





Título de la obra

Diversidad genética

Técnica

Ilustración digital con tableta, pincel en
textura de carboncillo

Autora

Laura Stefanny López Cortés (Sstefcore)



@sstefcore



Stefanny López

- Capítulo II -

Diversidad y mejoramiento genético del ají (*Capsicum* spp.)

Felipe López-Hernández, Sebastián Parra-Londoño, Manuela Robledo-Gómez, Gustavo Adolfo Ossa-Ossa, Miguel Angel Useche, Andrés Javier Cortés Vera, Juan Camilo Henao-Rojas, Federico Roda, Jaime Andrés Tigreros

El capítulo presenta al ají (*Capsicum* spp.) como un cultivo emblemático cuya diversidad genética, moldeada por la evolución y la domesticación humana, ha dado origen a una extraordinaria riqueza de formas, sabores y compuestos bioactivos. Explica su origen americano, la dinámica de hibridación entre especies y las huellas genómicas de su expansión global. Destaca cómo la genómica, el mejoramiento tradicional y herramientas como la selección asistida

y la edición genética están transformando el desarrollo de nuevas variedades más productivas, resilientes y nutritivas. Asimismo, resalta el valor de los bancos de germoplasma y la necesidad de conservar esta diversidad frente al cambio climático. En conjunto, el capítulo muestra que el futuro del ají no solo depende de su historia evolutiva, sino de nuestra capacidad para integrar ciencia, biodiversidad y agroindustria en una visión sostenible e innovadora.



Introducción

Después de conocer la importancia del género *Capsicum*, su conservación y un poco de historia alrededor de las principales colecciones que existen en Colombia y en el mundo, en este capítulo se abordan las posibilidades de mejoramiento genético a partir de la diversidad disponible y se detallan algunos ejemplos y experiencias relacionados con el mejoramiento genético que son de utilidad desde diferentes ópticas y enfoques.

A nivel mundial, la producción de ají verde fresco alcanzó la cifra de 29,42 millones de toneladas en 2018 (Duranova et al., 2022). Colombia ha experimentado un crecimiento notable en la producción de ají durante los últimos años. Según los datos proporcionados por Agronet (2024), la producción de este cultivo se incrementó un 205 % en el periodo comprendido entre 2009 y 2021, pasando de 13.820,68 a 28.368,92 toneladas. A lo largo de este lapso, la producción acumulada de ají en el país alcanzó la cifra de 262.421,07 toneladas (Agronet, 2024). De esta cantidad, una parte significativa se destinó a la exportación, con un total de 1.074,04 toneladas vendidas en fresco o refrigeradas en los mercados internacionales, lo que generó ingresos por un valor de USD 2.068.982, según los datos reportados por Legis Comex (2024). De acuerdo con reportes comerciales de la empresa Hugo Restrepo

& Cía., se estima que el mercado global de ají para 2024 equivale a USD 5,97 billones y se proyecta un valor de USD 11,25 billones para 2032 (con una tasa de crecimiento anual compuesto [CAGR, por su sigla en inglés] del 7,3 %). Dada la significativa producción de este cultivo a nivel mundial y nacional, diferentes investigaciones se han enfocado en la aplicación de técnicas de mejora genética y en la selección de variedades orientadas a maximizar la concentración de compuestos bioactivos en los híbridos de ají, lo que podría tener impacto en la salud y la economía públicas.

La taxonomía botánica del ají (*Capsicum* spp.)

El conocimiento de la diversidad de especies de *Capsicum* y sus afinidades representa información básica y relevante con referencia al mejoramiento y la conservación de los recursos genéticos, incluyendo especies silvestres, semidomesticadas y domesticadas (tabla 2.1). Las afinidades entre las especies reflejan el grado de parentesco genético y, en consecuencia, también la probabilidad de cruzamiento entre ellas. Este último aspecto es clave en los programas de mejoramiento vegetal, ya que mediante cruzamientos controlados es posible introducir nuevos genes en los cultivares (Barboza et al., 2019).

Tabla 2.1. Especies silvestres, semidomesticadas y domesticadas de *Capsicum*

Silvestres	Semidomesticadas	Domesticadas
<i>Capsicum buforum</i> A.T. Hunz.	<i>Capsicum annuum</i> var. <i>glabriusculum</i>	<i>Capsicum annuum</i> L.
<i>Capsicum campylopodium</i> Sendtn.	<i>Capsicum baccatum</i> var. <i>baccatum</i>	<i>Capsicum baccatum</i> L. var. <i>pendulum</i> (Willd.)
<i>Capsicum chacoense</i> var. <i>tomentosum</i>	<i>Capsicum baccatum</i> var. <i>praetermissum</i>	<i>Capsicum chinense</i> Jacq.
<i>Capsicum ciliatum</i>	<i>Capsicum chinense</i> (forma silvestre)	<i>Capsicum frutescens</i> L.
<i>Capsicum coccineum</i>	<i>Capsicum frutescens</i> (forma silvestre)	<i>Capsicum pubescens</i> Ruiz y Pavón
<i>Capsicum cornutum</i> (Hiern) A.T. Hunz.	<i>Capsicum cardenasii</i> Heiser & Smith	
<i>Capsicum dimorphum</i> (Miers)	<i>Capsicum eximium</i> A.T. Hunz.	
<i>Capsicum flexuosum</i> Sendtn.	<i>Capsicum tovarii</i>	
<i>Capsicum dusenii</i> Bitter	<i>Capsicum chacoense</i> A.T. Hunz.	
<i>Capsicum geminifolium</i> A.T. Hunz.	<i>Capsicum galapagoensis</i> A.T. Hunz.	
<i>Capsicum hookerianum</i> (Miers)	<i>Capsicum annuum</i> var. <i>aviculare</i>	
<i>Capsicum lanceolatum</i> (Morton & Standl.)		
<i>Capsicum minutiflorum</i>		
<i>Capsicum mirabile</i> Mart.		
<i>Capsicum parvifolium</i> Sendtn.		
<i>Capsicum schottianum</i>		
<i>Capsicum scolnikianum</i> A.T. Hunz.		
<i>Capsicum pendulum</i>		
<i>Capsicum villosum</i> Sendtn.		

