; Fraile *et al.*, 2017). Dado que los huertos familiares son sitios bajo manejo y presentan un alto grado de variabilidad ambiental, al incrementar la radiación solar se esperaría un incremento en la ocurrencia de enfermedades virales en comparación con hábitats naturales.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la asociación espacial del chile silvestre con plantas leñosas perennes, construcciones y objetos, y el efecto de esta asociación en el tamaño de la planta, producción de frutos y la incidencia de enfermedades virales en huertos familiares. En la actualidad en Yucatán es poco frecuente encontrar plantas de chile *maax* en la vegetación natural pero común en los huertos familiares en donde tiene reclutamiento natural y está sujeto a manejo incipiente (Latournerie *et al.*, 2001; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Castillo-Aguilar *et al.*, 2021; Capítulo II). Por lo tanto, los huertos familiares podrían jugar un papel importante para la conservación *in situ* de este pariente silvestre. La mayoría de las plantas en los huertos familiares presentaban síntomas de enfermedades virales; por ello, se evaluó si la incidencia de enfermedades virales está mediada por la radiación solar o su asociación con plantas u objetos nodriza. Finalmente, se evaluó si la radiación solar, asociación con nodrizas o enfermedades virales afecta el desempeño y la producción de frutos de chile *maax*.

La hipótesis fue que las plantas de chile *maax* están asociadas con plantas leñosas perennes porque estas ofrecen recursos valiosos para los dispersores de semillas y mejoran el ambiente abiótico alrededor de ellas. Se esperaba que las plantas con mayor exposición a la radiación presentaran una reducción en su desempeño y producción de frutos e incrementara su susceptibilidad a enfermedades virales debido al estrés asociado con la radiación solar elevada.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie y sitio de estudio

La especie en estudio fue *C. annuum* var. *glabriusculum*. El sitio de estudio fue la comunidad de San Bernardo, Kopomá. Tanto la especie como el sitio de estudio han sido descritos a detalle en el Capítulo I.

Muestreo

Las unidades de análisis fueron plantas de chile *maax* en etapa reproductiva (floración y/o con frutos) creciendo en huertos familiares de San Bernardo. Durante la primavera y verano de 2021, se identificaron los huertos familiares que tuvieran al menos una planta adulta de chile *maax*, seleccionando al azar un grupo de 40 huertos familiares no contiguos. De estos, los propietarios de 11 no aceptaron participar y no fueron considerados en el estudio. El muestreo incluyó 29 huertos (24 % de los huertos existentes en el área de estudio), los cuales en conjunto abarcaron una superficie aproximada de 3.19 ha. En cada huerto, se eligieron las plantas de chile que cumplían con los criterios de selección y estaban separadas por al menos cuatro metros. El número promedio de plantas seleccionadas finalmente para el estudio fue de 3.5 ± 0.27 por huerto familiar, y el tamaño de muestra total de plantas de chile *maax* fue 98.

Asociación entre plantas de chile *maax* y nodrizas

Para cada planta de chile *maax* se colocó un cuadrante de 10 x 10 m, con la planta de chile al centro del cuadrante. El rango de cuadrantes por huerto familiar estuvo entre uno y tres cuadrantes (2.2 ± 1.5 cuadrantes por huerto en promedio, $N = 56$ cuadrantes) y se orientaron evitando la superposición entre ellos. Dentro de cada cuadrante se colocaron además entre dos y tres puntos al azar por cada planta de chile, mismos que sirvieron para crear una distribución nula para contrastar la distribución observada ($N = 219$). Los puntos

al azar se utilizaron para obtener la distancia esperada a la planta leñosa u objeto más cercano, así como la asociación esperada con estos puntos dada su disponibilidad y distribución dentro de cada huerto familiar (Suzán *et al.*, 1996; Munguía-Rosas y Sosa, 2008). Para ello se utilizó un sistema de coordenadas generadas con una tabla de números al azar. Por cada punto (planta de chile *maax* o punto al azar) se midió la distancia hacia la planta leñosa perenne más cercana (de aquí en adelante PP) y la distancia hacia el objeto inanimado más cercano (de aquí en adelante “objeto”). Solamente se consideraron las PP y objetos con el potencial de actuar como una nodriza para el chile *maax*. Estas fueron las PP no alelopáticas, con altura mayor a 1.5 m y objetos con mayor altura que la planta de chile *maax* más cercana. Se registró la identidad taxonómica y el diámetro del dosel de las PP, se realizó una descripción de los objetos y se midió su altura.

Cerca de cada punto (<20 cm para evitar la sombra), se midió la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) en $\mu\text{mol de fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ con un sensor de luz cuántico (LI-190R) adaptado a un registrador de datos (LI-1500, LI-COR, Nebraska, USA). Las mediciones de luz se realizaron siempre a las 12:00 pm, con cielo despejado.

Incidencia de enfermedades por virus

La incidencia de síntomas de enfermedad causada por virus fue registrada por inspección visual meticulosa en la superficie adaxial de hojas completamente expandidas. Los síntomas visibles fueron: hojas rizadas, con arrugas o coloración de mosaico (González-Pérez *et al.*, 2011). Con base en estos criterios, las plantas de chile *maax* fueron clasificadas como saludables cuando las hojas no presentaron síntomas, o infectadas cuando las hojas presentaron síntomas de enfermedades por virus. Todas las plantas que fueron clasificadas

como enfermas presentaron síntomas en la mayoría de las hojas examinadas ($\approx 90\%$), por lo tanto, no se identificaron diferentes niveles de intensidad de infección.

Altura de la planta y producción de frutos

La altura de todas las plantas de chile *maax* se midió desde el suelo hasta el ápice principal utilizando un flexómetro. Se contaron todos los frutos presentes en cada planta de chile.

Análisis de datos

La distancia a la PP y al objeto más cercanos se compararon con modelos lineales mixtos (dos modelos, uno por cada variable). El cuadrante establecido en el huerto familiar fue incluido en la parte aleatoria de los modelos para dar cuenta de la variación explicada por la correlación espacial. Se registró la frecuencia de asociación entre chile *maax* y puntos al azar con cada uno de cuatro microhábitats: (i) espacios abiertos (sin asociación), (ii) debajo del dosel de una PP, (iii) debajo de la sombra de un objeto y (iv) debajo de la sombra del dosel de una PP y un objeto; estos se compararon con una prueba de X^2 de homogeneidad. Se asumió una asociación con una PP cuando la distancia entre la planta de chile *maax* o un punto al azar a la PP más cercana fue menor que la distancia del radio de la copa del dosel. Una asociación con objetos se asumió cuando la distancia de una planta de chile *maax* o punto al azar fue menor que un metro porque, dada la variedad en la forma de los objetos, fue difícil determinar la cobertura exacta de su sombra. Las plantas de chile *maax* y los puntos al azar lejos del dosel de una PP y alejados >1 m de objetos se consideraron sin asociación o en espacios abiertos.

El efecto de la distancia a la PP más cercana, la distancia hacia el objeto más cercano y PAR en la incidencia de enfermedades causadas por virus (variable binaria: sana vs. enferma) y la producción de frutos (número de frutos por planta de chile *maax*) fueron determinados mediante modelos lineales generalizados de efectos mixtos. Se asumió una

distribución de error binomial para la incidencia de enfermedades causadas por virus y una distribución de error de Poisson para la producción de frutos. En estos dos modelos, el cuadrante establecido en el huerto se incluyó como un factor aleatorio. El efecto de las mismas variables (distancia a la PP más cercana, distancia al objeto más cercano y PAR) sobre el tamaño de planta se determinó utilizando un modelo lineal de efectos mixtos con los efectos aleatorios descritos anteriormente.

Por último, la frecuencia de distribución entre los cuatro microhábitats descritos arriba se comparó entre plantas de chile *maax* sanas y enfermas con una prueba de X^2 de homogeneidad. Todos los análisis se realizaron con el paquete R versión 4.0.3 (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Asociación entre plantas de chile *maax* y nodrizas

Las plantas de chile *maax* estuvieron significativamente más cerca de una PP ($\chi_1^2 = 3.98$, $P = 0.04$) y objetos ($\chi_1^2 = 7.99$, $P = 0.01$) que los puntos al azar. En promedio, las plantas de chile *maax* se encontraron 30 cm y 40 cm más cercanos a una PP y objetos que los puntos al azar, respectivamente (Fig. 3.1). El número de plantas de chile *maax* y los puntos al azar difirieron significativamente entre los cuatro microhábitats (Tabla 3.1). Solamente el 20 % de las plantas de chile *maax* se encontraron en espacios abiertos; la mayoría estuvieron asociadas con microhábitats sombreados (79.6 %): a una PP (35.7 %), objetos (18.4 %) o ambos (25.5 %) (Tabla 3.1). En contraste, cerca de 40 % de los puntos al azar se encontraron en espacios abiertos y el 60 % restante en microhábitats sombreados: PP (43.8 %), objetos (9.2 %) o ambos (7.8 %) (Tabla 3.1).

Las PP nodrizas para las plantas de Chile *maax* pertenecen a 42 especies, la mayoría de las cuales son árboles con frutos carnosos. Las especies con mayor frecuencia relativa fueron huaya (*Melicoccus oliviformis* Kunth, Sapindaceae) (12.2 %), naranja (*Citrus aurantium* L., Rutaceae) (7.1 %), roble (*Ehretia tinifolia* L., Boraginaceae) (6.1 %) y *chakáj* (*Bursera simaruba* Sarg., Burseraceae) (5.1 %). Los objetos nodriza para las plantas de Chile fueron albarradas (61.1 %) y construcciones de bloques de conglomerado, principalmente casas (24.6 %).

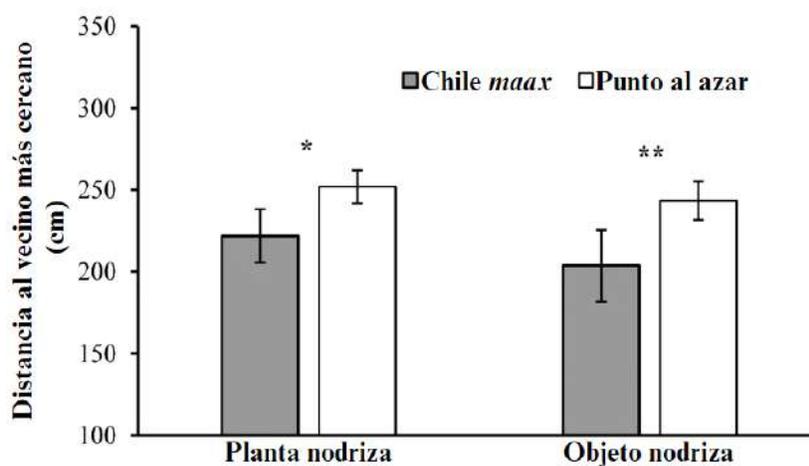


Figura 3.1 Distancia entre las plantas de Chile *maax* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*; en la figura: **Chile *maax*** y puntos al azar, **Puntos al azar**) hacia la planta perenne (**Planta nodriza**) u objeto inanimado (**Objeto nodriza**) más cercanos. Los datos son los valores promedio \pm 1 ES. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Tabla 3.1 Porcentaje de plantas de chile *maax* (Chile) y puntos al azar (Punto al azar) asociados con la planta perenne leñosa más cercana (**Planta**), objetos (**Objeto**), o ambos, así como aquellos sin asociación (**Abierto**) con objetos o plantas en huertos familiares de Yucatán. Se indica el porcentaje de plantas asintomáticas y sintomáticas de enfermedad causada por virus (Asintomáticas/Sintomáticas) en espacios abiertos (**Abierto**) o debajo de la sombra de plantas perennes (**Planta**), objetos (**Objeto**) o ambos (**Planta y Objeto**). La frecuencia para cada categoría se señala entre paréntesis. La estadística resultante de comparar la distribución de frecuencias entre elementos (Chile vs. Puntos aleatorios) y el estatus de salud (Asintomáticas y Sintomáticas) se muestran en la última columna

Ítem/estatus	Asociación % (n)				Estadístico
	Abierto	Planta	Objeto	Planta/objeto	
Chile	20.41 (20)	35.71 (35)	18.37 (18)	25.51 (25)	$\chi_1^2 = 29.19^{**}$
Punto al azar	39.27 (86)	43.81 (96)	9.16 (20)	7.76 (17)	
Asintomáticas	18.16 (8)	36.41 (16)	13.62 (6)	31.81 (14)	$\chi_1^2 = 1.63$
Sintomáticas	22.21 (12)	35.21 (19)	22.21 (12)	20.37 (11)	

** $P < 0.01$

La radiación fotosintéticamente activa fue estadísticamente diferente entre microhábitats ($\chi_1^2 = 39.46$, $P < 0.01$). La comparación *post hoc* indica que la PAR debajo del dosel de la PP ($339.99 + 35.98 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) fue significativamente menor que aquella en espacios abiertos ($763.71 \pm 45.38 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ($Z = 5.71$, $P < 0.01$; Fig. 3.2). Sin embargo, debajo de la PP y debajo de la PP y objetos ($266.44 \pm 57.45 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) no se encontraron diferencias significativas en la PAR ($Z = 0.49$, $P = 0.96$). Tampoco se encontraron diferencias en la PAR debajo de objetos ($674.05 \pm 78.93 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y en espacios abiertos ($Z = 1.19$; $P = 0.62$; Fig. 3.2)

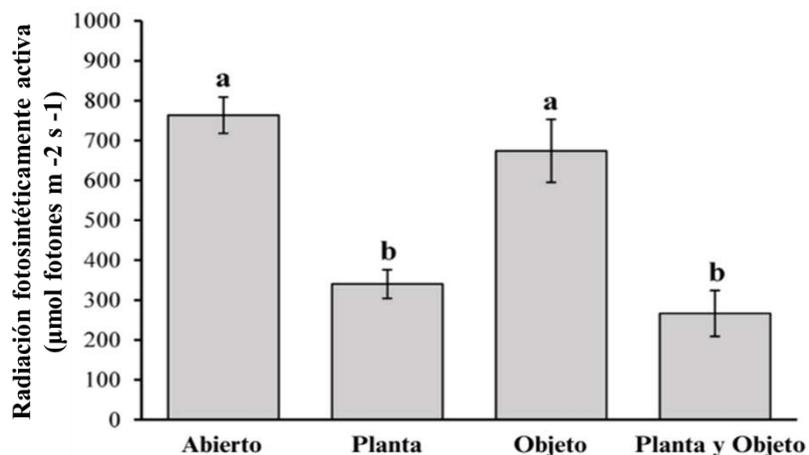


Figura 3.2 Radiación fotosintéticamente activa en cuatro microhábitats ocupados por plantas de chile *maax*: abierto (**Abierto**, no asociado con ninguna planta u objeto), debajo de una planta perenne (**Planta**), debajo de un objeto inanimado (**Objeto**) y debajo de una planta perenne y un objeto (**Planta y Objeto**). Los datos son la media \pm 1 ES. Diferentes letras para las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$)

Incidencia de enfermedades por virus

Más de la mitad (55.1 %) de las plantas de chile *maax* examinadas presentaron síntomas de infección viral. Sin embargo, la incidencia de plantas de chile *maax* infectadas no fue significativamente afectada por la distancia a la PP más cercana, la distancia al objeto más cercano o la PAR (Tabla 3.2). La frecuencia de distribución entre los diferentes microhábitats no fue significativamente diferente entre las plantas de chile sanas y las infectadas (Tabla 3.1).

Altura de la planta y producción de frutos

Tanto la distancia a la PP más cercana, como la PAR, tuvieron un efecto positivo y significativo en la producción de frutos (Tabla 3.2; Fig. 3.3 A y C). Sin embargo, se observó lo opuesto para la distancia entre el chile *maax* hacia el objeto más cercano; es

decir, la producción de frutos disminuyó cuando la distancia hacia el objeto más cercano incrementó (Tabla 3.2; Fig. 3.3B). Además, las plantas de chile *maax* sintomáticas produjeron una cantidad significativamente menor de frutos (123.52 ± 43.01), en comparación con las asintomáticas (198.14 ± 44.48) (Tabla 3.2).

Tabla 3.2 Resultados de modelos lineales generalizados de efectos mixtos para evaluar el efecto de la distancia a la planta perenne más cercana (distancia a la planta) y al objeto más cercano (distancia al objeto), y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) sobre la incidencia de síntomas de enfermedad viral, producción de frutos y la altura de plantas de chile *maax* en huertos familiares de Yucatán. El modelo para la enfermedad sintomática por virus, la producción de frutos y la altura asumieron distribuciones binomiales, de Poisson y de error gaussiano, respectivamente. Para los modelos de producción de frutos y altura de la planta, se utilizó la enfermedad por virus como fuente de variación

Respuesta	Fuente de variación	Coefficiente	Estadística
Enfermedad viral	Distancia a la planta	-0.01 ± 0.1	$\chi_1^2 = 0.01$
	Distancia al objeto	0.01 ± 0.1	$\chi_1^2 = 1.15$
	PAR	$1.11 \pm 0.63 \times 10^{-3}$	$\chi_1^2 = 3.07$
Producción de frutos	Distancia a la planta	$3.47 \pm 0.08 \times 10^{-3}$	$\chi_1^2 = 1761.32^{**}$
	Distancia al objeto	$-2.37 \pm 0.01 \times 10^{-3}$	$\chi_1^2 = 445.44^{**}$
	PAR	$0.74 \pm 0.04 \times 10^{-3}$	$\chi_1^2 = 340.09^{**}$
	Enfermedad por virus	0.63 ± 0.03	$\chi_1^2 = 365.31^{**}$
Altura de la planta	Distancia a la planta	0.03 ± 0.02	$\chi_1^2 = 1.75$
	Distancia al objeto	-0.05 ± 0.02	$\chi_1^2 = 4.71^*$
	PAR	0.01 ± 0.01	$\chi_1^2 = 0.52$
	Enfermedad por virus	-3.29 ± 8.57	$\chi_1^2 = 0.15$

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$

De las variables incluidas en el modelo, solamente la distancia hacia el objeto más cercano afectó significativamente la altura de la planta (Tabla 3.2); esta disminuyó cuando la distancia hacia el objeto incrementó (Fig. 3.4).