Fuente: Pickersgill (1983)





Foto: Laura María Restrepo Martínez

Las especies del género *Capsicum* poseen gran variabilidad para la mayoría de los caracteres agronómicos. La especie *C. pubescens* es fácilmente diferenciable por características muy específicas, como son semillas negras y flores moradas o moradas con base blanca, y la especie *C. baccatum* posee flores amarillas o blanco-amarillas con manchas verdizas hacia la parte basal de los pétalos (Melgarejo et al., 2004). Algunos reportes, como el de Pickergsill (1980), sugieren que las especies *C. annuum*, *C. chinense* y *C. frutescens* se encuentran estrechamente relacionadas y posiblemente conespecíficas.

A su vez, el estudio de la diversificación filogenética dentro del género *Capsicum* ofrece una perspectiva única para comprender los procesos evolutivos que han dado forma a la biodiversidad vegetal. Una integración de factores ecológicos, genéticos y geográficos ha contribuido a la diversificación filogenética del género *Capsicum*, de modo tal que se ha adaptado a una variedad de climas y condiciones ambientales desde su centro de origen en América, lo que conlleva la evolución de una amplia gama de características morfológicas y bioquímicas. La coevolución con organismos polinizadores y dispersores de semillas también ha jugado un papel importante en la diversificación del género, lo que crea una

red compleja de relaciones ecológicas que han moldeado su evolución.

La hibridación en el género *Capsicum* ha sido un fenómeno recurrente que contribuye significativamente a su diversidad genética y morfológica. Dentro del género, las barreras reproductivas entre especies son volubles, lo que permite el flujo genético entre ellas. Numerosos híbridos naturales han surgido como resultado de este flujo génico, algunos de los cuales pueden tener características únicas y favorables para la agricultura y la horticultura. Además, la hibridación inducida por humanos se ha utilizado ampliamente en programas de mejoramiento genético para desarrollar variedades con rasgos agronómicos distintivos.

Comprender la diversificación filogenética y la dinámica de hibridación del género *Capsicum* clarifica su historia evolutiva y diversidad genética, lo cual a su vez tiene implicaciones prácticas para la conservación *in situ* y *ex situ*, así como para su aprovechamiento en programas de mejoramiento genético. El estudio de la hibridación natural y como parte de la domesticación también puede proporcionar ejemplos útiles para la conservación y el manejo de la diversidad genética en otras especies vegetales importantes económica y culturalmente.





La genética del síndrome de domesticación del ají

La domesticación del ají es un hito en la historia de la agricultura en América. Este proceso ha transformado estas plantas en una variedad de formas y sabores que ha sido fundamental para las dietas y culturas de las civilizaciones precolombinas, y que sigue siendo vital para la gastronomía global actual. Este proceso de domesticación, llevado a cabo por las comunidades indígenas a lo largo de milenios, ha sido impulsado por la selección artificial de características deseables, como el tamaño, la forma y el sabor.

A su vez, la domesticación del ají ha alterado la forma y la bioquímica de las plantas, así como su interacción con los humanos y el medio ambiente (Alam & Purugganan, 2024; Purugganan, 2022). Los genotipos domesticados presentan mayores rangos de adaptación y han logrado configurar a los humanos como agentes de dispersión, lo que mejora su éxito reproductivo y garantiza su supervivencia a largo plazo (Gutaker & Purugganan, 2024). Además, el ají se ha convertido en un símbolo de identidad y tradición en muchas sociedades debido a la coevolución entre el ají y dichas comunidades, lo que ha generado un rico legado genético y cultural.

La selección humana y los procesos naturales de recombinación genética y flujo génico contribuyen a la diversidad genética de las poblaciones de ají domesticado (Cortés et al., 2018). Los programas de mejoramiento modernos han apalancado dicha diversidad local (Cortés & López-Hernández, 2021), lo cual potencia nuevas variedades con rasgos agronómicos y culinarios mejorados.

En últimas, el estudio de la domesticación del ají no solo ayuda a comprender mejor la evolución de las plantas cultivadas, así como los procesos de adaptación, flujo genético y deriva genética subyacentes a la selección mediada por los humanos (Cortés, Cornille et al., 2022), sino que también revela la compleja relación que ha existido a lo largo del tiempo entre las plantas y las comunidades locales (Meyer & Purugganan, 2013). Además, múltiples estudios han demostrado que comprender los procesos de domesticación del ají permite identificar alelos adaptativos y conservar variabilidad genética útil para el mejoramiento y la seguridad alimentaria (McCouch, 2013; Qin et al., 2014).



Foto: Oscar Alfonso Loaiza-Loaiza

Huellas genéticas de la demografía en *Capsicum* spp.

El estudio realizado por Tripodi et al. (2021) describe la expansión global de *Capsicum* spp. mediante el análisis genético de 10.000 accesiones conservadas en los principales bancos de germoplasma del mundo, en combinación con resultados obtenidos mediante secuenciación masiva. Según la procedencia de las diferentes accesiones, se logró identificar que la domesticación inicial de *C. annuum* se presentó en Mesoamérica, como consecuencia del intercambio de materiales y entrecruzamientos realizados por los seres humanos.

En el estudio, los autores desarrollaron un método que denominaron ReMIXTURE, en el cual se reflejan los patrones de migración y las rutas de comercio utilizadas para *C. annuum*, de manera que identificaron rutas marítimas y terrestres que

abarcan regiones de Mesoamérica, África y Asia, y la presencia de centros secundarios de diversificación en Europa del Este y Asia Oriental.

Además, mediante el estudio de asociaciones genómicas, se identificaron regiones del genoma asociadas a rasgos de importancia agronómica, como pungencia, forma del fruto y características deseadas según las preferencias del consumidor. Estos rasgos se seleccionaron en el proceso de domesticación y transporte del cultivo en las diferentes regiones. Es importante resaltar el gran potencial que representa el estudio de la diversidad genética encontrada en los bancos de germoplasma, lo que permite conocer los procesos de domesticación de las diferentes especies vegetales y la diversificación de los cultivos a escala global, lo cual, a su vez, proporciona información que podrá ser aprovechada en planes de mejoramiento.



Base genética de la adaptación ecológica en ají

Colombia presenta condiciones agroecológicas únicas para el cultivo de ají, como la diversidad de pisos térmicos, la variabilidad climática y la posibilidad de establecer siembras continuas durante todo el año. Dentro de los análisis realizados en el Plan Hortícola Nacional, ejecutado por la Corporación Colombia Internacional (CCI), los frutos del género *Capsicum* se destacan por ser los más atractivos, dado que su tasa de crecimiento y valor comercial superan los de otras hortalizas analizadas, como tomate, cebolla y pepino (CCI, 2007). Colombia hace parte de la región considerada centro de origen del género *Capsicum*, razón por la cual existe una importante diversidad de especies y variedades, cuyas características específicas representan gran potencial de estudio (Restrepo Gallego, 2007).

La diversificación adaptativa del género refleja, a su vez, su capacidad para radiar a través de una variedad de entornos y condiciones ambientales (López-Hernández & Cortés, 2019). Las diferentes especies se adaptaron de manera diferente a medida que se extendieron a partir de su origen en América del Sur y se encontraron con una variedad de hábitats, desde selvas tropicales hasta desiertos áridos en Centroamérica. La diversificación adaptativa se manifiesta en adaptaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que les permiten a las poblaciones sobrevivir y reproducirse en entornos específicos (Cortés, López-Hernández et al., 2022).

La variación en los niveles de capsaicina, el compuesto que causa el picante en los chiles, es uno de los aspectos más notables de la diversificación adaptativa de los ajís. Los rangos reportados en cultivares de *Capsicum* van desde ~0,02 hasta más de 20 mg g⁻¹ de peso seco (Hamed et al., 2019) y, en tipos ultrapicantes, incluso ~24 mg g⁻¹ o más (Zamljen et al., 2021). A lo largo de su evolución, las diferentes especies han desarrollado niveles variables de capsaicina en sus frutos como una forma de protegerse de los herbívoros y competir por la dispersión de semillas. La ecología de la especie está estrechamente relacionada con esta variación en los niveles de capsaicina y refleja adaptaciones particulares a sus hábitats y nichos ecológicos.

Por otra parte, es necesario reconocer que la domesticación también ha traído consigo una variación importante en el contenido de capsaicina a través de variedades. La evolución de diversas estrategias reproductivas, como la autopolinización y la polinización cruzada, es otro aspecto importante de la diversificación adaptativa de los ajís. Algunas especies han logrado trascender las incompatibilidades genéticas para facilitar la autopolinización, lo que resulta benéfico en entornos donde la polinización por insectos puede ser limitada. La polinización cruzada es fundamental para otras especies, lo que les permite diversificarse y adaptarse a una variedad más amplia de hábitats y condiciones ambientales.



Foto: Esteban Castaño Llanos

El estudio de la diversificación adaptativa de los ajís no solo proporciona información útil sobre los mecanismos evolutivos que han dado forma a la biodiversidad vegetal, sino que también tiene implicaciones significativas para la conservación y el manejo de estos recursos genéticos (Cortés & Barnaby, 2023). Comprender cómo las especies de ají se han adaptado a diferentes entornos puede ayudar a orientar los esfuerzos de conservación *in situ*, así como a informar sobre estrategias de cultivo más sostenibles y resistentes al cambio climático a partir del *standing variation*, tal como se detalla a continuación.

Además de su importancia evolutiva, comprender la diversificación adaptativa de *Capsicum* tiene un impacto significativo en la agricultura y en la seguridad alimentaria en un mundo en constante cambio. Ante desafíos globales como el cambio climático, la contaminación y la pérdida de hábitat y biodiversidad, conocidos colectivamente como la triple crisis planetaria, resulta crucial identificar y conservar las variedades de ají que han desarrollado adaptaciones específicas a condiciones ambientales adversas.

Algunas de estas condiciones adversas tienen impacto en el cultivo de ají y su efecto puede ser aumentado por el cambio climático, como, por ejemplo, estrés por plagas y patógenos (Guevara-Escudero et al., 2021), y estrés por sequía y altas temperaturas (Cortés & Blair, 2018). Las variedades que han evolucionado bajo estas presiones representan recursos genéticos de alto valor para el mejoramiento del

ají, ya que concentran alelos vinculados con la tolerancia a condiciones abióticas y bióticas extremas (Cortés & Du, 2023; Ro et al., 2022; Vega-Muñoz et al., 2025). Su incorporación en programas de fitomejoramiento contribuye al desarrollo de cultivares más resilientes y sostenibles, lo cual favorece la estabilidad productiva y la seguridad alimentaria en regiones vulnerables a los efectos del cambio climático (Vega-Muñoz et al., 2025).

Estrategias modernas de mejoramiento genético en ají

El valor de los recursos fitogenéticos radica en su utilización para la generación de nuevos cultivares con características agronómicas superiores y de interés (atributos de valor). En este sentido, los estudios de caracterización en fase de premejoramiento cumplen el propósito de brindar información sobre las variantes génicas presentes en las colecciones de germoplasma para posteriormente ser empleadas en programas de mejoramiento genético vegetal (Vallejo Cabrera & Estrada, 2002; Vallejo & Hidalgo, 2016). Así, para superar los nuevos desafíos planteados por los sistemas agroindustriales productivos se hace imprescindible conocer las características del germoplasma conservado, incluidas las colecciones locales de *Capsicum*, como la administrada por AGROSAVIA.