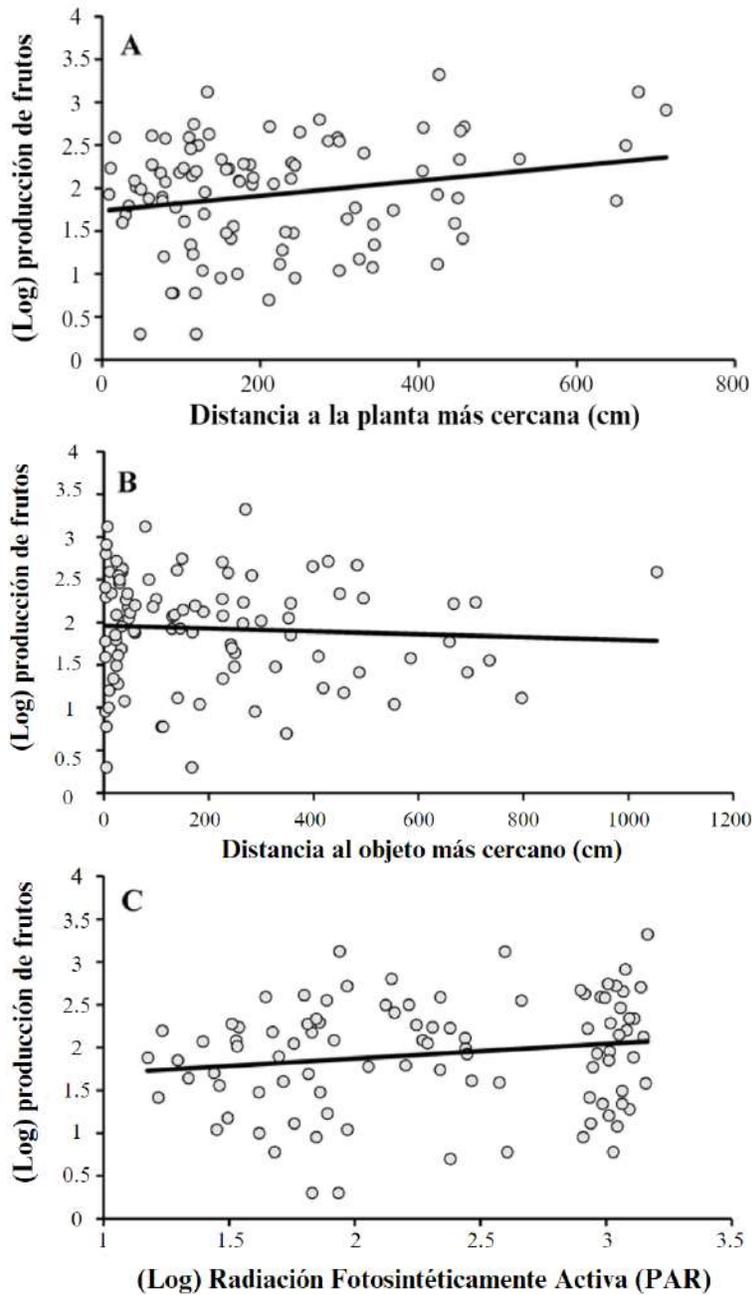


Figura 3.3 Relación entre **A)** la distancia hacia la planta perenne más cercana; **B)** la distancia al objeto más cercano (principalmente albarradas y edificios); **C)** radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la producción de frutos de plantas de chile *maax* en huertos familiares de Yucatán. Todas las pendientes de las líneas de regresión difirieron significativamente de cero

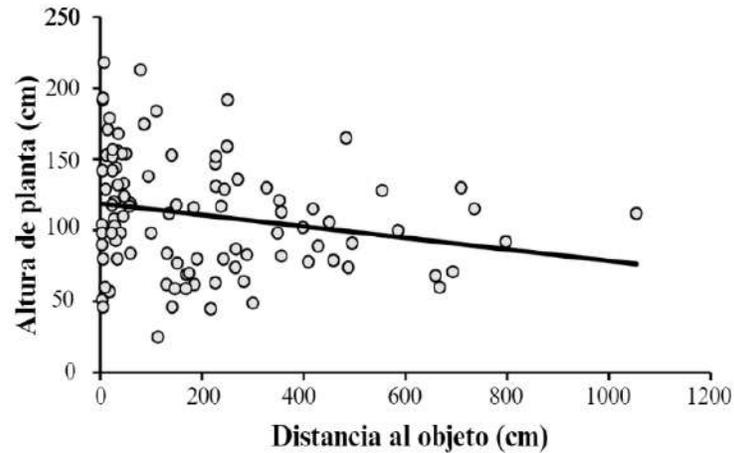


Figura 3.4 Relación entre la distancia al objeto más cercano y la altura de las plantas de chile *maax* en huertos familiares de Yucatán. La pendiente de la línea de regresión fue estadísticamente diferente de cero

DISCUSIÓN

Aunque los chiles silvestres dependen de condiciones microclimáticas creadas por plantas nodriza para su establecimiento y posterior desarrollo de forma exitosa en hábitats naturales del noreste de México y sureste de los Estados Unidos (Tewksbury *et al.*, 1999; Carlo y Tewksbury, 2014; Murillo-Amador *et al.*, 2015), en el sureste de México, los chiles silvestres se encuentran con mayor frecuencia en hábitats construidos por el ser humano, en donde la asociación espacial entre plantas de chile y una PP es menos evidente (Latournerie *et al.*, 2001; Kraft *et al.*, 2013, 2014). En Yucatán, el chile *maax* presenta reclutamiento natural en los huertos familiares y es relativamente menos frecuente fuera de estos agroecosistemas (Latournerie *et al.*, 2001; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Capítulo II). Aunque la intensidad de la luz es altamente variable en los huertos familiares y las plantas perennes son la forma de vida dominante (De Clerck y Negreros-Castillo, 2000; Fernandes

y Nair, 2001; Montagnini, 2006), antes de este estudio, se desconocía si las plantas de chile *maax* estaban asociadas con PP y objetos, y si esta asociación mejora el crecimiento de la planta y la producción de frutos en esta variedad de chile. La distribución de las plantas de chile *maax* en los huertos familiares de San Bernardo no fue aleatoria, pues las plantas de chile estuvieron más cerca de árboles y objetos que lo esperado por el azar. Sin embargo, la proximidad hacia PP no incrementó la producción de frutos y tampoco fue relevante para la altura de la planta de chile *maax* y la incidencia de enfermedades virales. En contraste, la proximidad hacia los objetos incrementó la producción de frutos y la altura de las plantas de chile *maax*. Ya que la radiación solar no se redujo en la proximidad de estos objetos, los beneficios observados para las plantas de chile *maax* podrían resultar en un mejoramiento de otros estresores ambientales o bien, ser el efecto indirecto del manejo de otras plantas.

Asociación espacial con nodrizas y altura de planta

Los beneficios para las plantas de chile *maax* al crecer cerca de las PP en los huertos familiares permanecen poco claros. La reducción en PAR debajo de las copas de las PP se menciona frecuentemente como un mecanismo subyacente en la asociación espacial planta-planta en vegetación natural (Callaway, 1995). A pesar de que el dosel de las plantas perennes en los huertos familiares reduce significativamente la PAR, las plantas de chile *maax* experimentaron una reducción en la producción de frutos cuando crecieron cerca de estas plantas, mientras que para las plantas de chile *maax* en microhábitats con mayor PAR, se incrementó la producción de frutos. Este patrón es contrario a lo observado en otras poblaciones de chile silvestre creciendo en vegetación natural, en donde la producción de frutos fue mayor bajo un nivel intermedio de sombra (PAR: $621 \pm 26 - 680 \pm 57 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$; Jiménez-Leyva *et al.*, 2022). Una explicación para esto es que las plantas de chile *maax* en el área de estudio son capaces de tolerar niveles elevados de radiación solar en

comparación con los chiles silvestres de otras latitudes. Esta idea es compatible con reportes sobre el crecimiento de chiles silvestres en sitios perturbados del sureste de México y que reciben elevados niveles de radiación solar, tales como orillas de los caminos y los potreros (Latournerie *et al.*, 2001; Kraft *et al.*, 2013).

Las plantas de chile *maax* estuvieron asociadas espacialmente con objetos inanimados (principalmente construcciones de roca o bloques de concreto). Esto es particularmente interesante porque los objetos no reducen significativamente la PAR en su proximidad y, en contraste con la asociación con PP, favorecen el incremento en la altura de la planta y en la producción de frutos. Investigaciones previas han demostrado que, mientras que los objetos proveen menor protección en contra de la radiación solar para cactus del género *Mammillaria*, la asociación con objetos ocurrió con mayor frecuencia que con plantas e incrementó la sobrevivencia y crecimiento de estos cactus (Peters *et al.*, 2008). Las estructuras construidas como la casa y las albarradas fueron los principales objetos con los cuales están asociadas las plantas de chile *maax*. Su forma geométrica implica la provisión de sombra por un período corto de tiempo en comparación con las plantas perennes durante la estación en la que se realizó el estudio. Sin embargo, aunque la reducción de PAR no fue significativa, los objetos podrían mejorar otras variables ambientales como la temperatura que no fueron medidas. Además, proveen condiciones similares a las que ocurren debajo de los arbustos, sin competir por la luz u otros recursos (Nobel *et al.*, 1992). El hecho de que estos objetos no reduzcan la PAR en comparación con las PP o no compitan por recursos con las plantas protegidas, podría explicar el por qué las plantas de chile *maax* alcanzaron mayor altura y produjeron mayor cantidad de frutos cuando se asociaron con objetos. Este patrón espacial se refuerza mediante el manejo de otras especies de plantas útiles, práctica que ocurre con mayor intensidad cerca de la casa (Caballero, 1992; Greenberg, 2003;

Montagnini, 2006; Larios *et al.*, 2013). En efecto, tal como se expuso en el Capítulo II, el riego y la fertilización intencionales (usando desechos orgánicos y cenizas) se aplican a las plantas que se encuentran localizadas cerca de las casas. A pesar de que las plantas de chile *maax* son raramente el foco de este manejo, también reciben beneficios incidentales cuando crecen cerca aquellas que están bajo manejo directo.

Enfermedades por virus y producción de frutos

Contrario a lo esperado, ni la asociación espacial (con la PP u objetos) ni la radiación solar explicaron la variación en la incidencia de las enfermedades virales en las plantas de chile *maax*. Esto ocurrió probablemente porque los niveles de PAR observados en los huertos familiares no excedieron los límites de tolerancia de las plantas de chile *maax* durante el período de estudio (verano) y, por lo tanto, no representó un estresor que incrementara la susceptibilidad hacia infecciones virales. Esta noción es apoyada por el hecho de que las plantas de chile *maax* bajo elevados niveles de PAR también produjeron mayor cantidad de frutos. Como sucede en otros agroecosistemas (e.g. Fraile *et al.*, 2017), la incidencia de enfermedades virales sintomáticas en chile *maax* fue elevada (55 %) en San Bernardo. Esta incidencia elevada podría deberse a la alta densidad (Rodelo-Urego *et al.*, 2015; Fraile *et al.*, 2017) de chile *maax* en los huertos familiares en el sitio de estudio (arriba de 0.5 plantas de chile por m²; Rejón-Marrufo, 2020). Sin embargo, las plantas de chile *maax* aún con síntomas severos de enfermedades continúan produciendo frutos, lo que sugiere un nivel de tolerancia a enfermedades virales (e.g. Ballina-Gómez *et al.*, 2013). Esta aparente tolerancia a enfermedades virales podría influir en la decisión de los dueños para mantener plantas enfermas dentro de sus huertos familiares, aun si la decisión incrementa el riesgo de dispersión involuntaria de enfermedades por las personas dentro del huerto (Fraile *et al.*, 2017).

CONCLUSIONES

Las plantas de chile *maax* crecen más cerca de las PP que lo esperado por el azar en los huertos familiares de Yucatán, y la PAR debajo del dosel de estas plantas perennes es significativamente menor que en espacios abiertos; sin embargo, esta relación no favoreció a los chiles *maax* en términos de producción de frutos. Por el contrario, las plantas de chile *maax* produjeron mayor número de frutos y mayor altura cuando crecieron cerca de objetos inanimados, principalmente construcciones, aunque este resultado no estuvo mediado por una reducción en la PAR. El incremento observado en la producción de frutos de chile *maax* y la altura de las plantas de este chile, asociadas con objetos, probablemente se debieron a la reducción de los factores estresantes distintos a la PAR, con la ventaja de que los objetos no compiten con las plantas de chile *maax* por recursos como la luz, agua o nutrientes. Debido a que estructuras como casas y albarradas fueron principalmente los objetos nodriza para las plantas de chile *maax*, y a que las prácticas de manejo suelen ser más intensas en la proximidad de estas estructuras, se sugiere que esta interacción también estuvo influenciada por las prácticas de manejo realizadas para otras plantas, las cuales beneficiaron indirectamente a las plantas de chile *maax*. Finalmente, ni las fuentes de sombra naturales o artificiales, ni el nivel de PAR afectaron la incidencia de enfermedades por virus en los huertos familiares estudiados. Entender las interacciones ecológicas requeridas para el mantenimiento de la población, y su impacto en el rendimiento de las plantas de chile *maax*, es crítico para la conservación *in situ* de este pariente silvestre de los chiles cultivados.

REFERENCIAS

- Aguilar-Meléndez, A., Morrell, P., Roose, M. y Kim, S. (2009). Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany*, 96: 1190-1202. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800155>
- Ballina-Gómez, H., Latournerie-Moreno, L., Ruiz-Sánchez, E., Pérez-Gutiérrez, A. y Rosado-Lugo, G. (2013). Morphological characterization of *Capsicum annuum* L. accessions from southern Mexico and their response to the *Bemisia tabaci*-*Begomovirus* complex. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 73: 329-338. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392013000400001>
- Blanckaert, I., Swennen, RL., Paredes-Flores, M., Rosas-López, R. y Lira-Saade, R. (2004). Floristic composition, plant uses and management practices in homegardens of San Rafael Coxcatlán, Valley of Tehuacán-Cuicatlán, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 57: 179-202. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(03\)00100-9](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(03)00100-9)
- Caballero, J. (1992). Maya homegardens: Past, present and future. *Etnoecologica*, 1: 35-54.
- Callaway, R. (1995). Positive interaction among plants. *The Botanical Review*, 61: 306-349. <https://doi.org/10.1007/BF02912621>
- Carlo, T. y Tewksbury, J. (2014). Directness and tempo of avian seed dispersal increases emergence of wild chiltepins in desert grasslands. *Journal of Ecology*, 102: 248-255. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12180>
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Perez-Negron, E., y Valiente-Banuet, A. (2007). In situ management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*, 100: 1101–1115. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm126>

- Castillo-Aguilar, C., López-Castilla, L., Pacheco, N., Cuevas-Bernardino, J., Garruña, R., y Andueza-Noh, R. (2021). Phenotypic diversity and capsaicinoid content of chilli pepper landraces (*Capsicum* spp.) from the Yucatan Peninsula. *Plant Genetic Resources*, 19: 159-166. <https://doi.org/10.1017/S1479262121000204>
- Cooke, B., Gareth, D. y Kaye, B. (2006). *The epidemiology of plant diseases* (2nd ed.). Springer, New York.
- Cruz-Cortés, J., Fraga, J. y Munguía-Rosas, M. (2019). Effects of changes in traditional agroecosystems on vernacular dwellings: the occupants' perspective. *Human Ecology*, 47: 553-563. <https://doi.org/10.1007/s10745-019-00087-7>
- Cruz-García, G. y Struik, P. (2015). Spatial and seasonal diversity of wild food plants in homegardens of northeast Thailand. *Economic Botany*, 69: 99-113. <https://doi.org/10.1007/s12231-015-9309-8>
- De Clerck, F. y Negreros-Castillo, P. (2000). Plant species of traditional mayan homegardens of Mexico as analogs for multistrata agroforests. *Agroforestry Systems*, 48: 303-317. <https://doi.org/10.1023/A:1006322612362>
- Fernandes, E. y Nair, P. (2001). An evaluation of the structure and function of tropical homegardens. *Agricultural Systems*, 21: 279-310. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(86\)90104-6](https://doi.org/10.1016/0308-521X(86)90104-6)
- Fraile, A., McLeisha, M., Pagán, I., González-Jara, P., Piñero, D. y García-Arenal, F. (2017). Environmental heterogeneity and the evolution of plant-virus interactions: viruses in wild pepper populations. *Virus Research*, 241: 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.05.015>

- Gillespie, A., Knudson, D. y Geilfust, F. (1993). The structure of four home gardens in the Petén, Guatemala. *Agroforestry Systems*, 24: 157-170. <https://doi.org/10.1007/BF00706889>
- González-Pérez, J., Espino-Gudiño, M., Torres-Pacheco, I., Guevara-González, R., Herrera-Ruiz, G. y Rodríguez-Hernández, V. (2011). Quantification of virus syndrome in chili peppers. *African Journal of Biotechnology*, 10: 5236-5250. <https://doi.org/10.5897/AJB10.1165>
- Greenberg, L. (2003). Women in the garden and kitchen: The role of cuisine in the conservation of traditional house lot crops among Yucatec Mayan immigrants. En: P. Howard (Ed.), *Women & plants: Gender relations in biodiversity management & conservation* (pp. 51– 66). Zed Books, London & New York.
- Hayano-Kanashiro, C., Gámez-Meza, N. y Medina-Juárez, L. (2016). Wild pepper *Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*: Taxonomy, plant morphology, distribution, genetic diversity, genome sequencing, and phytochemical compounds. *Crop Science*, 56: 1-11. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.11.0789>
- Jiménez-Leyva, A., Orozco-Avitia, J., Gutiérrez, A., Vargas, G., Sánchez, E., Muñoz, E. y Esqueda, M. (2022). Functional plasticity of *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* through multiple traits. *AoB PLANTS*, 4: 1-13. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plac017>
- Karyono, S. (1990). Homegardens in Java. Their Structure and Function. En: K. Landauer y M. Brazil (Eds.), *Tropical homegardens* (pp. 138-146). The United Nations University, Tokyo.
- Kraft, K., Brown, C., Nabhan, G., Luedeling, E., Luna-Ruiz, J., Coppens, G., Hijmans, R. y 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: 6165-6170. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>
- Kraft, K., Luna-Ruiz, J. y Gepts, P. (2013). A new collection of wild populations of *Capsicum* in Mexico and the southern United States. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60: 225-232. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9827-5>
- Kumar, B. y Nair, P. (2004). The enigma of tropical homegardens. *Agroforestry Systems*, 61: 135-152. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000028995.13227.ca>
- Larios, C., Casas, A., Vallejo, M., Moreno-Calles, A. y Blancas, J. (2013). Plant management and biodiversity conservation in Náhuatl homegardens of the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9: 74. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-9-74>
- Latournerie, L., Chávez, J., Pérez, M., Hernández, C., Martínez, R., Arias, L. y Castañón, G. (2001). Exploración de la diversidad morfológica de chiles regionales en Yaxcabá, Yucatán, México. *Agronomía Mesoamericana*, 12: 41-48.
- Lefevre, P., Martin, D., Elena, S., Shepherd, D., Roumagnac, P. y Varsani, A. (2019). Evolution and ecology of plant viruses. *Nature Reviews Microbiology*, 17: 632-644. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0232-3>
- Lin, B. (2010). The role of agroforestry in reducing water loss through soil evaporation and crop transpiration in coffee agroecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150: 510-518. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.11.010>
- Mares-Quiñones, M. y Valiente-Banuet, J. (2019). Horticultural aspects for the cultivated production of piquin peppers (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*)—A Review. *HortScience*, 54: 70-75. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13451-18>

- Montagnini, F. (2006). Homegardens of Mesoamerica: biodiversity, food security, and nutrient management. En: B. Kumar y P. Nairs (Eds.), *Tropical homegardens: a time-tested example of sustainable agroforestry* (pp. 61–84). Springer, New York.
- Munguía-Rosas, M. y Sosa, V. (2008). Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany*, 101: 175-185. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm302>
- Murillo-Amador, B., Rueda-Puente, E., Troyo-Diéquez, E., Córdoba-Matson, M., Hernández-Montiel, L. y Nieto-Garibay, A. (2015). Baseline study of morphometric traits of wild *Capsicum annuum* growing near two biosphere reserves in the Peninsula of Baja California for future conservation management. *BMC Plant Biology*, 15: 118. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0505-6>
- Nabhan, G. (1987). Nurse-plant ecology of threatened plants in the U.S./ México borderlands. En: T. Elias y J. Nelson (Eds.), *Conservation and management of rare and endangered plants: proceedings of a California conference on the conservation and management of rare endangered plants* (pp. 377-384). California Native Plant Society, Sacramento.
- Nobel, P., Miller, P. y Gram, E. (1992). Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*, 92: 90-96.
- Pérez-Martínez, A., Eguiarte, L., Mercer, K., Martínez-Ainsworth, N., McHale, L., van der Knaap, E. y Jardón-Barbolla, L. (2021). Genetic diversity, gene flow, and differentiation among wild, semiwild, and landrace chile pepper (*Capsicum annuum*) populations in Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*, 109: 1157-1176. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16051>

- Perramond, E. (2005). The politics of ecology: local knowledge and wild chili collection in Sonora, Mexico. *Journal of Latin American Geography*, 4: 59-75.
<https://doi.org/10.1353/lag.2005.0025>
- Peters, E., Martorell, C. y Ezcurra, E. (2008). Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (Mammillaria) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environment*, 72: 593-601. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.10.004>
- Prasad, A., Sett, S. y Prasad, M. (2022). Plant-virus-abiotic stress interactions: A complex interplay. *Environmental and Experimental Botany*, 199: 104896.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104869>
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rejón-Marrufo, D. (2020). Actitudes asociadas, estructura y flora de huertos familiares de Yucatán con diferente grado de urbanización. Tesis de maestría, Cinvestav.
- Rodelo-Urego, M., García-Arenal, F. y Pagán, I. (2015). The effect of ecosystem biodiversity on virus genetic diversity depends on virus species: A study of chiltepin-infecting begomoviruses in Mexico. *Virus Evolution*, 1: vev004.
<https://doi.org/10.1093/ve/vev004>
- Rooduijn, B., Bongers, F. y van der Wal, H. (2018). Wild native trees in tropical homegardens of Southeast Mexico: Fostered by fragmentation, mediated by management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254: 149-161.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.015>

- Sharma, R., Mina, U. y Kumar, B. (2022). Homegarden agroforestry systems in achievement of sustainable development goals: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 42: 44. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00781-9>
- Stobbe, A. y Roossinck, M. (2016). Plant virus diversity and evolution. En: A. Wang y X. Xhou (Eds.), *Current research topics in plant virology* (pp. 197-215). Springer International Publishing Switzerland.
- Suzán, H., Nabhan, G. y Duncan, P. (1996). The importance of *Olneya tesota* as nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, 7: 635-644. <https://doi.org/10.2307/3236375>
- Tewksbury, J., Nabhan, G., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J. y Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, 13: 98-107.
- Valiente-Banuet, J. y Gutiérrez-Ochoa, A. (2016). Effect of irrigation frequency and shade levels on vegetative growth, yield, and fruit quality of piquin pepper (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*). *HortScience*, 51: 573-579. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.51.5.573>
- Villicaña-Hernández, G., Martínez-Natarén, D., Álvarez-Espino, X. y Munguía-Rosas M. (2020). Seed rain in a tropical dry forest and adjacent home gardens in the Yucatan. *Tropical Conservation Science*, 13: 1-9. <https://doi.org/10.1177/1940082920974599>
- Vogl-Lukasser, B., Vogl, CR., Gütler, M. y Heckler, S. (2010). Plant species with spontaneous reproduction in homegardens in Eastern Tyrol (Austria): Perception and management by women farmers. *Ethnobotany Research and Applications*, 8: 001-015.

CAPÍTULO IV

EFFECTO DE LA DOMESTICACIÓN SOBRE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN EL COMPLEJO *Capsicum annuum*: UN ENFOQUE COMPARATIVO

INTRODUCCIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo durante el cual los humanos seleccionan y cultivan de manera sistemática individuos con características deseables. Si esta selección es consistente, con el paso del tiempo puede producir cambios morfológicos, fisiológicos, reproductivos y/o genéticos en las plantas cultivadas, mismos que las distinguen de sus parientes silvestres (Harlan, 1992; Meyer *et al.*, 2012; Turcotte *et al.*, 2017). Al grupo de rasgos distintivos que caracterizan las plantas domesticadas se le denomina síndrome de domesticación, término que hace referencia a un conjunto de rasgos que evolucionaron por selección artificial y pueden ser convergentes o paralelos en grupos filogenéticamente distantes, como producto de presiones de selección artificial similares (Harlan, 1992; Milla *et al.*, 2015; Spengler, 2022). Algunos rasgos de las plantas que son ejemplos representativos de este síndrome son la pérdida de la dispersión natural de semillas y el gigantismo de estructuras vegetales como las hojas y los frutos (Rindos, 1984; Spengler, 2020). En cultivos modelo, en su mayoría cereales y otros miembros de la familia Poaceae, también se ha documentado un incremento en el número cromosómico (poliploidía), reducción de metabolitos secundarios y cambios en la estrategia reproductiva (Meyer *et al.*, 2012). Nótese que la mayoría de estos rasgos son morfológicos. Sin embargo, aún los cambios morfológicos tienen un efecto en patrones de asignación de recursos que, a su vez,

pueden afectar de forma indirecta otras funciones o procesos de las plantas. Pese a su relevancia ecológica, un aspecto crucial sobre el que actúa la domesticación, pero aún no es claro cómo sucede, es la plasticidad fenotípica (Matesanz y Milla, 2018; Munguía-Rosas, 2021).

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para expresar diferentes fenotipos en respuesta a condiciones ambientales contrastantes (Bradshaw, 1965; Schlichting y Pigliucci, 1998; Pigliucci, 2001; Futuyma, 2017). En organismos sésiles como las plantas, esta capacidad de respuesta adquiere importancia ecológica y evolutiva, puesto que los hábitats en los que viven las especies vegetales son temporal y espacialmente variables (Valladares *et al.*, 2007). Aquellos individuos que pueden ajustar su fenotipo a las condiciones cambiantes poseen ventajas adaptativas sobre otros individuos, al tener más probabilidades de sobrevivir y reproducirse en un ambiente variable (Sultan, 1987; Pigliucci, 2005; Diouf *et al.*, 2020). Sin embargo, la plasticidad fenotípica también tiene un costo energético; por lo tanto, se podría considerar como una estrategia costo-efectiva solo en ambientes donde la variación es elevada e impredecible (Pigliucci, 2005). De esta manera, la selección natural actúa a través de esta variación y favorece la permanencia de la plasticidad al asegurar la continuidad de genotipos capaces de expresar distintos fenotipos en respuesta a cambios en el ambiente; cuando la plasticidad representa una inversión superflua de recursos, su continuidad se reduce (Matesanz y Milla, 2018).

A diferencia de la selección natural, la selección humana está orientada a maximizar los beneficios de un cultivo para el ser humano, sin que este pueda evitar la modificación de rasgos correlacionados o restricciones filogenéticas (Conner *et al.*, 2003). La presión selectiva sobre la expresión fenotípica puede promover la homogeneización genotipo-

fenotipo, dependiendo de la fase de domesticación en la que se encuentre la población y de la intensidad de la selección (Pickersgill, 2013). Si bien el objetivo de la domesticación no siempre es el mejoramiento extensivo, la selección constante sobre un órgano o rasgo de interés tiende a reducir la capacidad de las plantas para producir fenotipos diferentes en respuesta a la variación ambiental (e.g. Piperno *et al.*, 2015), resultando en una pérdida de respuestas plásticas. Sin embargo, la evidencia empírica sobre este tema es limitada y las respuestas encontradas son inconsistentes (Matesanz y Milla, 2018; Munguía-Rosas, 2021).

Por ejemplo, Matesanz y Milla (2018) compararon las respuestas de siete cultivos y sus parientes silvestres frente a la reducción de agua y nutrientes y encontraron que, aunque la domesticación no resultó en una pérdida generalizada de plasticidad, los patrones de respuesta difieren entre los cultivos y sus parientes silvestres. Estos cambios guiados por la domesticación incrementan el éxito de las plantas cultivadas con exposición a la luz constante, pero podrían afectar negativamente su sobrevivencia en ambientes no agrícolas o heterogéneos (Ménard *et al.*, 2013). Dado que los órganos de un mismo individuo no funcionan de forma independiente, Nicotra *et al.*, (2010) sugieren que no es claro si la domesticación ha modificado la plasticidad fenotípica en rasgos relacionados indirectamente con el órgano de interés primario y sujeto a selección.

La luz como recurso limitante para las plantas: un medio para evaluar la plasticidad fenotípica en el contexto de la domesticación

La luz es, al mismo tiempo, una señal y un recurso para las plantas y es variable espacial y temporalmente (Gaba y Black, 1985; Bachmann *et al.*, 2018). Las hojas son el órgano principal de la planta que capta la luz y son las primeras en responder a la variación del ambiente. Además, las plantas pueden modificar su morfología y fisiología en respuesta a esa variación, lo cual es una respuesta plástica con impacto en el desempeño y éxito

reproductivo de la planta (Valladares *et al.*, 2007; Hernández-Verdugo, 2018). Debido a que la luz es un recurso fácilmente manipulable y su variación genera respuestas visibles a corto plazo, la plasticidad fenotípica de plantas inducida por cambios en la luz se ha convertido en una de las respuestas plásticas ampliamente estudiadas (Griffith y Sultan, 2005). Cuando la radiación es un factor limitante, el área y la biomasa de las hojas incrementa, aumentando la relación entre masa y área foliar (Wang *et al.*, 2022). También puede ocurrir elongación del tallo de la planta y producir internodos más largos (Pastenes *et al.*, 2003), en comparación con plantas que se desarrollan bajo luz completa.

La capacidad de las plantas para responder de forma plástica a diferentes regímenes de luz es relevante durante el proceso de domesticación, pues la mayoría de los cultivos intensivos están en espacios expuestos completamente a la luz solar, condición contrastante con sus hábitats de origen (Pastenes *et al.*, 2003). Sin embargo, el efecto de este proceso sobre la capacidad de los genotipos para responder ante variaciones en este recurso ha sido poco explorado (Munguía-Rosas, 2021). Este autor documentó que, en plantas (*Cnidoscolus aconitifolius* I.M.Johnst., Euphorbiaceae) donde la estructura de interés es la hoja, la plasticidad fenotípica en la producción de hojas disminuye frente a la limitación de la luz por efecto de la domesticación. Por lo tanto, para reforzar esta idea y comprender las consecuencias de la domesticación sobre rasgos funcionales de las plantas, se requiere examinar otros complejos de plantas silvestres-domesticadas.

El complejo silvestre-domesticado en *Capsicum annuum*: un modelo para abordar la plasticidad fenotípica

Una planta que posee plasticidad fenotípica elevada es *C. annuum* var. *glabriusculum*, lo cual le permite vivir en diferentes hábitats a lo largo de su amplia distribución (Hernández-Verdugo *et al.*, 2015; Jiménez-Leyva *et al.*, 2022). Sin embargo, no se han realizado

estudios que determinen si la domesticación afecta la plasticidad fenotípica en respuesta a la variación lumínica en el complejo *C. annuum*.

En este capítulo se evaluó el efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica en el sistema silvestre-domesticado de chiles mexicanos *C. annuum* (Solanaceae) en respuesta a variaciones en el ambiente lumínico. El pariente silvestre de los chiles, *C. annuum* var. *glabriusculum* es una planta perenne que se distribuye en bosques tropicales y subtropicales deciduos de México (Kraft *et al.*, 2013). En poblaciones naturales, las plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum* se encuentran generalmente bajo condiciones de sombra, interactuando con nodrizas (árboles, arbustos) y en huertos familiares del sureste de México en interacción con árboles frutales como huaya (*Melicoccus oliviformis* Kunth, Sapindaceae) y naranja (*Citrus aurantium* L., Rutaceae) y objetos nodriza como las albarradas (Kraft *et al.*, 2014; Capítulo II), mientras que en monocultivos intensivos se cultiva a cielo abierto bajo la incidencia directa de luz (Mares-Quiñones y Valiente-Banuet, 2019). El chile silvestre ha sido objeto de selección humana en distintas regiones de México, donde las necesidades locales y los diferentes contextos ambientales y culturales han generado un gran número de variedades cultivadas de *C. annuum* var. *annuum* (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009)

Los chiles domesticados (*C. annuum* var. *annuum*) son un grupo de chiles con mayor importancia económica en el mundo (Long-Solís, 1998; Hernández-Verdugo *et al.*, 2010). Los rasgos que permiten diferenciarlos claramente de la especie silvestre son el tamaño y posición del fruto y pérdida de dispersión (Paran y Van der Knapp, 2007; Pickersgill, 2016). Además, la forma del fruto, color y grado de pungencia son rasgos relacionados con la domesticación (Long-Solís, 1998; Pickersgill, 2016; Hernández-Verdugo, 2018). El gradiente de domesticación dentro del complejo *C. annuum* silvestre-cultivado incluye

variedades bajo domesticación incipiente (chile *maax*, Capítulo II) hasta variedades completamente domesticadas que se encuentran en ambientes agrícolas, representadas por chiles de frutos con distintas formas (e.g. chile serrano, ancho y pimiento morrón) (Pickersgill, 2016); en ambientes espacial y temporalmente variables, un genotipo plástico sería más ventajoso que uno canalizado (Matesanz *et al.*, 2010). Esto permite utilizar el complejo *C. annuum* silvestre-cultivado como modelo para evaluar si la plasticidad fenotípica se modifica con la domesticación.

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica en el chile mexicano *C. annuum* (Solanaceae). En particular, se evaluó el efecto de niveles de luz sobre variedades silvestres y domesticadas de chile. Se esperó que las plantas silvestres tengan mayor plasticidad hacia la variación en la luz.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Capsicum annuum var. *glabriusculum* se describe en el Capítulo I.

C. annuum var. *annuum* ha pasado por varios procesos de domesticación en México y posee una amplia variedad de formas cultivadas distribuidas alrededor del mundo (Pickersgill, 2016). Las plantas de estos chiles son arbustivas perennes, miden entre uno y dos metros de altura; sus flores son estrelladas, de colores que van de blanco a crema. Los frutos son de distintos colores y según la etapa de crecimiento van de verde a amarillo, naranja y rojo; son de tamaño y niveles de pungencia variados (Long-Solís 1998; Moscone *et al.*, 2007; Mongkolporn y Taylor, 2011).