Para el desarrollo de nuevos cultivares, los mejoradores deben considerar el grupo de ajís con el cual se está trabajando, y las exigencias y preferencias

del mercado. Normalmente se realizan selecciones para características agronómicas como productividad, grado de desprendimiento (facilidad de desprendimiento) de los frutos durante la cosecha, arquitectura de la planta, precocidad y resistencia a enfermedades. Paralelamente, son realizadas evaluaciones para características de calidad de frutos, como coloración; pungencia; sabor; aroma; formato y tamaño de fruto; espesor de la pared del fruto; pérdida de peso poscosecha, y, en algunos casos, contenido de vitamina C (Pinto-Zapata et al., 2013).

La hibridación dirigida, que implica el cruzamiento selectivo de diferentes variedades y especies para combinar y mejorar rasgos específicos (Burbano-Erazo et al., 2021; López-Hernández et al., 2023), es otra estrategia clave en el mejoramiento genético. Esta técnica se ha utilizado para desarrollar variedades de ají resistentes a enfermedades como el tizón bacteriano y el virus del mosaico, así como para mejorar la calidad del fruto y la adaptabilidad a diferentes condiciones ambientales. El uso de marcadores moleculares y métodos de análisis genómico ha acelerado el proceso de selección y desarrollo de variedades.

La manipulación de la biosíntesis de compuestos bioactivos como la capsaicina y los carotenoides es otra área de investigación prometedora en el mejoramiento genético de ajís. Estos componentes contribuyen al sabor y el picante del fruto, así como a sus propiedades antioxidantes y medicinales. En la actualidad, se pro-

mueve el desarrollo de variedades con perfiles sensoriales y nutricionales mejorados mediante técnicas de ingeniería genética y edición génica.

Estudios realizados por Medina et al. (2006) y Nicolai et al. (2013) mencionan que uno de los efectos que se presentan en la selección artificial de materiales de *Capsicum* es la disminución de su variabilidad genética, ya que los procesos de selección realizados por productores van direccionados a características de interés, lo que genera una reducción de la diversidad en cuanto a rasgos fenotípicos resultante del proceso de domesticación de las especies y derivas genéticas.

En el proceso de generación de híbridos, los fitomejoradores consideran que el factor más importante es la selección adecuada de los parentales según las características deseables (Kaushik et al., 2015). Algunas de las características que deben poseer los parentales son la variabilidad genética y los parámetros de capacidad de combinación que resulten en procesos de heterosis (Chaudhary et al., 2013). Comprender estas variables específicas ayuda a elegir la mejor estrategia de mejoramiento genético para los rasgos cuantitativos (Vijeth et al., 2018).

De las más de 30 especies descritas del género *Capsicum*, solo cinco concentran la mayor parte de la producción y el interés científico: *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens* (Bosland & Votava, 2012; Ibiza et al., 2012). Entre



ellas, *C. annuum* destaca por ser la especie más estudiada a nivel molecular y genético, de manera que constituye un modelo clave para programas de mejoramiento (Pereira-Dias et al., 2019). Sin embargo, se ha logrado evidenciar inconvenientes en especies silvestres de *Capsicum* spp. debido, principalmente, al proceso de cosecha que realizan los productores para la comercialización en mercados locales, lo cual ocasiona que no se evalúen de manera adecuada los procesos de conservación de estas especies. Esto genera que cinco taxones de *Capsicum* sean incluidos en la lista de especies en peligro de extinción por parte de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Khoury et al., 2020).

La diversidad que presenta el género *Capsicum* es resultado de la combinación de factores como la domesticación, los procesos de selección artificiales y naturales, y los procesos evolutivos en los diferentes centros de diversidad. *Capsicum* spp. puede dividirse en tres complejos: i) complejo CA *annuum*, que incluye: *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. galapagoensis* y parientes silvestres; ii) complejo CB *baccatum*, que incluye: *C. baccatum*, *C. praetermissum* y *C. tovarii*, y iii) complejo CP *pubescens*, que incluye: *C. pubescens*, *C. cardenasii* y *C. eximium*. A pesar de las barreras reproductivas existentes entre estos grupos, se han obtenido híbridos interespecíficos exitosos mediante técnicas de mejoramiento (Manzur et al., 2015; Yoon et al., 2006).

Debido a la amplia diversidad genética, se han implementado con éxito diferentes programas de mejoramiento centrados en características como productividad, rasgos del fruto —incluidos los metabolitos— y la resistencia/tolerancia al estrés biótico y abiótico (figura 2.1). Establecidos los objetivos para realizar el programa de mejoramiento, se debe seleccionar el método más adecuado para la obtención de esos nuevos cultivares mediante técnicas convencionales de mejoramiento, entre las cuales se pueden encontrar:

- » *Selección masal*: se utilizan rasgos de alta heredabilidad, y las mejores plantas se seleccionan para la siguiente generación.
- » *Selección por pedigrí*: se realiza un registro sobre el apareamiento parental y las progenies derivadas.
- » *Método de descendencia de una sola semilla (SSD, por su sigla en inglés)*: se lleva a cabo la selección de una sola semilla por cada planta, la cual se establece para las próximas generaciones.
- » *Selección recurrente*: se seleccionan plantas superiores y se realiza entrecruzamiento en cada generación.
- » *Retrocruzamientos*: se escogen plantas con las características deseadas y se cruzan con progenitores recurrentes en las próximas generaciones.