Entre la diversidad de variedades cultivadas de chile, se utilizaron las variedades conocidas como chile güero, serrano y yahualica. El chile güero, también llamado chile

tusta, es originario de Oaxaca y en esta región se produce bajo condiciones de temporal con tecnologías tradicionales. Sus frutos son de forma cónica con una longitud promedio de 2.8 cm y su base de 1.6 cm de diámetro. El color del fruto varía de verde, crema, anaranjado a rojo intenso cuando alcanza su estado de madurez y se comercializa independientemente de su color (Aguilar-Rincón *et al.*, 2010). El chile serrano o chile verde es uno de los chiles más importantes en México y se originó posiblemente en las Sierras del norte de Puebla e Hidalgo. Sus frutos presentan forma triangular y varían en tamaño, desde los 2 cm hasta más de 8 cm de longitud. La mayoría de la producción actual proviene de variedades mejoradas (Aguilar-Rincón *et al.*, 2010). El chile yahualica es una variedad de chile de árbol con frutos de forma alargada de 6-16.5 cm de largo. Esta variedad es endémica de la región de los Altos de Jalisco y posee denominación de origen por sus características organolépticas y su producción artesanal, la cual consiste en realizar todas las labores de producción de forma manual, desde la selección de las semillas en campo hasta la cosecha y empaque de los frutos (Aguilar-Rincón *et al.*, 2010; Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, 2020).

Material vegetal

Las semillas de *C. annuum* var. *annuum* güero y serrano se adquirieron de la marca comercial Vita Rancho los Molinos, S.A de C.V. Las semillas de *C. annuum* var. *annuum* Yahualica se obtuvieron de colecta de frutos realizada en 2018 (Col. Ingeniero Javier Gutiérrez). La producción de estas variedades es en cultivo abierto, con polinización abierta y riego *ad libitum* (Bello-Bedoy, com. pers.). Las semillas de chile *C. annuum* var. *glabriusculum* se obtuvieron de colecta de frutos realizada en San Pedro de la Cueva, Sonora (2017, colectó E. Yépez), de colecta de frutos realizada en Veracruz,

proporcionadas por Bello-Bedoy) y semillas procedentes de frutos colectados en San Bernardo, Yucatán, dentro de huertos familiares (2022, colectó V. Solís-Montero).

En el mes de mayo 2022 se remojaron en agua 50 semillas por variedad durante 72 horas; el cuarto día se colocaron en ácido giberélico a 500 ppm durante 24 horas. El sustrato para siembra fue suelo estéril turba Berger BM2 (Berger, Saint-Modeste, QB) en macetas de 250ml. Las macetas con las semillas permanecieron en un cuarto bajo condiciones controladas a 24°-26° C. En el mes de junio 2022, las plántulas con la segunda hoja verdadera desarrollada se trasplantaron a macetas individuales, utilizando el mismo sustrato y cubriendo la raíz y tallo hasta el nivel de los cotiledones para homogeneizar las muestras. Todas las plantas fueron fertilizadas semanalmente a partir del trasplante con una solución NPK (19-19-19, 3gr/L) y se les aplicó riego *ad libitum* para evitar estrés hídrico.

Diseño experimental

Para evaluar los efectos de la domesticación sobre la variación fenotípica, se realizó un experimento de variación en la disponibilidad de luz bajo condiciones de invernadero. Se eligieron tres variedades cultivadas (yahualica-YAH, güero-GUE y serrano-SER) y tres poblaciones silvestres (Sonora-SPC, Veracruz-VER y Yucatán-MAX) en el complejo *C. annuum*. Las plantas se colocaron en tres ambientes lumínicos contrastantes, los cuales son relevantes a nivel ecológico (Sultan y Bazzaz, 1993; Pigliucci, 2001; Matesanz y Milla, 2018). El hábitat de procedencia de las muestras de chile *maax* (*C. annuum* var. *glabriusculum*), descrito en los capítulos uno y dos de esta tesis, presenta una radiación fotosintéticamente activa de 565 $\mu\text{m}^2/\text{s}$ en promedio. Por el contrario, las variedades cultivadas generalmente se producen a cielo abierto; sin restricciones de luz. Dado que la variación en la luz es un factor ambiental clave en ambientes agrícolas, los tratamientos experimentales simulaban las características de ambos hábitats y se incluyó un ambiente

que propiciara mayor estrés sobre las plantas por reducción de luz disponible; aunque este no es un ambiente común de cultivo, se estableció para definir un extremo en el gradiente de exposición lumínica.

En el mes de julio 2022 se colocaron las plantas dentro de un invernadero de la Facultad de Ciencias en la Universidad Autónoma de Baja California, en Ensenada, para iniciar el experimento. Se asignaron al azar cinco plantas por cada variedad y por cada ambiente lumínico; se colocaron dentro de 1) una casa de sombra que redujo la luz hasta $565 \mu\text{m}^2/\text{s}$ (reducción lumínica del 35 %, simulando las condiciones lumínicas bajo las que crece el chile *maax* en los huertos familiares yucatecos [tratamiento S]); 2) una casa de sombra que redujo la luz para incrementar el estrés por deficiencia lumínica en ambos grupos de plantas (silvestres y cultivadas) ($160 \mu\text{m}^2/\text{s}$; reducción lumínica del 65 % [tratamiento SS]) y 3) como grupo control, bajo condiciones sin reducción de luz ($1000 \mu\text{m}^2/\text{s}$ [tratamiento C]). El número de plantas utilizadas por variedad fue 15, sumando un total de 90 plantas estudiadas en el experimento.

Rasgos fenotípicos

Los rasgos evaluados fueron aquellos relacionados con la respuesta al déficit de luz: crecimiento (altura y diámetro del tallo), desempeño vegetativo (tasa de crecimiento, número de hojas y área foliar específica) y los relacionados con el éxito reproductivo (producción de frutos).

Crecimiento del tallo (Altura, cm; Diámetro de tallo, mm). Cada siete días, a partir del trasplante hasta la floración, se tomaron las medidas de altura de la planta (cm) desde la base del tallo hasta el ápice. El diámetro del tallo (mm) se midió en la base de la planta, utilizando un vernier digital (Mitutoyo, 0-150 mm) 30 días después del trasplante. La marca de la medición inicial fue la referencia para realizar las mediciones posteriores.

Número de hojas (NH). Se realizaron conteos semanales del número de hojas completas y hojas nuevas en los tallos principal y secundarios de las plantas. Se excluyeron las hojas con senescencia.

Área foliar (AF, cm²). Se midió al finalizar el experimento (79 días) en 10 hojas por planta en cada tratamiento (n = 813 hojas) completamente expandidas sin senescencia. Estas hojas se colectaron al azar, a lo largo del tallo de las plantas; se escanearon y a partir de las imágenes obtenidas, se midieron con el software de análisis foliar WinFOLIA™ (Regent Instruments Inc., 2022).

Área foliar específica (AFE, cm²/g). Se calculó el área foliar específica en 54 hojas completamente desarrolladas. Se eligieron al azar tres hojas por variedad en cada tratamiento (n = 54 hojas) a lo largo del tallo de las plantas. Las hojas se escanearon y analizaron con el software WinFOLIA™ para obtener el área de cada hoja. Posteriormente se pesaron con una balanza analítica y se colocaron en un horno de secado durante 72 horas a 60 °C. Después de retirar las hojas del horno, se pesaron nuevamente para obtener la masa seca. La fórmula para calcular el área foliar específica (cm²/g) fue:

$$AFE = \frac{\text{área de la hoja}}{pf - pi}$$

en donde pf = masa final y pi = masa inicial (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Masa foliar específica (MFE, g/cm²). La masa foliar específica se obtuvo a partir del cálculo del *AFE* (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), mediante:

$$MFE = \frac{1}{AFE}$$

Tasa Relativa de Crecimiento (TRC, cm/día). Se calculó tomando las mediciones de altura (cm) final y altura inicial a los 30 días. Se utilizó la siguiente fórmula:

$$TRC = \frac{Af - Ai}{t2 - t1}$$

en donde: Af = altura final, Ai = altura inicial, t2 = días de la última medición, t1 = primera medición (día uno) (Matesanz y Milla, 2018).

Índice de concentración de clorofila (ICC, $\mu\text{mol}/\text{m}^2$). Se midió utilizando el medidor CCM-200+Chlorophyll Content Meter (Opti Sciences, Hudson, NH, USA). Este determina el ICC por medio de la absorbancia en un área de 0.71 cm^2 a 660 y 940 nm (± 1). Las mediciones se realizaron semanalmente en tres hojas maduras, en el cuadrante inferior derecho de cada hoja. Para tener un valor individual de ICC se calculó el promedio de los valores obtenidos en las tres hojas por planta.

Altura y edad a la floración (Altura a la floración, cm; edad a la floración, días). Para evaluar el efecto del tratamiento de luz limitante sobre la floración, se contaron los días a la floración a partir del trasplante. El día en el que cada planta produjo su primera flor se midió la altura a la primera bifurcación del tallo, donde se produce la flor, con un flexómetro. Como una medida del éxito reproductivo se contó el número de frutos total que produjo cada una de las plantas en los diferentes tratamientos.

Análisis estadístico

Los datos obtenidos para cada rasgo fueron analizados con un ANDEVA de dos vías considerando los efectos variedad y tratamiento y la interacción variedad \times tratamiento como factores fijos. Se realizaron pruebas *post-hoc* Tuckey-Kramer ($\alpha = 0.05$) cuando se detectaron diferencias estadísticas entre variables. Tomando como referencia el trabajo Matesanz y Milla (2018) se consideró: i) un efecto significativo del tratamiento como evidencia de plasticidad en un rasgo; ii) un efecto significativo en la variedad como fuente de variación, sugiere diferencias relativas a las variedades y iii) un efecto significativo en la

interacción variedad \times tratamiento como diferencia en la respuesta de las variedades a los tratamientos. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico IBM SPSS Statistics versión 28.

RESULTADOS

En este experimento sobre las respuestas de chiles silvestres y domesticados a diferentes niveles de luz, se llevaron a cabo comparaciones que abarcaron desde la altura de la planta hasta la producción de frutos. Los resultados revelaron patrones que resaltan la complejidad de las respuestas de las plantas a la variación en la disponibilidad de luz. Las variedades silvestres y cultivadas exhibieron comportamientos diferenciados en términos de rasgos morfológicos, fisiológicos y reproductivos, con grupos identificables que mostraron preferencias específicas por ciertos niveles de luz. Estos resultados ofrecen una visión integral de cómo diferentes variedades de chile se han adaptado durante el proceso de domesticación, respondiendo a variaciones en el ambiente lumínico. La expresión fenotípica fue afectada significativamente por los tratamientos de luz (Tabla 4.1 y 4.2). Los efectos *variedad* y *tratamiento* fueron significativos en la mayoría de las variables medidas (Tabla 4.1 y 4.2).

Efecto de la reducción de luz sobre rasgos morfológicos

Altura (cm). Se encontraron diferencias significativas en la altura entre variedades (Tabla 4.1), de acuerdo con la prueba *post hoc* las diferencias se observan entre el grupo VER, MAAX y GUE y el grupo SPC, SER y YAH. La población de yahualica fue la que alcanzó mayor altura mientras que la población de Veracruz presentó la menor altura, resultando en una diferencia del 54.3 %. Se identificaron diferencias significativas entre tratamientos, siendo el tratamiento C el que difiere de los tratamientos S y SS. Las plantas en el

tratamiento S presentaron la mayor altura, y las plantas del tratamiento C presentaron la menor altura, lo cual indica una diferencia del 23.3 % (Fig. 4.1A).

Tabla 4.1 Resultados de análisis de varianza de dos vías para rasgos morfológicos de *Capsicum annuum* entre variedades creciendo en tres niveles distintos de disponibilidad de luz a los 30 días (altura y ancho de tallo, número de hojas); área foliar, área foliar específica y masa foliar específica a los 79 días (n = 89 plantas)

Rasgos morfológicos	Fuente de variación	GL*	SC	F	P
Altura (cm)	Variedad	5	2276.86	12.92	<0.001
	Tratamiento	2	289.87	4.11	0.02
	Variedad×tratamiento	10	674.28	1.93	0.05
Ancho de tallo (mm)	Variedad	5	22.40	5.03	<0.001
	Tratamiento	2	1.15	0.65	0.52
	Variedad×tratamiento	10	18.31	2.06	0.04
Número de hojas (\bar{X})	Variedad	5	34976.23	15.27	<0.001
	Tratamiento	2	11866.34	12.95	<0.001
	Variedad×tratamiento	10	14578.70	3.18	0.002
Área foliar (cm ²)	Variedad	5	994.65	6.43	<0.001
	Tratamiento	2	2250.49	36.39	<0.001
	Variedad×tratamiento	10	587.20	1.89	0.06
Área foliar específica (cm ² /g)	Variedad	5	11469.40	1.09	0.38
	Tratamiento	2	583092.29	138.47	<0.001
	Variedad×tratamiento	10	32579.04	1.55	0.16
Masa foliar específica (g/cm ²)	Variedad	5	9.360E-6	1.06	0.40
	Tratamiento	2	9.269E-5	26.18	<0.001
	Variedad×tratamiento	10	1.072E-5	0.61	0.79

*Se presenta el valor del numerador

Diámetro de tallo (mm). Se encontraron diferencias significativas en el ancho del tallo entre variedades (Tabla 4.1). El ancho de tallo tomó valores entre 2.5 y 6 cm (Fig. 4.1B); la variedad con mayor ancho de tallo fue SPC y la de menor ancho fue MAAX con una diferencia del 35.6 %. No se encontraron efectos significativos en los tratamientos de luz.

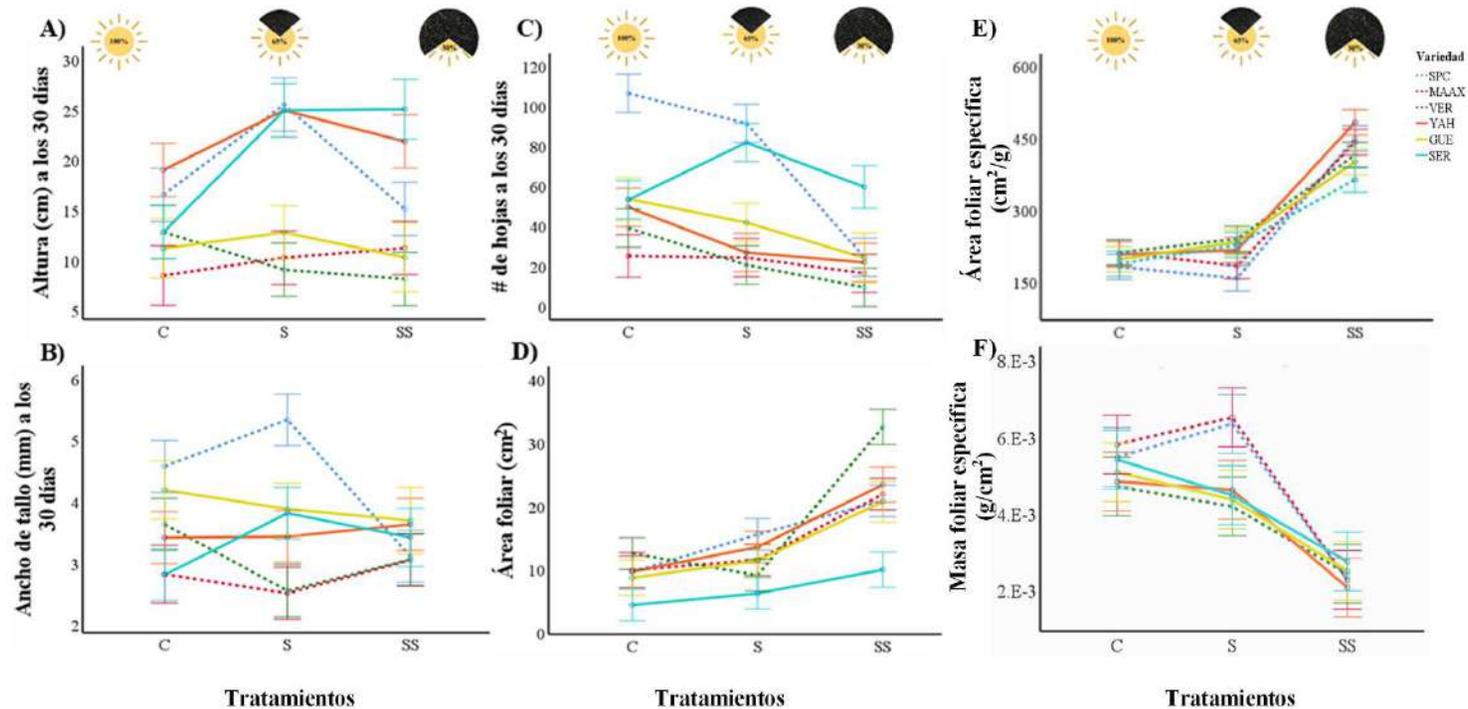


Figura 4.1 Respuestas de rasgos morfológicos (± 1 error estándar) de variedades silvestres (línea punteada) y variedades cultivadas (línea continua) de *Capsicum annuum* creciendo en diferentes ambientes de luz. **A)** Altura promedio (cm), **B)** Ancho de tallo promedio (mm), **C)** Número de hojas promedio, ($n = 89$); **D)** Promedio de área foliar (cm²) a los 79 días, ($n = 813$); **E)** Área foliar específica (cm²/g) a los 79 días, ($n = 54$); **F)** Masa foliar específica (g/cm²) a los 79 días ($n = 54$). C = control, S = tratamiento con una capa de malla sombra y SS = tratamiento con tres capas de malla sombra. Poblaciones silvestres: SPC (San Pedro de la Cueva), MAAX (Yucatán), VER (Veracruz); variedades domesticadas: YAH (chile de árbol), GUE (chile güero) y SER (chile serrano)

Se detectaron efectos significativos en la interacción variedad \times tratamiento en el diámetro del tallo. La respuesta a la luz es dependiente de la variedad y se observaron tres patrones de respuesta: una variedad (VER) respondió con un incremento en el diámetro del tallo al incrementar la luz disponible; un segundo grupo presentó mejor desempeño a nivel intermedio de luz (SPC, YAH, GUE) y el tercer grupo presentó el patrón contario (SER, MAAX) con un mejor desempeño en condiciones de mayor restricción de luz. Sin embargo, no hubo una respuesta consistente dentro de las variedades silvestres y domesticadas.