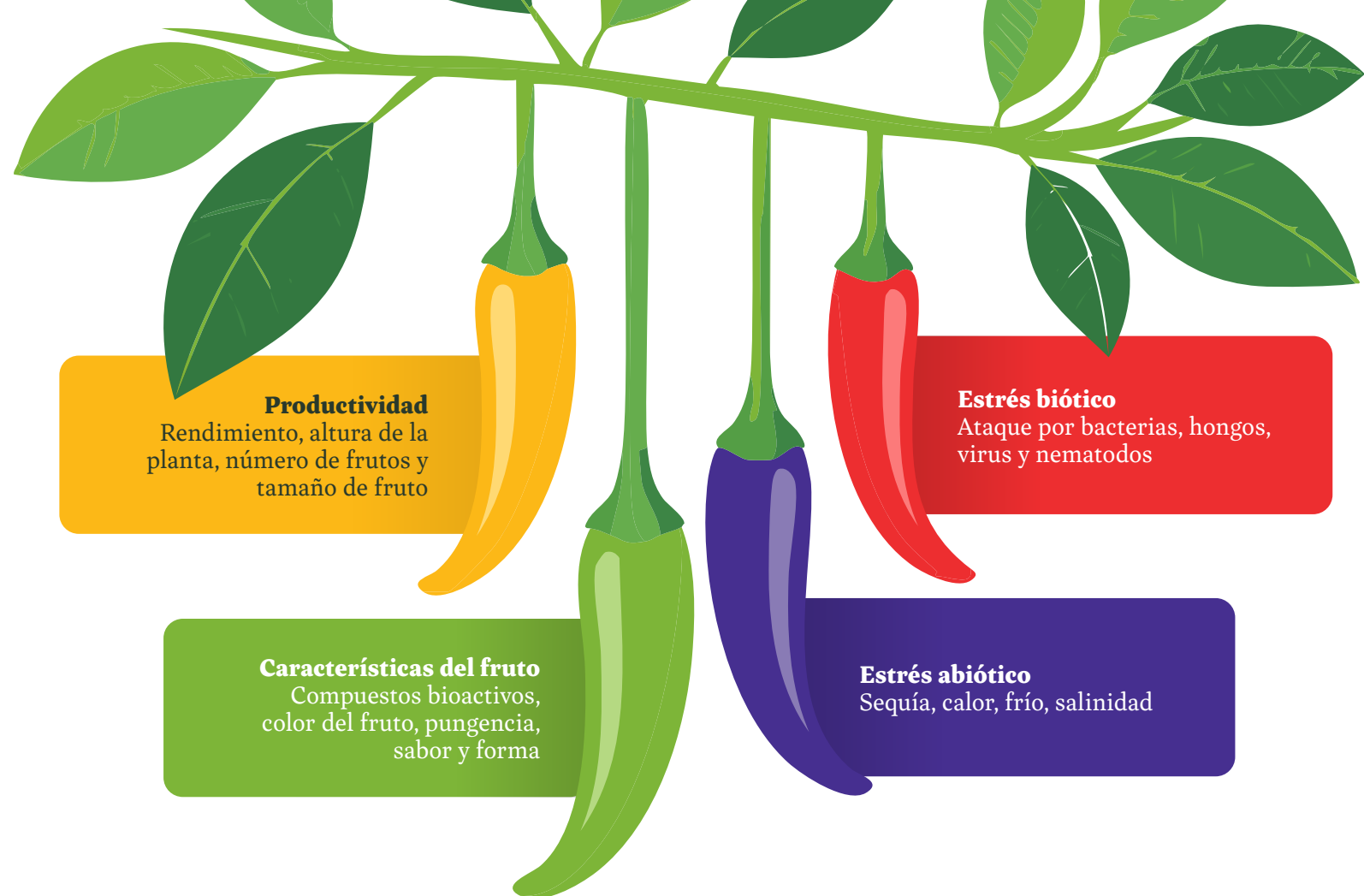


Figura 2.1. Características deseadas en los planes de mejoramiento de *Capsicum*.

Fuente: Elaboración propia

Así, los fitomejoradores han mencionado el desarrollo de variedades mejoradas de cultivos de *Capsicum* empleando dichas técnicas (De Oliveira et al., 2015; Nsabiya et al., 2013; Singh et al., 2014; Ulhoa et al., 2014).

Por otro lado, la obtención de plantas mediante hibridación interespecífica hace referencia al proceso de cruzamiento entre dos individuos de especies diferentes con el fin de potenciar la heterosis. En *Capsicum* se ha utilizado esta técnica con el objetivo de mejorar rasgos específicos. Sin embargo, la diferencia entre especies para realizar el cruzamiento ha

demostrado respuestas distintas en cuanto a cuajado de semillas, germinación, esterilidad y viabilidad (Visalakshi & Pandiyan, 2018).

Este proceso ha permitido identificar especies con características deseadas. Por ejemplo, *Capsicum frutescens* ha demostrado ser una buena fuente de genes resistentes a enfermedades. Esta característica deseada se ha utilizado con el fin de generar resistencia al virus del mosaico del tabaco y al virus de la marchitez del tabaco en *C. annuum*, mediante la transferencia del gen L de *C. frutescens* (Visalakshi & Pandiyan, 2018).

La era genómica del ají

El genoma del ají tiene una ploidía $2n (= 2x)$ de 24 y un tamaño de genoma de ~3,5 Gb. Este recurso ha proporcionado una gran cantidad de información sobre la estructura genética y la evolución del género *Capsicum* (F. Liu et al., 2023). Los avances en la tecnología genómica han permitido a los investigadores secuenciar y analizar el ADN de varias especies de ají, mediante la técnica de resecuenciación completa del genoma, lo que ha proporcionado una visión detallada de su diversidad y bases genéticas de rasgos de interés (Carrizo García et al., 2022). Por ejemplo, estos estudios han demostrado que la capsaicina y los carotenoides, que son responsables de las características organolépticas y nutricionales de los ajís, involucran numerosos genes como parte de la biosíntesis de estos compuestos bioactivos (Espichán et al., 2022; Loupit et al., 2022).

El rendimiento del cultivo, la resistencia a enfermedades y la tolerancia al estrés abiótico son otros de los rasgos agronómicos importantes que el análisis del genoma del ají ha revelado. Los científicos pueden desarrollar estrategias de mejoramiento genético más eficientes y precisas (*e. g.*, selección indirecta, predicción genómica y edición génica) para generar variedades de ají con características agronómicas mejora-

das, al identificar y modular los genes y las vías metabólicas asociadas a estos rasgos. Además, la comparación del genoma entre las especies de ají (*i. e.*, reconstrucción pangénomica) ha revelado la presencia de regiones genómicas divergentes, lo que sugiere la existencia de genes candidatos para adaptarse a diferentes ambientes y condiciones climáticas.

El acceso a secuencias genómicas de alta calidad (tabla 2.2) también ha facilitado la identificación y caracterización de marcadores moleculares útiles para la mejora y la conservación de los recursos genéticos del ají (McLeod et al., 2023). Estos marcadores pueden utilizarse en la selección asistida por marcadores, que permite a los mejoradores moleculares identificar y seleccionar individuos con rasgos deseables de manera más rápida y precisa. Además, los datos genómicos también pueden usarse para diseñar métodos de conservación *ex situ* (mediante la priorización de colecciones de germoplasma en función de la duplicidad/redundancia genética), así como para encontrar genes importantes para la conservación *in situ* de especies de ají localmente amenazadas, a partir del cómputo de sus valores de adaptación genómicamente estimados.



Foto: Esteban Castaño Llanos

Tabla 2.2. Número de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP, por su sigla en inglés) detectados entre las especies de *Capsicum* utilizando diferentes plataformas de genotipado

Tecnología empleada	Especie + número genotipos	Número de SNP	Objetivos	Conclusiones	Citación
Matriz de ADN/chip					
Affymetrix GeneChip	<i>C. annuum</i> (40), <i>C. frutescens</i> (1), <i>C. chinense</i> (1) y <i>C. pubescens</i> (1).	33.401.	Desarrollo de la matriz Pepper GeneChip® de Affymetrix para la detección de polimorfismos y el análisis de la expresión en <i>Capsicum</i> .	Validación de marcadores de transcripción del genoma completo para evaluar características genéticas en <i>Capsicum annuum</i> .	Hill et al. (2013).
Chip genético Affymetrix	<i>C. annuum</i> (40).	6.426.	Diseño de una matriz con una redundancia de 13 sondas por posición de par de bases para integrar múltiples valores de hibridación y detectar polimorfismos de posición única (SPP, por su sigla en inglés).	Se identificaron 6.426 SPP abarcando 3.818 unigenes en líneas de <i>C. annuum</i> , y el análisis genético y de diversidad mostró una agrupación del germoplasma confirmada por ACP y análisis filogenético.	Hill et al. (2013).
Matriz Illumina Infinium (PepperSNP16K)	Una población de mapeo interespecífica (90).	5.546.	Resecuenciación de líneas endogámicas para completar el mapa de haplotipos (HapMap) para el genoma de <i>Capsicum</i> basado en SNP.	Construcción de la herramienta estandarizada PepperSNP16K para análisis genéticos, con el fin de facilitar el intercambio de hallazgos y el análisis de locus de rasgo cuantitativo (QTL, por su sigla en inglés) para mejorar continuamente el pimiento a nivel mundial.	Hulse-Kemp et al. (2016).
Matriz Illumina Infinium (CapSNP15K)	Una población de mapeo interespecífica (297).	5.569.	Identificación SSR en todo el genoma del pimiento (<i>Capsicum</i>) y su evaluación para desarrollar marcadores genéticos.	Es el primer informe sobre la caracterización exhaustiva de los motivos SSR en los genomas de pimientos.	Cheng et al. (2016).

Continúa en la siguiente página ▼



Tecnología empleada	Especie + número genotipos	Número de SNP	Objetivos	Conclusiones	Citación
Secuenciación de nueva generación					
Genotipado por secuenciación (<i>genotyping by sequencing</i> [GBS])	<i>C. annuum</i> (222).	108.591.	Implementación del enfoque GBS para identificar SNP en todo el genoma de <i>Capsicum</i> y evaluación de la diversidad genética en un subconjunto de 222 genotipos de <i>Capsicum annuum</i> cultivados.	Evaluación de la diversidad genética en accesiones de <i>C. annuum</i> mediante GBS.	Taranto et al. (2016).
GBS.	<i>C. annuum</i> (94).	66.960.	GWAS para identificar regiones genómicas y genes candidatos asociados con el contenido de capsaicinoides y el peso del fruto en una colección diversa de accesiones de <i>Capsicum annuum</i> .	Identificación de 16 SNP fuertemente asociados al tamaño del fruto y de 14 SNP comunes asociados a capsaicina y dihidrocapsaicina.	Nimmakayala et al. (2016).
GBS.	<i>C. baccatum</i> (283) y <i>C. annuum</i> (94).	77.407.	Estudio de estructura de la población y de domesticación de dos especies de pimientos cultivados incompatibles.	El mapeo de SNP al genoma de referencia de <i>C. annuum</i> identificó SNP homólogos entre dos genomas incompatibles de pimientos cultivados.	Nimmakayala, Abburi, Saminathan, Almeida et al. (2016).
WGRS.	<i>C. baccatum</i> (1) y <i>C. annuum</i> (1).	4.887.031.	Identificación de marcadores SNP en todo el genoma relacionados con la resistencia al oídio (PM) en dos variedades de pimiento.	SNP asociados a la resistencia a PM.	Ahn et al. (2018).
GBS.	<i>C. annuum</i> (145), <i>C. chinense</i> (42) y <i>C. frutescens</i> (21).	109.610.	Implementación de un mapeo de QTL y GWAS para el contenido de capsaicinoides en pimientos mediante resecuenciación del genoma completo y GBS.	Identificación de un conjunto de 99 SNP como potenciales marcadores genéticos que influyen específicamente en los niveles de capsaicina en <i>Capsicum</i> , pero no se obtuvieron asociaciones significativas para dihidrocapsaicina o capsaicinoides.	Han et al. (2018).
WGRS.	Una población de mapeo intraespecífica (120).	1.431.214.	Resecuenciación de las líneas parentales y las líneas recombinantes endogámicas (RIL) de <i>Capsicum</i> con coberturas de 18x y 1x, respectivamente, utilizando un mapa de alta densidad y 120 RIL derivadas de un cruce entre <i>C. annuum</i> Perennial y <i>C. annuum</i> Dempsey para el mapeo QTL de rasgos hortícolas.	Identificación de QTL para rasgos de fruto, arquitectura de la planta y hoja, e informaron por primera vez de QTL que controlan rasgos relacionados con la flor en <i>Capsicum</i> .	Han et al. (2016).