Número de hojas. En el número de hojas promedio, tanto la variedad como el tratamiento y la interacción variedad \times tratamiento tuvieron efectos significativos (Tabla 4.1). La variedad con mayor número de hojas promedio fue SPC y la variedad con menor número de hojas fue MAAX con una diferencia del 70 % (Fig. 4.1C). El tratamiento con mayor número de hojas producidas fue C y el tratamiento con menor número de hojas fue SS con una reducción del 54.5 %. Se observaron dos patrones de respuesta. Un grupo respondió con mayor número de hojas en promedio al nivel de luz completa (SPC, VER, GUE, YAH), una variedad presentó mayor número de hojas promedio en el nivel intermedio de luz (SER) (Fig. 4.1C). De igual forma, no hubo un patrón de respuesta típico de acuerdo con el grado de domesticación de las variedades.

Área foliar (AF, cm²). Las plantas presentaron una variación elevada en AF. Se encontraron diferencias significativas en el efecto de la variedad y entre tratamientos (Tabla 4.1). 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 del 59.1 % (Fig. 4.1D). El área foliar fue mayor en plantas creciendo bajo el tratamiento SS y menor en plantas bajo el tratamiento C,

con una diferencia de 55.8 %. No se encontraron diferencias significativas en la interacción variedad \times tratamiento.

Área foliar específica (AFE, cm²/g). El efecto de las variedades sobre el *AFE* no fue significativo. Se encontraron diferencias significativas en el efecto de los tratamientos de luz; el efecto de la interacción variedad \times tratamiento no fue significativo (Tabla 4.1). El área foliar específica fue mayor en plantas creciendo bajo el tratamiento SS y menor en plantas creciendo bajo el tratamiento C con una diferencia del 52.8 % (Fig. 4.1E).

Masa foliar específica (MFE, g/cm²). La reducción de luz tuvo un efecto significativo sobre la *MFE* (Tabla 4.1). Las hojas en el tratamiento C tuvieron la masa foliar específica más elevada en comparación con las hojas de plantas en el tratamiento SS (55.8 %), aunque los valores no fueron significativamente diferentes entre la masa foliar de las hojas en los tratamientos C y S. No se encontraron diferencias significativas entre variedades, ni en la interacción variedad \times tratamiento (Fig. 4.1F).

Efecto de la reducción de luz sobre rasgos fisiológicos

Tasa relativa de crecimiento (TRC, cm/día). Se encontraron diferencias significativas en la tasa relativa de crecimiento a los 30 días entre variedades, entre tratamientos y en la interacción variedad \times tratamiento (Tabla 4.2). La variedad con mayor TRC fue SPC y la variedad con menor TRC fue VER con un 68 %. Las plantas silvestres (excepto la variedad SPC) y las variedades cultivadas bajo el nivel intermedio de sombra (S) tuvieron la TRC más elevada en comparación con las plantas en los otros tratamientos. Las plantas con menor TRC fueron las del tratamiento C con una diferencia del 28 % con respecto al tratamiento S (Fig. 4.2A).

Tabla 4.2 Resultado de análisis de varianza de dos vías para rasgos fisiológicos de *Capsicum annuum* entre variedades creciendo bajo tres niveles diferentes de disponibilidad de luz. La tasa relativa de crecimiento desde el comienzo de su tratamiento, excepto clorofila a los 40 días. Para tasa relativa de crecimiento (n = 85); para clorofila (n = 251)

Rasgos fisiológicos	Fuente de variación	GL*	SC	F	P
Tasa relativa de crecimiento 30 días	Variedad	5	9.94	10.28	<0.001
	Tratamiento	2	1.74	4.49	0.01
	Variedad×tratamiento	10	3.72	1.93	0.05
Índice de contenido de clorofila	Variedad	5	6422.54	20.57	<0.001
	Tratamiento	2	1341.96	10.75	<0.001
	Variedad×tratamiento	10	2207.95	5.54	<0.001

*Se presenta el valor del numerador

Índice de contenido de clorofila (ICC, $\mu\text{mol}/\text{m}^2$). Los efectos de la variedad fueron significativos en los valores del *ICC* (Tabla 4.2). La variedad con mayor *ICC* fue GUE y la de menor fue VER con una diferencia de 71.2 % con respecto al primero. Se encontraron diferencias significativas en el efecto del tratamiento de luz. Las plantas bajo el tratamiento S tuvieron el mayor *ICC* y las del tratamiento SS las de menor *ICC* con un 30.5 % de diferencia. Se encontró un efecto significativo de la interacción variedad \times tratamiento (Tabla 4.2). Todas las variedades tuvieron una respuesta discreta hacia los cambios de luz, con un ligero pico en el tratamiento SS (Fig. 4.2B). La variedad GUE fue la excepción a este patrón; esta variedad tuvo mayor clorofila en el tratamiento control, disminuyó en el tratamiento de sombra moderada y tuvo un descenso marcado en el tratamiento SS. Sin embargo, no se observó un patrón general entre variedades silvestres y entre las domesticadas.

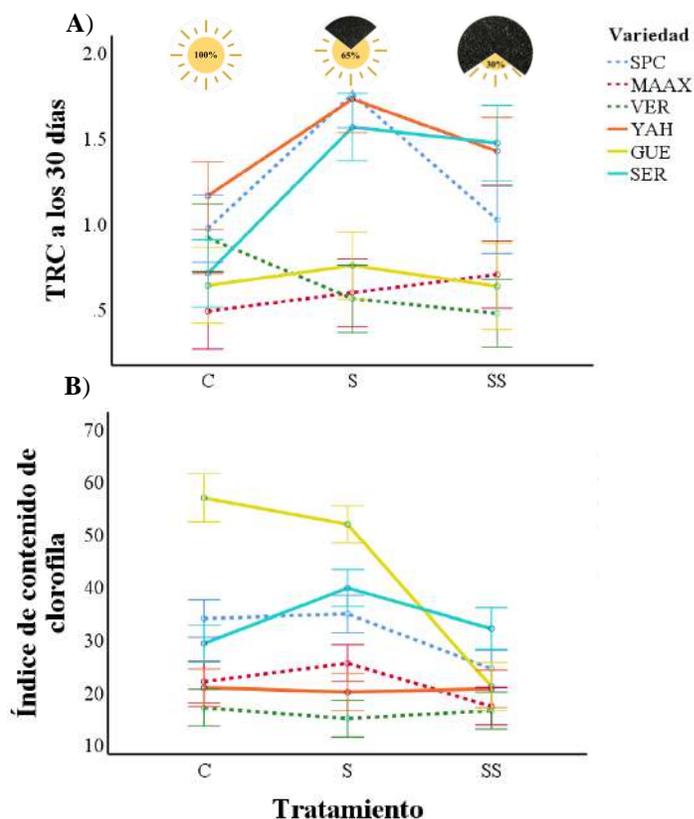


Figura 4.2 Respuestas de rasgos fisiológicos (± 1 error estándar) de variedades silvestres (línea punteada) y variedades cultivadas (línea continua) de *C. annuum* creciendo en diferentes ambientes de luz. **A)** Tasa relativa de crecimiento promedio a los 30 días, ($n = 89$); **B)** Índice de contenido de clorofila a los 40 días creciendo en diferentes ambientes de luz, ($n = 251$). 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 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

Efecto de la reducción de la luz sobre rasgos reproductivos

Edad a la floración (Días). Se encontraron diferencias significativas sobre el promedio de días a la floración entre las variedades (Tabla 4.3). El mayor número de días promedio a la floración se observó en la variedad MAAX y la variedad con menor número de días fue GUE con una diferencia del 61.1 % (Fig. 4.3A). Entre tratamientos, se encontraron diferencias significativas. El tratamiento con mayor número de días para llegar a la

floración fue SS y el tratamiento con menor número de días fue C, con una diferencia de 20.1 % aunque no se obtuvieron diferencias significativas entre el tratamiento C y S (Tabla 4.3). Se encontró un efecto significativo en la interacción variedad \times tratamiento. Se observaron tres grupos en función de las respuestas de las plantas. Las plantas de las variedades silvestres MAAX y VER y la variedad YAH presentaron un aumento en el tiempo de floración a medida que incrementó el nivel de sombra (Fig. 4.3A). El segundo grupo (SPC y GUE) presentó floración primero en el nivel de sombra intermedio (S), posteriormente las plantas del tratamiento C iniciaron floración y finalmente las plantas en el nivel con menor cantidad de luz (SS). Las plantas de la variedad SER iniciaron rápidamente la floración en el tratamiento de mayor reducción de luz (SS), después en el nivel intermedio (S) y tardaron un mayor número de días en alcanzar la floración bajo el tratamiento control (Fig. 4.3A).

Tabla 4.3 Resultado de análisis de varianza de dos vías para rasgos reproductivos de *Capsicum annuum* entre variedades creciendo bajo tres niveles diferentes de disponibilidad de luz al finalizar el experimento (79 días). Para altura y número de días a la floración (n = 85); para número de frutos (n = 53)

Rasgo reproductivo	Fuente de variación	GL*	SC	F	P
Días a la floración	Variedad	5	19104.45	33.7	<0.001
	Tratamiento	2	1464.85	6.46	0.003
	Variedad \times tratamiento	10	2859.93	2.52	0.01
Altura a la floración	Variedad	5	8868.70	17.26	<0.001
	Tratamiento	2	1318.93	6.41	0.003
	Variedad \times tratamiento	10	1695.83	1.65	0.11
Frutos	Variedad	5	57380.92	9.59	<0.001
	Tratamiento	2	43275.79	18.08	<0.001
	Variedad \times tratamiento	10	31018.53	2.59	0.01

*Se presenta el valor del numerador

Altura a la floración. Al incrementar el nivel de sombra en las plantas, se registró un incremento en la altura alcanzada hasta iniciar la floración. Se encontraron diferencias significativas entre las variedades (Tabla 4.3), la variedad con mayor altura a la floración fue YAH y la de menor altura fue GUE con una diferencia del 83.8 %. Entre tratamientos se encontraron diferencias significativas con mayor altura a la floración registrada para el tratamiento SS y menor altura para el tratamiento C con una diferencia del 94 % (Fig. 4.3B).

Número de frutos. La tendencia general fue una producción de frutos promedio reducida en el tratamiento con reducción de luz SS en comparación con la producción de frutos registrada para las variedades de Chile en los tratamientos C y S (Tabla 4.3). El tratamiento con mayor producción de frutos fue C y el de menor producción fue SS, con una diferencia del 89 % (Fig. 4.3C). A nivel de variedad, se encontraron diferencias significativas (Tabla 4.3). La variedad con mayor producción de frutos promedio fue la variedad SER y la de menor producción fue MAAX con una diferencia del 98 %. También se encontró un efecto significativo de la interacción variedad \times tratamiento. Se encontraron tres grupos de respuesta. Las variedades GUE y VER presentaron la misma dirección en la respuesta, con una reducción drástica en el número de frutos al disminuir la cantidad de luz en el tratamiento con mayor reducción de luz (SS) aunque en diferentes magnitudes. El grupo formado por SER, SPC y YAH mostró una producción similar de frutos en los tratamientos C y S y en el tratamiento SS presentaron una reducción drástica en el número de frutos producidos. Por último, la variedad MAAX presentó canalización de la respuesta (Fig. 4.3C).

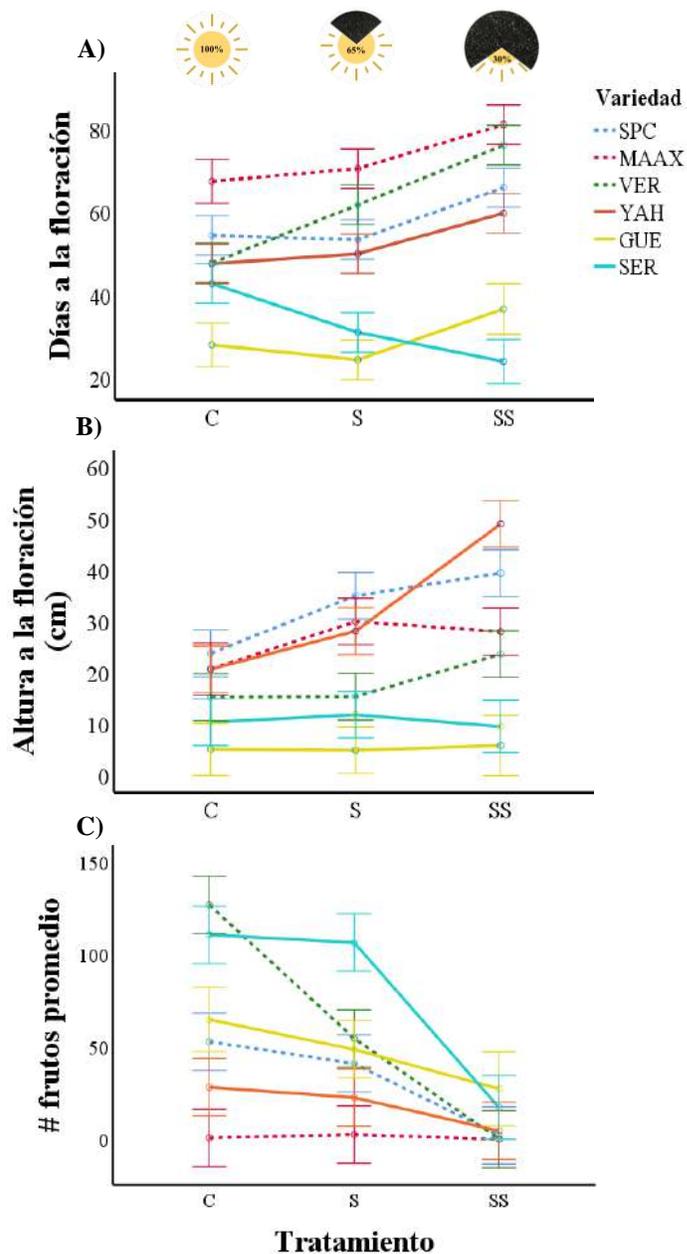


Figura 4.3 Respuestas de rasgos reproductivos (± 1 error estándar) de variedades silvestres (línea punteada) y variedades cultivadas (línea continua) de *C. annuum* creciendo en diferentes ambientes de luz. **A)** Número de días promedio a la floración; **B)** Altura promedio a la floración; **C)** Número de frutos promedio; todas las variables observadas hasta los 79 días del experimento ($n = 83$). 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 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

DISCUSIÓN

Al evaluar el efecto de la limitación de luz sobre rasgos morfológicos y de crecimiento en el complejo *C. annuum* se encontraron respuestas plásticas tanto en las variedades silvestres como en las domesticadas. Aunque existieron diferencias entre las variedades en términos de los rasgos evaluados y en la magnitud de la plasticidad, no se observó un efecto claro de la domesticación sobre la plasticidad entre los chiles silvestres (variedad silvestre *C. annuum* var. *glabriusculum* de San Pedro de la Cueva, Yucatán y Veracruz) y sus variedades cultivadas (güero, serrano y yahualica). Los resultados sugieren cambios en la plasticidad fenotípica durante la domesticación en rasgos bajo selección indirecta, como los rasgos vegetativos y fisiológicos (e.g. altura, *AF*, *ICC*; Matesanz y Milla, 2018). Las variedades de chile respondieron de manera distinta en cada rasgo evaluado; aunque las variedades cultivadas y sus parientes silvestres crecieron bajo condiciones óptimas (exposición completa a la luz solar para las variedades cultivadas y sombra para sus parientes silvestres), todas respondieron con adecuaciones hacia el nivel extremo de reducción de luz, lo que sugiere presencia de plasticidad fenotípica en todas las variedades de chile. Las plantas de chile *maax* originarias del sitio de estudio (Capítulo I) que se encontraban bajo manejo incipiente no selectivo (Capítulo II) mantienen su capacidad de respuestas plásticas ante condiciones cambiantes, probablemente porque el manejo incipiente que reciben en los huertos familiares tampoco ha disminuido su capacidad de respuesta ante el entorno heterogéneo de estos hábitats.

Durante el proceso de domesticación, uno de los objetivos es obtener plantas con uniformidad fenotípica, pues el mercado requiere mantener estándares estrechos en los alimentos de consumo humano (Makumburage y Stapleton, 2011; Matesanz y Milla, 2018). Este estudio evaluó si diferentes niveles de estrés lumínico influyeron en las respuestas de

plantas silvestres y domesticadas. Se encontró que la domesticación no ha resultado en una pérdida generalizada de plasticidad fenotípica frente a la reducción de luz en el complejo *C. annuum*. Estos resultados concuerdan con estudios previos que indican que diferentes cultivos mantienen cierta plasticidad (Ménard *et al.*, 2013; Matesanz y Milla, 2018); aunque relativo a sus parientes silvestres haya cierta reducción (Munguía-Rosas, 2021). Los rasgos evaluados en este trabajo no están bajo selección directa durante el proceso de domesticación, como sucede con los frutos, por lo que es probable que la presión de selección humana haya actuado de manera limitada sobre los rasgos vegetativos. Esto podría resultar en la presencia de variabilidad genética, incluyendo genes neutros, que no han experimentado una presión de selección intensa durante el proceso de domesticación. Por consiguiente, al no estar directamente vinculados con los rasgos seleccionados, aquellos que están bajo selección inconsciente podrían mantener cierta plasticidad fenotípica (Ross-Ibarra *et al.*, 2007).

Efecto de la reducción de luz sobre rasgos morfológicos

En la expresión de los rasgos morfológicos, se encontró que la dirección de la respuesta plástica en las variedades silvestres y domesticadas de Chile es similar, expresando una altura mayor en el tratamiento intermedio de reducción de luz. El incremento en el tamaño de las hojas como respuesta a la reducción de luz concuerda con la tendencia encontrada por Poorter *et al.* (2019). Estos autores documentaron un incremento del área foliar y el largo de los internodos en plantas que crecen bajo sombra. En plantas de *C. annuum* var. *glabriusculum* creciendo con reducción de luz, la respuesta fue similar; estas plantas produjeron hojas de mayor tamaño y en menor cantidad en comparación con las expuestas a ambientes con mayor nivel de luz (Jiménez-Leyva *et al.*, 2022). Esta tendencia se relaciona con el síndrome de evitación de la sombra, donde las plantas priorizan el crecimiento en

altura bajo condiciones de luz limitada (Griffith y Sultan, 2005). Además, es relevante considerar que la domesticación y la disponibilidad de luz influyen en el fenotipo de las plantas (Munguía-Rosas, 2021; Serrano-Mejía *et al.*, 2022). Los resultados sugieren que estos rasgos no han experimentado modificaciones completas durante el proceso de domesticación, lo que añade una perspectiva interesante a la comprensión sobre cómo las interacciones entre las plantas y su entorno evolucionan bajo contextos de domesticación.

Efecto de la reducción de luz sobre rasgos fisiológicos

En este estudio se observó que tanto las variedades silvestres como las cultivadas presentaron mayor *TRC* bajo condiciones de sombra intermedia en comparación con otras condiciones lumínicas. Este hallazgo es consistente con estudios anteriores que han demostrado que un aumento en la *TRC* está asociado con una mayor inversión de energía en el crecimiento de las plantas, lo que, a su vez, puede limitar la energía disponible para la producción de hojas (Poorter *et al.*, 2019). Sin embargo, la variación encontrada en el presente estudio es comparativamente mayor entre las variedades domesticadas, particularmente en el chile güero. La excepción en una variedad de plantas cultivadas enfatiza la complejidad de las respuestas individuales ante la variación lumínica, lo cual podría atribuirse a factores específicos de la variedad o a interacciones más complejas entre la domesticación y las condiciones ambientales. Estos resultados resaltan la necesidad de considerar la variabilidad intraespecífica al abordar el proceso de domesticación de plantas y la importancia de realizar investigaciones adicionales para comprender con mayor profundidad los mecanismos subyacentes en estas respuestas fenotípicas divergentes (e.g. mecanismos genéticos, otras fuentes de variación como la humedad, altitud y/o temperatura; Pigliucci, 2005; Ross-Ibarra *et al.*, 2007; Hauvermale y Sanad, 2020; Park *et al.*, 2021; McCoy *et al.*, 2022).

Otro de los rasgos sobre el que influye directamente el estrés lumínico es la concentración de clorofila en las hojas. El *ICC* disminuyó en los tratamientos de reducción de luz, sin embargo, el nivel intermedio de luz favoreció ligeramente el contenido de clorofila. Esta tendencia se observó en todas las variedades excepto en la variedad cultivada de chile güero. Los resultados concuerdan con lo reportado por Cisneros-Silva *et al.* (2017), quien reporta una reducción del *ICC* en plantas bajo sombra. En general, la dirección de la respuesta plástica fue similar para las variedades silvestres y cultivadas.

Efecto de la reducción de luz sobre rasgos reproductivos

Las plantas de las variedades que crecieron bajo el tratamiento con mayor reducción de luz no se reprodujeron o les tomó cerca del doble de tiempo para iniciar la floración, producir flores y producir frutos. Con excepción de la variedad serrano, las demás variedades de chile respondieron al nivel de mayor reducción de luz con retraso en la producción de flores y menor producción de frutos, comparados con las plantas de los otros tratamientos. Una respuesta esperada de las plantas que crecen en ambientes de luz limitantes es el incremento en el área foliar y en el tallo de la planta, para incrementar la captación de luz (Kilkenny y Galloway, 2008); esto puede causar una disyuntiva en la inversión energética que no permite alcanzar la reproducción, abortar flores o afectar negativamente la producción de frutos. La reducción en la reproducción asociada con un incremento en área foliar concuerda con Cisneros-Silva *et al.* (2017) quien encontró que plantas bajo estrés lumínico de *Datura stramonium* L. (Solanaceae) incrementaron su área foliar, pero la edad a la reproducción y el número de semillas fueron afectados, sugiriendo que una disyuntiva de asignación de recursos entre crecimiento y reproducción limitó la respuesta plástica a la reducción de luz. En este estudio se observó algo similar, pero se obtuvo mayor cantidad de frutos en las variedades cultivadas en todos los tratamientos, sugiriendo que la

domesticación posiblemente ha favorecido la producción de frutos aún en ambientes estresantes.

Con los cambios que atraviesan los huertos familiares, los espacios sombreados se van reduciendo, por lo que las plantas asociadas a estos sitios se verán expuestas cada vez más a la radiación en espacios abiertos. En este sentido, la plasticidad fenotípica es un rasgo que permite a las plantas de Chile *maax* la capacidad de responder a los cambios en el huerto en cuanto a las variaciones de PAR.

CONCLUSIONES

Los resultados sugieren que la exposición a la luz solar completa, intermedia y baja pueden ocasionar modificaciones significativas en la tasa de crecimiento, capacidad de reproducción y rasgos de aclimatación de las plantas de Chile estudiadas. No se encontró un patrón de plasticidad generalizable en el complejo *C. annuum*, lo cual subraya la complejidad de las respuestas de estas variedades de Chile a diferentes niveles de sombra. Además, es esencial considerar la complejidad de los sistemas biológicos y reconocer que otros factores pudieron estar contribuyendo a las respuestas observadas (e.g. temperatura, humedad, ubicación geográfica). Se sugiere realizar estudios a nivel genómico y transcriptómico para examinar la expresión génica en diferentes contextos ambientales y comparar la respuesta entre el complejo silvestre-cultivado.

Este estudio resalta la importancia de la plasticidad fenotípica en diferentes rasgos de la planta, la cual responde a factores ambientales estresantes bajo el contexto actual del incremento en la temperatura por el cambio climático global y la deforestación del hábitat de los chiles silvestres.

REFERENCIAS

- Aguilar-MeléndeZ, A., Morrell, P., Roose, M. y Kim, S. (2009). Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chilis (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany*, 96: 1190-1202. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800155>
- Aguilar-Rincón, V., Corona-Torres, T., López-López, P., Latournerie-Moreno, L., Ramírez-Meraz, M., Villalón-Mendoza, H. y Aguilar-Castillo, J. (2010). *Los chiles de México y su distribución*. SINAREFI, Colegio de Postgraduados, INIFAP, IT-Conkal, UANL, UAN. Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- Bachmann, D., Roscher, C. y Buchmann, N. (2018). How do leaf trait values change spatially and temporally with light availability in a grassland diversity experiment? *Oikos*, 127: 935-948. <https://doi.org/10.1111/oik.04533>
- Bradshaw, A. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115-155. [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60048-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60048-6)
- Cisneros-Silva, A., Castillo, G., Chávez-Pesqueira, M., Bello-Bedoy R., Camargo, I. y Núñez-Farfán, J. (2017). Light limitation reduces tolerance to leaf damage in *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research*, 18: 351-362.
- Conner, A., Glare, T. y Nap, J. (2003). The release of genetically modified crops into the environment. Part II. Overview of ecological risk assessment. *The Plant Journal*, 33: 19-46. <https://doi.org/10.1046/j.0960-7412.2002.001607.x>
- Diouf, I., Derivot, L., Koussevitzky, S., Carretero, Y., Bitton, F., Moreau, L. y Causse, M. (2020). Genetic basis of phenotypic plasticity and genotype x environment interactions in a multi-parental tomato population. *Journal of Experimental Botany*, 71: 5365-5376. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa265>

- Futuyma, D. (2017). Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus*, 7: 20160145. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2016.0145>
- Gaba, V. y Black, M. (1985). Photocontrol of hypocotyl elongation in light-grown *Cucumis sativus* L. The end-of-day response to phytochrome. *Planta*, 164: 264-271. <https://doi.org/10.1007/BF00396091>
- Griffith, T. y Sultan, S. (2005). Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*, 166: 141-148. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01277.x>
- Harlan, J. (1992). *Crops & man* (2nd ed.). American Society of Agronomy, Inc.; Crop Science Society of America, Inc. Madison, USA.
- Hauvermale, A. y Sanad, M. (2020). Phenological plasticity of wild and cultivated plants. En: M. Oliveira (Ed.), *Plant communities and their environment* (pp. 1-21). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.85070>
- Hernández-Verdugo, S. (2018). *El chile silvestre. Ecología, evolución y genética*. Editorial del Colegio de Posgraduados, Universidad Autónoma de Sinaloa.
- Hernández-Verdugo, S., González-Sánchez, R., Porras, F., Parra-Terraza, S., Valdez-Ortiz, A., Pacheco-Olvera, A. y López-España, R. (2015). Plasticidad fenotípica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en respuesta a disponibilidad de luz. *Botanical Sciences*, 93: 231-240. <https://doi.org/10.17129/botsci.237>
- Hernández-Verdugo, S., López-España, R., Porras, F., Parra-Terraza, S., Villarreal-Romero, M. y Osuna-Enciso, T. (2010). Variación en la germinación entre poblaciones y plantas de chile silvestre. *Agrociencia*, 44: 667-677.

IBM Corp. (Released 2021). *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 28.0*. Armonk, NY:

IBM Corp.

Jiménez-Leyva, A., Gutiérrez, A., Ojeda-Contreras, A., Vargas, G., Esqueda, M. y Orozco-

Avitia, JA. (2022). Seasonal phenology, shade reliance and ecophysiology of wild *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* in Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments*, 201: 104736. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104736>

Kilkenny, F. y Galloway, L. (2008). Reproductive success in varying light environments:

direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia*, 155: 247-255. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0903-z>

Kraft, K., Brown, C., Nabhan, G., Luedeling, E., Luna-Ruiz, J., Coppens, G., Hijmans, R. y

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: 6165-6170. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>

Kraft, K., Luna-Ruiz, J. y Gepts, P. (2013). A new collection of wild populations of

Capsicum in Mexico and the southern United States. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60: 225-232. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9827-5>

Long-Solís, J. (1998). *Capsicum y cultura: la historia del chilli*. Fondo de Cultura

Económica, México.

Makumburage, B. y Stapleton, A. (2011). Phenotype uniformity in combined-stress

environments has a different genetic architecture than in single-stress treatments. *Frontiers in Plant Science*, 12: 1-8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00012>

Mares-Quñones, M. y Valiente-Banuet, J. (2019). Horticultural aspects of the cultivated

production of piquin peppers (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) -A review. *HortScience*, 54: 70-75. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13451-18>

- Matesanz, S., Gianoli, E. y Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206: 35-55. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x>
- Matesanz, S. y Milla, R. (2018). Differential plasticity to water and nutrients between crops and their wild progenitors. *Environmental and Experimental Botany*, 145: 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.014>
- McCoy, J., McHale, L., Kantar, M., Jardón-Barbolla, L. y Mercer, K. (2022). Environment of origin and domestication affect morphological, physiological, and agronomic response to water deficit in chile pepper (*Capsicum* sp.). *PLoS ONE*, 17: e0260684. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260684>
- Ménard, L., McKey, D., Mühlen, G., Clair, B. y Rowe, N. (2013). The evolutionary fate of phenotypic plasticity and functional traits under domestication in manioc: changes in stem biomechanics and the appearance of stem brittleness. *PLoS ONE*, 8: e74727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074727>
- Meyer, R., DuVal, A. y Jensen, H. (2012). Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 196: 29-48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04253.x>
- Milla, R., Osborne, C., Turcotte, M. y Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution*, 30: 463-469. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.006>
- Mongkolporn, O. y Taylor, P. (2011). Capsicum. En: C. Kole (Ed.), *Wild crop relatives: genomic and breeding resources* (pp. 43-57). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Moscone, E., Scaldaferrò, M., Grabièole, M., Cecchini, N., Sánchez-García, Y., Jarret, R., Daviña, J., Ducasse, D., Barboza, G. y Ehrendorfer, F. (2007). The evolution of

- chili peppers (*Capsicum-Solanaceae*): a cytogenetic perspective. *VI International Solanaceae Conference: Genomics Meets Biodiversity* (pp. 137-170).
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.745.5>
- Munguía-Rosas, M. (2021). Domestication reduces phenotypic plasticity in chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I.M. Johnst). *Botanical Sciences*, 100: 93-106.
<https://doi.org/10.17129/botsci.2879>
- Nicotra, A., Atkin, O., Bonser, S., Davidson, A., Finnegan, E., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M., Richards, C., Valladares, F. y van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15: 684-692.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Paran, I. y van der Knaap, E. (2007). Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. *Journal of Experimental Botany*, 58: 3841-3852. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm257>
- Park, S., Kumar, P., Shi, A. y Mou, B. (2021). Population genetics and genome-wide association studies provide insights into the influence of selective breeding on genetic variation in lettuce. *The Plant Genome*, 14: e20086.
<https://doi.org/10.1002/tpg2.20086>
- Pastenes, C., Santa-María, E., Infante, R. y Franck, N. (2003). Domestication of the Chilean guava (*Ugni molinae* Turcz.), a forest understorey shrub, must consider light intensity. *Scientia Horticulture*, 98: 71-84. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(02\)00224-8](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(02)00224-8)
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich, D., Urcelay, C., Veneklaas, E., Reich, P., Poorter, L., Wright, I., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J., de Vos, A., ... y

- Cornelissen, J. (2013). New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234.
<https://doi.org/10.1071/BT12225> CO
- Pickersgill, B. (2013). Some current topics in plant domestication: an overview with particular reference to Amazonia. *Tipiti: Journal of the Society for the Anthropology of Lowland South America*, 11: 16-29.
<https://digitalcommons.trinity.edu/tipiti/vol11/iss2/3>
- Pickersgill, B. (2016). Chile peppers (*Capsicum* spp.). En: R. Lira *et al.* (Eds.), *Ethnobotany of Mexico. Interactions of people and plants in Mesoamerica* (pp. 417-437). Springer Science+Business Media New York.
- Pigliucci, M. (2001). Phenotypic plasticity. En: C. Fox *et al.* (Eds.), *Evolutionary Ecology: concepts and case studies* (pp. 58-69). Oxford University Press, Inc.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780195131543.003.0009>
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *TRENDS in Ecology and Evolution*, 29: 481-486.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Piperno, D., Holst, I., Winter, K. y McMillan, O. (2015). Teosinte before domestication: experimental study of growth and phenotypic variability in Late Pleistocene and early Holocene environments. *Quaternary International*, 30: 65-77.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.12.049>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S. y Pons, T. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223: 1073-1105.
<https://doi.org/10.1111/nph.15754>

- Regent Instruments Inc. (2022). WinFOLIA™. Leaf area and morphology. [Analysis software]. Canada.
- Rindos, D. (1984). *The origins of agriculture: and evolutionary perspective*. Academic Press, New York.
- Ross-Ibarra, J., Morrel, P. y Gaut, B. (2007). Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 8641-8648. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700643104>
- Schlichting, C. y Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic evolution. A reaction norm perspective*. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. (2020). Chile yahualica, puro sabor y tradición. <https://www.gob.mx/agricultura/articulos/chile-yahualica-puro-sabor-y-tradicion>
- Serrano-Mejía, C., Bello-Bedoy, R., Arteaga, M. y Castillo, G. (2022). Does domestication affect structural and functional leaf epidermal traits? A comparison between wild and cultivated Mexican chili peppers (*Capsicum annuum*). *Plants*, 11: 3062. <https://doi.org/10.3390/plants11223062>
- Spengler, R. (2020). Anthropogenic seed dispersal: rethinking the origins of plant domestication. *Trends in Plant Science*, 1922: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.01.005>
- Spengler, R. (2022). Insularity and early domestication: anthropogenic ecosystems as habitat islands. *Oikos*, 12: e09549. <https://doi.org/10.1111/oik.09549>
- Sultan, S. (1987). Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. En: M. Hecht *et al.* (Eds.), *Evolutionary Biology* (pp. 127-178). Springer, Boston. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2_7

- Sultan, S. y Bazzaz, F. (1993). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, 47: 1009–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02132.x>
- Turcotte, M., Araki, H., Karp, D., Poveda, K. y Whitehead, S. (2017). The eco-evolutionary impacts of domestication and agricultural practices on wild species. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 372: 20160033. 1-9. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0033>
- Valladares, F., Gianoli, E. y Gómez, J. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749-763. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x>
- Wang, M., Li, H., Liu, C., Dong, B., y Yu, F. (2022). Adaptive plasticity in response to light and nutrient availability in the clonal plant *Duchesnea indica*. *Journal of Plant Ecology*, 15: 795–807. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab116>

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

El manejo humano de los recursos vegetales puede, en muchos casos, propiciar un cambio progresivo de interés para nuestra especie si se realiza de forma selectiva (Casas *et al.*, 2015; Spengler, 2020). Eventualmente, este manejo puede dar pie al proceso de domesticación (Clement, 1999; Meyer y Purugganan, 2013), el cual ha estado ocurriendo desde los albores de la agricultura y en diversas regiones del mundo, entre las que destacan los centros de domesticación (Vavilov, 1951; Harlan, 1992). Estas regiones se caracterizan por su riqueza y diversidad biocultural, ya que en ellas es común encontrar cultivos en coexistencia con sus parientes silvestres. Además, con frecuencia, los pueblos originarios que domesticaron estos cultivos continúan interactuando con ellos y sus parientes silvestres (Boege, 2008). Estos agroecosistemas son sumamente valiosos para entender el proceso de domesticación ya que cuentan con el binomio planta silvestre-cultivada y las prácticas culturales de manejo —frecuentemente muy conservadas entre los pueblos originarios—, permitiendo un acercamiento preciso para reconstruir el proceso de la domesticación de cultivos desde la perspectiva de los descendientes de los domesticadores. Bajo estas condiciones se encuentra el sistema de estudio que se presentó en esta tesis: el chile *maax*.