Continúa en la siguiente página ▼



Tecnología empleada	Especie + número genotipos	Número de SNP	Objetivos	Conclusiones	Citación
Secuenciación de nueva generación					
Secuenciación de fragmentos amplificados de locus específico (SLAF-seq., por su sigla en inglés).	<i>C. annuum</i> (249).	106.848.	Desarrollo de 249 plantas F2 derivadas de un cruce intraespecífico entre las líneas endogámicas de pimiento Z4 y Z5.	Línea base para la mejora asistida por marcadores moleculares, y para la clonación y análisis funcional de genes clave que controlan el primer nudo floral (FFN, por su sigla en inglés) usando marcadores SNP.	Zhang et al. (2018).
GBS.	<i>Capsicum</i> (220), <i>C. chinense</i> (62), <i>C. frutescens</i> (14), <i>C. pubescens</i> (13), entre otras.	746.450.	Estudio de la variación genómica y confirmación de la subdivisión en clados y especies, para mostrar que en <i>C. annuum</i> la principal subdivisión separa frutos grandes y voluminosos de los pequeños.	Identificación de un conjunto de marcadores útiles para estudios genéticos de poblaciones y análisis de asociación genética en <i>C. annuum</i> .	Colonna et al. (2019).
SLAF-seq.	<i>Capsicum</i> (287).	594.429.	Análisis de la diversidad genética, la distribución de SLAF y SNP, la diferenciación de poblaciones y determinación del modelo estadístico óptimo.	Señales de GWAS eran altamente consistentes con el gen restaurador de la fertilidad (Rf) para la esterilidad masculina citoplasmática (CMS, por su sigla en inglés).	Wu et al. (2019).
WGRS.	<i>C. annuum</i> (229), <i>C. baccatum</i> (48), <i>C. chinense</i> (48) y <i>C. frutescens</i> (25).	18.663.	Selección genómica para predecir rasgos relacionados con la fruta en pimiento usando datos genotípicos y fenotípicos de una población de entrenamiento para predecir fenotipos en una población de prueba solo con datos genotípicos.	Efecto de la cantidad de marcadores, los métodos de predicción y la estructura poblacional en la predicción de rasgos relacionados con la fruta a partir de datos genotípicos.	Hong et al. (2020).
GBS.	<i>Capsicum</i> spp. (10.138).	527.474.	Genotipificación de más de 10.000 muestras de pimiento (<i>Capsicum</i> spp.) mediante GBS de SNP de bancos de germoplasma mundial e investigación de la historia reciente de este cultivo.	Asociaciones de marcadores y barridos selectivos que afectan rasgos como la pungencia.	Tripodi et al. (2021).

Fuente: Elaboración propia con base en Shirasawa et al. (2005)

El conocimiento de la diversidad genómica de una especie o género puede ser de gran utilidad para el entendimiento de la variabilidad en características agronómicas de un cultivo y para la identificación de sus componentes genéticos. El análisis de la diversidad de un cultivo, con la caracterización genética de los genotipos que lo componen y de sus variaciones morfológicas, permite identificar adaptaciones a condiciones de estrés y aclarar los componentes genéticos tras dicha adaptación (Morris et al., 2013). En los últimos años, la metodología de GWAS ha sido aplicada en el género *Capsicum* para el estudio de la variabilidad en diferentes características agronómicas de interés. Por ejemplo, se ha evaluado el contenido de capsaicinoides (Nimmakayala, Abburi, Saminathan, Alaparthi et al., 2016), la morfología del fruto (Colonna et al., 2019) y otros caracteres relacionados con el crecimiento de la planta (Wu et al., 2019). La investigación realizada por Tripodi et al. (2021), empleando 10.000 accesiones originarias de diferentes continentes, encontró variaciones en la pungencia del fruto y en el número de pedicelos por axis de la planta, lo que muestra componentes genéticos asociados a estos caracteres en los cromosomas 2 y 6, respectivamente. En los estudios realizados para entender la variabilidad en el contenido de capsaicinoides, se empleó una colección de *Capsicum* conformada por 94 accesiones obtenidas de distintas zonas geográficas del mundo.