El proceso de domesticación influye en la planta de interés y puede generar efectos que la trascienden, a nivel funcional, ecológico y posiblemente alimenticio para los humanos y otros seres vivos (Milla *et al.*, 2015; Turcotte *et al.*, 2017). Por ejemplo, estos efectos se pueden reflejar en características notables, como el gigantismo de los órganos utilizados en plantas cultivadas (en frutos, hojas o semillas). Estos rasgos probablemente fueron seleccionados por su mayor contenido de nutrientes y/o un menor contenido de metabolitos

que limitan su digestibilidad. No obstante, esta selección conlleva consecuencias, manifestándose algunas veces en mayores tasas de herbivoría y una mayor incidencia de patógenos (Whitehead *et al.*, 2017). Es crucial destacar que estos cambios son biológicos y tienen dimensiones sociales. La función original de los metabolitos en plantas silvestres, como la defensa, se ve transformada culturalmente en el contexto de la domesticación (Whitehead *et al.*, 2017). Con esta perspectiva integral se busca proporcionar un marco de referencia para comprender las consecuencias de la domesticación. En este contexto, la tesis tuvo como objetivo general describir las prácticas de manejo y sus consecuencias ecológicas en el chile *maax* (*C. annuum* var. *glabriusculum*).

La domesticación es un proceso impulsado por una relación en la que una de las especies (el domesticador) construye un entorno para manejar de forma activa la sobrevivencia y reproducción de otra especie (la domesticada), obteniendo a cambio un recurso (alimento, materiales para construcción o medicina; Purugganan, 2022). En el marco de esta tesis, este proceso es guiado por el hombre y resulta esencial considerar sus dimensiones material y no material (Diamond, 2007; Scott, 2017; UNESCO, 2022). Esta última aborda los aspectos intangibles de la relación humano-planta, como se evidencia en el conocimiento local, prácticas culturales específicas, sistemas de creencias, símbolos de identidad y pertenencia, y una dimensión ética y de responsabilidad hacia el cuidado de los cultivos y sus parientes silvestres (Nabhan, 2006; Blancas *et al.*, 2016; Lascurain-Rangel *et al.*, 2022).

En el capítulo dos se exploró la relación entre las personas y el chile *maax* en los huertos familiares mayas. Los resultados indican que, en estos espacios, el manejo del chile *maax* es incipiente y no selectivo. Aunque el manejo directo de la planta es incipiente, su crecimiento en los huertos familiares implica cierto grado de manejo, especialmente por ser

un hábitat estrechamente vinculado con la vivienda de los propietarios. Actividades cotidianas como el riego y el deshierbe de otras plantas benefician indirectamente al chile *maax*. Este parece no ser un caso particular en los huertos familiares de la península de Yucatán; otros autores destacan prácticas similares hacia otras plantas con reclutamiento natural dentro de los huertos familiares, como sucede con el *x-maculan* (*Piper auritum* Kunth, Piperaceae) y la huaya (*M. oliviformis* Kunth) (Jiménez-Rojas *et al.*, 2019; Pérez-Hernández *et al.*, 2023).

Las prácticas culturales de algunos pueblos originarios de Mesoamérica reflejan una conexión profunda entre su sistema de creencias tradicionales y la racionalidad ecológica, asegurando la sostenibilidad de los recursos naturales a largo plazo (Toledo *et al.*, 2008). Una característica distintiva de los habitantes de San Bernardo es la distinción cuidadosa entre los frutos de chile *maax* destinados para las aves y la cosecha selectiva de la cantidad necesaria para consumo humano; de esta forma se evita desperdiciar el recurso, un reflejo de la historia evolutiva de una población particular en respuesta a la disponibilidad de plantas comestibles (Nabhan, 2006). Además del sentido de responsabilidad de sus propietarios hacia su cuidado y consumo respetuoso, estos espacios representan un oasis para plantas útiles, entre ellas los parientes silvestres de las cultivadas (Nabhan, 2006). Así, los huertos familiares se destacan como espacios benéficos para las plantas, las cuales atraen dispersores que favorecen la lluvia de semillas (Villicaña-Hernández *et al.*, 2020). La persistencia del chile *maax* en los huertos familiares se relaciona con la dispersión natural de sus semillas por aves y el manejo racional llevado a cabo por las personas, resultado de años de interacción acumulativa entre las comunidades y su entorno (Altieri y Merrick, 1987). Por lo tanto, la preservación integral de este sistema —que engloba huertos

familiares, las plantas que crecen en ellos y las personas que poseen el conocimiento local sobre el manejo de sus recursos— se presenta como una prioridad.

El huerto familiar es un sistema agroforestal milenario que se distingue por su estratificación horizontal, creando un ambiente lumínico heterogéneo que favorece la presencia de plantas con requerimientos lumínicos diferentes o que son capaces de lidiar con tal variación mediante respuestas compensatorias (De Clerck y Negreros-Castillo, 2000). Bajo estas condiciones, el chile *maax* y el *x-maculán* destacan como ejemplos ilustrativos (Pérez-Hernández *et al.*, 2023; Capítulo III). En el caso de las plantas de *x-maculán*, aquellas que crecieron en los huertos familiares presentaron una concentración más baja de ciertos metabolitos (β -cariofileno y β -elemeno) en comparación con las plantas ruderales (Pérez-Hernández *et al.*, 2023). El entorno favorable del huerto familiar pudo haber influido en la capacidad del chile *maax* para crecer y desarrollarse sin depender de la asociación con plantas nodrizas, en contraste con lo observado en poblaciones de esta especie en ambientes áridos y semiáridos del norte de México (Nabhan, 1987; Tewksbury *et al.*, 1999). Esta hipótesis es plausible ya que la facilitación tiende a ser más frecuente conforme las condiciones ambientales se tornan más xéricas (Callaway, 1995). Los beneficios de la asociación con plantas nodriza pueden ser proporcionados parcialmente por objetos inanimados, ofreciendo la ventaja adicional de evitar la competencia por nutrientes (Munguía-Rosas y Sosa, 2008) y proporcionar sitios de percha para las aves dispersoras (García-Chávez *et al.*, 2014). Este parece ser el caso del chile *maax* en el huerto familiar, donde objetos inanimados favorecieron el crecimiento de las plantas y la producción de frutos, en comparación con los chiles asociados con plantas o sin asociación.

Bajo el marco teórico de la domesticación, el manejo selectivo es una de las fuerzas implicadas en la evolución de los organismos bajo selección. Dependiendo de su

intensidad, puede propiciar cambios fisiológicos y/o morfológicos dramáticos en los individuos que están bajo manejo y modificar las interacciones ecológicas. En el caso del chile *maax*, se observó que el fruto, el órgano de interés, presenta características morfológicas similares a las documentadas para este pariente silvestre, posiblemente debido a que el manejo es no selectivo (Jiménez-Rojas *et al.*, 2019). Probablemente el gusto de las personas por el fenotipo de chile *maax* ha favorecido que la morfología de sus frutos no se vea alterada, lo cual permite la permanencia del chile *maax* con dichas características (Purugganan, 2022). De ahí que una selección de fenotipos de frutos con mayor tamaño no ha sido necesaria; el chile *maax* con sus características actuales, podría ser el fenotipo deseado.

De manera similar, las plantas de chile *maax* mantienen niveles elevados de plasticidad fenotípica en rasgos vegetativos y fisiológicos cuando crecen bajo diferentes condiciones de luz solar (Capítulo IV). Esto sugiere que las condiciones de manejo y de crecimiento cerca de la sombra de plantas perenne y objetos inanimados (Capítulos II y III) no han limitado la capacidad de respuesta de las plantas a la heterogeneidad lumínica. Por el contrario, se observa que niveles de luz muy bajos afectan dramáticamente el éxito reproductivo de las plantas, limitando las ventajas de la plasticidad fenotípica. Hernández-Verdugo *et al.* (2015) encontraron respuestas similares ante la variabilidad lumínica en poblaciones de chile silvestre del noroeste de México. Estos autores señalan que los chiles silvestres presentaron niveles de plasticidad y variación elevados en los rasgos evaluados como la altura de la planta y área foliar, sugiriendo que las poblaciones evaluadas tienen el potencial evolutivo para responder ante la variabilidad lumínica. Jiménez-Leyva *et al.* (2022) encontraron patrones de respuesta similares en las plantas de chile silvestre que crecieron bajo niveles intermedio y alto de reducción lumínica. Documentaron que las

plantas bajo el nivel intermedio tuvieron un mayor rendimiento en desarrollo vegetativo y producción de frutos, mientras que en el nivel con mayor reducción lumínica se desarrollaron solo vegetativamente, sin producción de frutos.

Al comparar las respuestas de las plantas ante la reducción de luz como parte del complejo silvestre-domesticado de los chiles, se observó que todas las variedades mantienen su capacidad para responder a cambios lumínicos en el entorno. Este patrón de respuesta variable concuerda con lo encontrado por Matesanz y Milla (2018). Al evaluar la respuesta de siete cultivos y sus parientes silvestres ante la variabilidad ambiental, estos autores encontraron que la domesticación no produjo una pérdida generalizada de plasticidad, pero los patrones de respuesta fueron diferentes entre los cultivos y sus parientes silvestres. Es importante destacar que, si bien esta capacidad se mantiene, la intensidad y dirección de las respuestas pueden variar (Pigliucci, 2005). Reflexionando sobre los resultados obtenidos, se plantea la posibilidad de que el patrón en los efectos de la domesticación sobre la plasticidad fenotípica sea precisamente la ausencia de un patrón generalizable.

El manejo que recibe el chile *maax* en los huertos familiares, guiado por las personas y sus preferencias, refleja la interconexión entre la evolución de las plantas y la acción humana en un contexto rico en conocimiento local y respeto por la naturaleza. Al considerar recursos vegetales útiles para la alimentación es importante recordar que, en la acción de comer, convergen distintas aristas como lo simbólico, religioso, cultural, nutricional y biológico (Contreras, 2002; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2021). El fruto del chile *maax* se consume tal como se encuentra en los huertos familiares porque es del agrado de las personas y también les proporciona un sentido de identidad. Si bien es objeto de manejo incipiente no selectivo dentro de los huertos familiares, este no ha modificado la capacidad

de las plantas de chile *maax* para ajustar el fenotipo del fruto en ambientes heterogéneos como los huertos, aunque sí se observaron cambios en los aspectos ligados al uso del hábitat. La historia que documentamos sobre este chile nos recuerda que, en el caso de algunos parientes silvestres de cultivos, no se requiere iniciar de manera consciente el proceso de domesticación para consumirlos y/o utilizarlos, por lo que podemos asegurar que “No todos los caminos llevan a la domesticación”.

Limitaciones del estudio y propuestas futuras

En esta tesis se propuso un contexto etnobotánico sobre el chile *maax* citando un grupo de publicaciones que ejemplifica el uso general de esta especie. Sin embargo, se propone realizar una revisión exhaustiva sobre el conocimiento etnobotánico documentado para el chile silvestre a nivel nacional.

Como producto del manejo, el chile *maax* podría estar adaptado localmente al huerto familiar maya; para comprobarlo se propone realizar trasplantes de individuos de esta especie que germinen y se desarrollen en los huertos hacia sitios de vegetación natural para evaluar si las plantas pueden sobrevivir y reproducirse en estos hábitats en donde no hay riego ni fertilización. Aunque realizar trasplantes recíprocos es una aproximación común para abordar la adaptación local, en el sitio de estudio la presencia de chile *maax* en vegetación natural es particularmente limitada.

Para localizar plantas en ecosistemas naturales y, para maximizar el éxito, se sugiere incrementar el esfuerzo de muestreo e involucrar a las personas de las comunidades como los recolectores de leña y cazadores. La diferencia en densidad de plantas de chile *maax* entre huertos familiares y ecosistemas naturales también es un aspecto que llama la atención. Investigaciones futuras podrían profundizar en cuál es el tamaño y estado de

conservación de las poblaciones del chile *maax* en ecosistemas naturales. Aunque existen algunas accesiones de esta planta en los herbarios locales donde se registra el bosque como sitio de colecta, representan una proporción minoritaria. Es de importancia crítica evaluar si la intensificación de la perturbación humana crónica fuera del bosque y el recrudescimiento reciente de los impactos del cambio global, han diezariado las poblaciones en ecosistemas naturales y en este sentido, el huerto familiar, por estar bajo manejo y presentar condiciones microambientales relativamente constantes, se ha convertido en un refugio para esta variedad de chile. Estudios moleculares también podrían ayudar a esclarecer si las poblaciones han tenido un declive reciente significativo en su tamaño efectivo o evidenciar endogamia o aislamiento por distancia.

En la península de Yucatán, el chile *maax* coexiste con variedades locales como el chile *xcatik* y el chile dulce, ofreciendo la oportunidad para evaluar las respuestas plásticas de estas variedades en comparación con su pariente silvestre. De manera complementaria, se requieren estudios etnobotánicos sobre estas variedades para comprender tanto los aspectos biológicos como el contexto cultural relacionados con estas plantas. Es importante incluir la perspectiva de las personas que realizan la domesticación de plantas, ya que representan la principal fuerza selectiva y, en contraste con la selección natural, puede describirse a sí misma. Estudios recientes sobre domesticación han enfatizado las consecuencias biológicas o privilegiado la historia de su domesticación narrada por el genoma de las plantas, sin embargo, la domesticación es un hecho biocultural y, por lo tanto, el componente humano es imprescindible cuando se estudia este fenómeno de forma integral.

CONCLUSIONES

La domesticación se manifiesta como un proceso intrincado en el que se entrelazan el espacio —representado por la tierra—, y el tiempo, que abarca tanto el pasado como el presente y se extiende hacia el futuro. Este fenómeno genera cambios genéticos y fenotípicos en los seres vivos, marcando su evolución a lo largo del tiempo. A su vez, se ve moldeado por el efecto de las diversas culturas humanas, que actúan como agentes modeladores de la biodiversidad. Este proceso es complejo y está en constante cambio, es tan diverso como los cultivos que emergen de él y tan único como las personas que lo dirigen. La domesticación no sigue una trayectoria uniforme; más bien es un tejido dinámico de influencias, ajustes y relaciones cambiantes. Esto invita a reflexionar si, al ser un proceso contexto-dependiente que proporciona un vasto campo de posibilidades por explorar, podríamos encontrar una variedad de respuestas tan amplia como el número de variedades cultivadas, sus parientes silvestres y los quelites. La interacción entre la tierra, el tiempo y las culturas humanas crea un escenario en constante evolución, donde la comprensión del proceso requiere enfoques interdisciplinarios. Cada contribución, ya sea desde la genética, la ecología, la antropología o cualquier otra disciplina aporta piezas esenciales al rompecabezas que nos permite entender cómo los seres humanos modificamos activamente nuestro entorno a través de la domesticación, una de las áreas de enfoque de la ecología humana.

En este contexto dinámico de interacción entre naturaleza y cultura, destaca un fascinante modelo que ilustra la complejidad de la domesticación: el chile *maax* (*C. annuum* var. *glabriusculum*) en los huertos familiares mayas. Esta interacción ha llevado al desarrollo de prácticas culturales específicas, arraigadas en sistemas de creencias tradicionales y una ética de cuidado hacia los cultivos y sus parientes silvestres. En estos

espacios, las personas han tolerado la presencia de plantas útiles, como el chile *maax*, que atraen aves dispersoras. La persistencia de estas prácticas es vital para preservar tanto los huertos familiares como las plantas que crecen en ellos, demostrando cómo el manejo puede mantener la biodiversidad y los recursos vegetales en espacios compartidos.

La distribución del chile *maax* en el huerto familiar no es aleatoria, ya que tiende a crecer principalmente en sitios sombreados. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en los desiertos del norte de México, el chile *maax* en los huertos familiares muestra una fuerte asociación con objetos. Esta tiene un beneficio adicional comparable con la relación con plantas nodrizas, ya que no hay competencia por recursos. Además, la domesticación parece no haber reducido la plasticidad fenotípica en las plantas de chile ante variaciones en la intensidad de luz. Los chiles silvestres y cultivados presentan una serie de cambios morfológicos, fisiológicos y reproductivos inducidos por la variación en el ambiente lumínico que potencialmente le podrían permitir sobrevivir en ambientes con cantidad variable de luz. La morfología conservada del fruto de chile en el chile silvestre pasa a ser un rasgo deseable y explica por qué tiene un manejo no selectivo, incluyendo la cosecha. El gusto por este chile a lo largo del país, donde además recibe diversos nombres (e.g. piquín, chiltepín, *maax*), respalda la noción de que el chile pequeño es también reconocido como variedad deseable y con usos culinarios específicos y sabor conocido, destacando la importancia del gusto en el proceso de selección.

Esta tesis proporciona una aproximación a la riqueza de las interacciones entre la biología, la cultura y el entorno, subrayando la necesidad de enfoques interdisciplinarios para abordar la complejidad de la domesticación. Así, el chile *maax* y esta historia narrada se convierte en una pieza esencial del rompecabezas que amplía nuestra comprensión sobre

cómo los seres humanos, a través de la domesticación, han influido y han sido influenciados por su entorno de manera intrincada y continua.

REFERENCIAS

- Aguilar-Meléndez, A., Vásquez-Dávila, M., Manzanero-Medina, G. y Katz, E. (2021). *Chile (Capsicum spp.) as food-medicine continuum in multiethnic Mexico. Foods*, 10: 2502. <https://doi.org/10.3390/foods10102502>
- Altieri, M. y Merrick, L. (1987). In situ conservation of crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany*, 41: 86-96.
- Blancas, J., Casas, A., Moreno-Calles, A. y Caballero, J. (2016). Cultural motives of plant management and domestication. En: A. Lira *et al.* (Eds.), *Ethnobotany of Mexico: interactions of people and plants in Mesoamerica* (pp. 233-256). New York: Springer Science & Business Media.
- Boege, E. (2008). *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrobiodiversidad en los territorios indígenas*. Instituto Nacional de Antropología e Historia: Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México.
- Callaway, R. (1995). Positive interaction among plants. *The Botanical Review*, 61: 306-349. <https://doi.org/10.1007/BF02912621>
- Casas, A., Parra, F. y Blancas, J. (2015). Chapter 3. Evolution of humans and by humans. En: U. Paulino *et al.* (Eds.), *Evolutionary Ethnobiology* (pp. 21-34). Springer International Publishing AG Switzerland.

- Clement, C. (1999). 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany*, 53: 188-202. <https://doi.org/10.1007/BF02866498>
- Contreras, J. (2002). *Alimentación y cultura. Necesidades, gustos y costumbres*. Alfaomega Grupo Editor, México; Universitat de Barcelona, Barcelona España.
- De Clerck, F. y Negreros-Castillo, P. (2000). Plant species of traditional mayan homegardens of Mexico as analogs for multistrata agroforests. *Agroforestry Systems*, 48: 303-317. <https://doi.org/10.1023/A:1006322612362>
- Diamond, J. (2007). *Armas, gérmenes y acero* (2ª ed.). Debolsillo (Ed.).
- García-Chávez, J., Montaña, C., Perroni, Y., Sosa, V. y García-Licon, J. (2014). The relative importance of solar radiation and soil origin in cactus seedling survivorship at two spatial scales: plant association and microhabitat. *Journal of Vegetation Science*, 25: 668-680. <https://doi.org/10.1111/jvs.12139>
- Harlan, J. (1992). *Crops & man* (2nd ed.). American Society of Agronomy, Inc.; Crop Science Society of America, Inc. Madison, USA.
- Hernández-Verdugo, S., González-Sánchez, R., Porras, F., Parra-Terraza, S., Valdez-Ortiz, A., Pacheco-Olvera, A. y López-España, R. (2015). Plasticidad fenotípica de poblaciones de chile silvestre (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en respuesta a disponibilidad de luz. *Botanical Sciences*, 93: 231-240. <https://doi.org/10.17129/botsci.237>
- Jiménez-Leyva, A., Orozco-Avitia, J., Gutiérrez, A., Vargas, G., Sánchez, E., Muñoz, E., y Esqueda, M. (2022). Functional plasticity of *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* through multiple traits. *Annals of Botany Plants*, 14: 1-13. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plac017>

- Jiménez-Rojas, M., Andueza-Noh, R., Martínez-Castillo, J. y Potter, D. (2019). Management and cultivation of the huaya india (*Melicoccus oliviformis* Kunth) on the Yucatan Peninsula. *Economic Botany*, 73: 429-442. <https://doi.org/10.1007/s12231-019-09470-3>
- Lascurain-Rangel, M., Avendaño-Reyes, S., Tan, R., Caballero, J., Cortés-Zárraga, L., Linares-Mazari, E., Bye-Boettler, R., López-Binnqüist, C. y de Ávila, A. (2022). Plantas americanas utilizadas como condimento en la cocina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93: e933949. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.3949>
- Matesanz, S. y Milla, R. (2018). Differential plasticity to water and nutrients between crops and their wild progenitors. *Environmental and Experimental Botany*, 145: 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.014>
- Meyer, R., y Purugganan, M. (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 14: 840-852. <https://doi.org/10.1038/nrg3605>
- Milla, R., Osborne, C., Turcotte, M. y Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution*, 30: 463-469. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.006>
- Munguía-Rosas, M. y Sosa, V. (2008). Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany*, 101: 175-185. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm302>
- Nabhan, G. (1987). Nurse-plant ecology of threatened plants in the U.S./ México borderlands. En: T. Elias y J. Nelson (Eds.), *Conservation and management of rare and endangered plants: proceedings of a California conference on the conservation*

- and management of rare, endangered plants* (pp. 377–384). California Native Plant Society, Sacramento.
- Nabhan, P. (2006). *Por qué a algunos les gusta el picante. Alimentos, genes y diversidad cultural*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Pérez-Hernández, R., Reyes-García, C., Grijalva-Arango, R., Chávez-Pesqueira, M., Espadas-Manrique, C., Hernández-Guzmán, M. (2023). Usos tradicionales y prácticas de manejo de *Piper auritum* en comunidades maya rurales de Yucatán. *Botanical Sciences*, 101: 1049-1069. <https://doi.org/10.17129/botsci.3305>
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *TRENDS in Ecology and Evolution*, 29: 481-486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Purugganan, M. (2022). What is domestication? *Trends in Ecology & Evolution*, 37: 663-671. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.006>
- Scott, J. (2017). *Against the grain. A deep history of the earliest states*. Yale University Press.
- Spengler, R. (2020). Anthropogenic seed dispersal: rethinking the origins of plant domestication. *Trends in Plant Science*, 1922: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.01.005>
- Tewksbury, J., Nabhan, G., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J. y Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, 13: 98-107.
- Toledo, V., Barrera-Bassols, N., García-Frapolli, E. y Alarcón-Chaires, P. (2008). Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia*, 33: 345-352.

- Turcotte, M., Araki, H., Karp, D., Poveda, K. y Whitehead, S. (2017). The eco-evolutionary impacts of domestication and agricultural practices on wild species. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 372: 20160033. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0033>
- UNESCO [Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura]. (2022). *Textos fundamentales de la Convención para la Salvaguardia del Patrimonio Cultural Inmaterial de 2003*. Living Heritage Entity, Culture Sector, UNESCO Francia.
- Vavilov, N. (1951). The origin, variation, immunity, and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica*, 13: 1-16.
- Villicaña-Hernández, G., Martínez-Natarén, D., Álvarez-Espino, X. y Munguía-Rosas M. (2020). Seed rain in a tropical dry forest and adjacent home gardens in the Yucatan. *Tropical Conservation Science*, 13: 1-9. <https://doi.org/10.1177/1940082920974599>
- Whitehead, S., Turcotte, M. y Poveda, K. (2017). Domestication impacts on plant-herbivore interactions: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 372: 20160034. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0034>

ANEXOS

Anexo 1. Entrevista semi estructurada sobre manejo de chile silvestre para participantes propietarios de huertos familiares.



Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional

Unidad Mérida

Departamento de Ecología Humana

Doctorado en Ciencias en la Especialidad de Ecología Humana

Guía de entrevista

Proyecto: Manejo de chile silvestre en comunidades de Yucatán, México

Esta entrevista forma parte de la tesis “No todos los caminos llevan a la domesticación: manejo del chile *maax* en Yucatán y sus consecuencias biológicas” del Doctorado en Ciencias en la Especialidad de Ecología Humana del CINVESTAV-IPN. El objetivo de la entrevista es registrar los conocimientos locales, intensidad de manejo y participación económica del chile silvestre en los huertos familiares.

Introducción. Me gustaría platicar con usted sobre el chile *maax*, le iré haciendo varias preguntas sobre lo que sabe del chile, cómo cuida de sus plantas y si regala o vende los frutos o las plantas. Es posible que nos tardemos en la plática, podemos conversar un rato y si usted quiere o necesita que nos detengamos, usted me dice qué otro día podríamos continuar platicando, ¿le parece bien? Todo lo que platiquemos es confidencial, siéntase libre de no contestar las preguntas que usted no quiera y si gusta, le puedo dar una copia de la grabación de la entrevista, ya impresa en papel, o de ambas.

Instrucciones para el entrevistador. Leer las preguntas en voz alta al entrevistado y anotar sus respuestas. Anotar observaciones sobre la actitud de la persona o si se requirió de

apoyo en la traducción de otro miembro de la familia en el apartado final de este instrumento.

Sección 1. Datos generales

Número de entrevista: _____

Entrevistador: _____ Fecha (DD/MM/AA): _____

Localidad: _____ Municipio: _____

Nombre del participante: _____

Lugar de origen: _____ Edad: _____ Sexo (H/M): _____

Escolaridad (años): _____ Ocupación: _____

Lugar de la entrevista: _____

Sección 2. Consumo

1. ¿Usted consume chile *maax*?, ¿por qué?
2. ¿De dónde lo obtiene?
3. ¿Le gusta comer chile *maax*? ¿Por qué le gusta?
4. En su casa, ¿a quienes les gusta comer chile *maax*?
5. ¿Cómo lo consume o prepara?
6. En una semana ¿cuántas veces come chile *maax*?
7. ¿Sabe si el chile *maax* tiene otros usos? Por ejemplo, como medicina.
8. Además del chile *maax* ¿qué otros chiles conoce y consume?

Por ejemplo:

Jalapeño _____

Habanero _____

Xcatik _____

Dulce _____

Otros: _____

9. De los chiles que me dijo ¿podría decirme cuál le gustan más y luego el que le vaya gustando menos y así hasta terminar con la lista?
10. ¿Tiene plantas de estos chiles, que acaba de mencionar, en su solar?
11. ¿Cómo obtuvo su(s) planta(s) de chile *maax*?
12. (Si menciona que fueron las aves) ¿ha visto qué aves comen los chiles?

Sección 3. Manejo de chile *maax*

13. Si se siembran las semillas, ¿crecen las plantitas de chile?
14. ¿Su planta necesita algún tipo de cuidado o atención? (Si responde negativamente, pasar a la pregunta 17) ¿cuáles?
15. (Si la riega) ¿cada cuántos días lo hace?
16. ¿Protege la planta de los animales? ¿por qué?
17. ¿Cuántas plantas de chile *maax* tiene en su solar?
18. ¿Qué hace si ve en su patio alguna plantita de chile *maax*? ¿la deja? ¿la mueve de lugar? ¿la arranca? ¿por qué?
19. ¿En qué temporada del año tiene frutos su planta de chile?
20. ¿Prefiere los chiles verdes o cuando están rojitos?

Sección 4. Cosecha

21. ¿Hay alguna forma especial para cosechar? ¿cómo lo hacen?
22. ¿Hay alguna hora del día que sea mejor para cosechar los chiles? ¿por qué?
23. ¿Cuál es la mayor cantidad de chile que ha cosechado de una planta?
24. ¿Cómo se da cuenta que los chiles de una planta ya están listos para cosechar?

25. ¿Qué hace con los chiles que cosecha? (Si su respuesta es vaga preguntar:)
¿Los consume? ¿los regala? ¿a quiénes? ¿los conserva de alguna forma? ¿los vende frescos o de otra forma?

Sección 5. Comercialización

26. ¿Vende el chile *maax*? Si responde que no, pasar a la siguiente sección
27. ¿fresco o en polvo? ¿o de los dos?
28. ¿por qué?
29. Si lo vende, ¿a qué precio lo hace fresco y en polvo? ¿varía el precio según meses del año?
30. ¿Quién va a vender el chile? ¿a dónde? ¿se lo llegan a comprar a su casa? ¿desde cuándo se lo compra?

Sección 6. Hábitat, dispersores y polinizadores

31. ¿Ha visto chile *maax* en el monte? ¿cuándo fue la última vez que vio? ¿qué tipo de monte era el lugar donde lo vio?
32. ¿Sabe si el chile *maax* crece bajo la sombra o el sol?
33. (Si responde bajo sombra) ¿Debajo de alguna planta? ¿Me podría mencionar alguna que haya visto?
34. Recuerdo que me platicó sobre aves que comen los frutos del maxito, ¿me podría decir qué aves son?
35. ¿Ha visto si llegan polinizadores a las flores de este chile? Como abejas, mariposas u otros.

Sección 7. Transmisión del conocimiento sobre chile *maax*

36. ¿cómo aprendió a cuidar las plantas de chile *maax*? ¿hubo alguien que le mostrara cómo hacerlo? ¿quién o quiénes?

37. ¿hay cuidados del chile *maax* que usted haya aprendido por su cuenta?

Sección 8. Actividades de conservación de chile *maax*

38. ¿Cree que con el tiempo el chile *maax* deje de crecer en los solares?

39. ¿Por qué?

40. En su opinión ¿Hay más o menos chile *maax* en el monte ahora que cuando usted era una niña de 8-10 años? ¿a qué cree que se deba que haya más o menos?

41. Si se llegara a acabar el chile *maax* en su solar ¿A usted le afectaría? ¿por qué?

42. ¿Qué podría hacer usted, o hace, para que no se acabe el chile *maax* en su solar?

EVENTOS Y PUBLICACIONES DERIVADAS

Seminario

- **Seminario Permanente “Etnobiología, patrimonio biocultural y diálogo de saberes”, Centro Peninsular en Humanidades y Ciencias Sociales de la Universidad Nacional Autónoma de México (CEPHCIS)** (27 octubre 2022, Mérida, México) con la ponencia “Cuando los recursos forestales ‘persiguen’ a sus colectores: el manejo del chile *maax* en una pequeña comunidad rural maya de Yucatán”.

Congresos

- **XXII Congreso Mexicano de Botánica** (25 – 30 septiembre 2022, Puebla, México) una presentación oral: “Etnobotánica del chile *maax* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en Yucatán”.
- **III Congreso Internacional de Agroecosistemas Tropicales CIATROPIC** (29 – 31 marzo 2023) con una presentación oral: “Huertos familiares y conservación de parientes silvestres: el caso de chile *maax* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en Yucatán”.
- **VI Congreso Internacional Meredith Gould** (28 – 30 abril, 2023, Ensenada, Baja California, México) un cartel: “Distribución de chile *maax* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en huertos familiares mayas: efectos en tamaño de la planta, producción de frutos y enfermedades”.

Publicaciones

Solís-Montero, V., Munguía-Rosas, MA. y Bello-Bedoy, R. (2023). Ecological knowledge, use and management of *maax ik* (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal)

Heiser & Pickersgill) in a rural Mayan community. *Botanical Sciences*, 101: 804-820. <https://doi.org/10.17129/botsci.3290>

Solís-Montero, V., Bello-Bedoy, R. y Munguía-Rosas, MA. (2023). Non-random distribution of *maax* pepper plants (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* L.) in Mayan homegardens: impact on plant size, fruit yield and viral diseases. *Agroforestry Systems*, 5: 917-926. <https://doi.org/10.1007/s10457-023-00836-0>

Parte de este trabajo ha sido compartido en una revista de divulgación:

Solís-Montero, V. (2023). Fragancias y sabores del huerto para la comida y la vida: el chile *maax*. *La Jornada del campo*, 191: 9. <https://www.jornada.com.mx/2023/08/19/delcampo/index.html>

Formación de estudiantes. Como parte de la colaboración con el Dr. Rafael Bello Bedoy en la línea de investigación sobre *Capsicum* y domesticación, se co-dirigieron dos tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias UABC.

Téllez-Villagómez, E. (2023). *Efecto de la disponibilidad de luz en la plasticidad fenotípica de plantas silvestres y domesticadas de chile (Capsicum annuum)*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Defensa de tesis: Abril.

Luna-Zúñiga, E. (2023). *Efecto del herbivorismo en la estructura celular de la epidermis foliar en chiles silvestres y domesticados (Capsicum annuum)*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Defensa de tesis: Abril.

VITA

María Virginia Solís Montero nació en Umán, Yucatán, México el 4 de julio de 1990. Realizó sus estudios de licenciatura en el Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY), donde obtuvo su título de Licenciada en Agroecología en 2016. En 2017, ingresó al Cinvestav Mérida como miembro del Laboratorio de Ecología Terrestre, donde llevó a cabo su investigación sobre el efecto de la domesticación en las defensas de las plantas contra herbívoros. Obtuvo el grado de Maestra en Ciencias en la especialidad de Ecología Humana en agosto de 2019. En 2020, continuó su trayectoria académica con el Doctorado en Ecología Humana, centrando su tesis en la Ecología Humana de la domesticación. En 2023 y 2024 participó activamente en eventos de divulgación científica organizados por Código C-Cinvestav, conmemorando del Día Internacional de la Mujer y la Niña en la Ciencia (11F) y el Día Internacional de la Mujer (8M). Además, contribuyó como voluntaria en el programa “Pasaporte al Camino del Conocimiento Científico”. En enero de 2024, realizó la devolución de resultados correspondientes al capítulo II de esta tesis, para los interlocutores de San Bernardo.

Reconozco y agradezco a la sociedad y al pueblo de México quienes contribuyeron con los recursos para brindarme una educación gratuita y laica. Reconozco la influencia invaluable que han tenido en mi desarrollo académico y personal, y estoy comprometida a devolver esa inversión a través de mi trabajo y futuras contribuciones. Presentar los resultados de mi investigación es solo una parte de este compromiso. Es mi forma de retribuir y compartir el conocimiento que he adquirido, con la esperanza de que pueda ser útil para mejorar la calidad de vida de quienes me rodean y contribuir con un granito de arena para el avance de nuestra sociedad y la conservación de nuestros recursos naturales.

V. Solís-Montero.