Implementando la técnica de GBS, se obtuvieron 66.960 SNP, con los cuales se identificaron QTL asociados tanto al contenido de estos compuestos en el

fruto como al tamaño. En zonas cercanas a los QTL, se encontró la presencia de genes cuya función está relacionada con la producción de capsaicina y dihidrocapsaicina, tales como proteína ankirina y proteína IKI3, entre otros (Nimmakayala, Abburi, Saminathan, Alaparthi et al., 2016). Para el análisis de la variabilidad en la morfología del fruto de ají se empleó una colección de 373 genotipos pertenecientes a 11 especies distintas, con los cuales se generaron 746.000 SNP. Empleando estos volúmenes de información, se logró determinar la amplia variabilidad en las formas de los frutos en especies comerciales de este cultivo. Adicionalmente, se encontraron ocho QTL en los cromosomas 3, 10 y 11, los cuales estarían determinando la morfología del fruto (Colonna et al., 2019).

Por otra parte, el estudio realizado por Wu et al. (2019) permitió la caracterización morfológica y genética de 287 accesiones empleando 9.000.000 de SNP. Con esta información se logró determinar la relación entre caracteres morfológicos tales como forma de la hoja, color del fruto y pungencia, con los marcadores moleculares obtenidos. Asociados a estos caracteres, se encontraron QTL en los cromosomas 6, 10 y 11 de *Capsicum*. La identificación de asociaciones significativas parámetro-marcador permite el descubrimiento de QTL candidatos que podrían ser utilizados para la selección de genotipos útiles en programas de fitomejoramiento (Voss-Fels & Snowdon, 2016). Adicionalmente, el posterior análisis de dichos QTL mediante anotación genómica facilita la identificación de genes relacionados con rasgos de interés.

A nivel global existe una amplia diversidad morfológica y genética en el género *Capsicum*, la cual se alberga en las diferentes colecciones de germoplasma ubicadas alrededor del mundo. Hay diversos estudios en los que esa diversidad se ha caracterizado ampliamente, lo que evidencia el potencial agroindustrial de los frutos de este cultivo. Por otra parte, la variabilidad ambiental producto del cambio climático podría resultar en condiciones de estrés. Por tales razones, es importante que las investigaciones se enfoquen en el mejoramiento de caracteres útiles para la agroindustria y que permitan la adaptabilidad y el incremento de la productividad en condiciones subóptimas de crecimiento (tabla 2.3). Los primeros cruzamientos realizados para la domesticación del género *Capsicum* permitieron la generación de una amplia diversidad en los frutos,

con lo que se logró la obtención de variedades actuales tipo jalapeño, serrano y ancho (Ramalho do Rêgo & Monteiro do Rêgo, 2016). Hasta la fecha, la principal metodología empleada para el fitomejoramiento en este género ha sido la selección en masa, sin embargo, recientemente se viene empleando el método de hibridación. Debido a que el mejoramiento de una especie perenne puede tomar mínimo alrededor de una década, desde los primeros cruces hasta la obtención de una nueva variedad, conocer la diversidad morfológica, fisiológica, bioquímica y genómica de los genotipos disponibles de la especie o género es una alternativa para lograr avances a mayor escala. Las metodologías establecidas para el fitomejoramiento se han enfocado en aumentar la productividad y la calidad básica de un cultivo.

Tabla 2.3. Rasgos agroindustriales y agronómicos empleados en programas de fitomejoramiento

Característica de interés	Referencia
Precocidad, productividad total, cantidad de frutos por planta, longitud del fruto, altura de la planta.	Singh et al. (2014).
Precocidad, composición química del fruto.	Banga y Banga (1998).
Peso seco de los frutos, calidad del fruto, alta productividad.	Rohini y Lakshmanan (2016).
Días para floración, humedad del fruto, ramificaciones secundarias por planta, longitud del pedicelo, forma del fruto, número de semillas por fruto.	Patel et al. (2015).

Continúa en la siguiente página ▼





Característica de interés	Referencia
Contenido de materia seca, contenido de ácido ascórbico, contenido de capsaicina, contenido de oleorresina.	---
Amplitud de follaje.	Nagaraja et al. (2016).
Número de ramificaciones primarias por planta, perímetro del fruto, peso de semillas, contenido de vitamina C, contenido de betacaroteno, índice de enfermedad en la planta causado por virus, heterobeltosis por fruto.	Bhutia et al. (2015).
Pungencia (contenido de capsaicina y dihidrocapsaicina).	Naresh et al. (2016).
Días para aparición de la primera flor, días para maduración del fruto, rendimiento.	Sharma et al. (2013).
Diámetro ecuatorial del fruto.	---
Grosor del pericarpio.	Payakhapaab et al. (2012).
Días para maduración del primer fruto, días para cosechar, longitud del peciolo, peso fresco.	Tembhurne & Rao (2012).
Tiempo de floración y fructificación.	Silva et al. (2017).
Contenido de vitamina E.	Wu (2017).
Resistencia a <i>Phytophthora</i> .	Lee et al. (2012).
Resistencia a antracnosis.	Mishra et al. (2019).
Tolerancia a altas temperaturas.	Usman et al. (2018).
Tolerancia a sequía.	Lakshmi Sahitya et al. (2018).
Tolerancia a salinidad.	Balasankar et al. (2017).

Fuente: Elaboración propia

Sin embargo, hoy en día los consumidores buscan otras características sensoriales, las cuales deben ser consideradas por los fitomejoradores. Por lo tanto, los investigadores en esta área deben conocer las problemáticas asociadas a la producción, mercadeo y consumo de *Capsicum*, al igual que las tendencias a mediano y largo plazo. Por ejemplo, en la actualidad los consumidores son conscientes del daño ambiental provocado por prácticas agrícolas equivocadas, reconocen la importancia de una agricultura sostenible e identifican el potencial nutricional de las frutas gracias a la gran cantidad de metabolitos secundarios que producen (Byrne, 2012).

Un factor importante para considerar en programas de fitomejoramiento es la disponibilidad de germoplasma y su variabilidad genética. Recientemente, un estudio evaluó la diversidad de 10.000 accesiones localizadas en bancos de germoplasma a nivel mundial, e identificaron una amplia variación en la pungencia de los frutos, la cual se ha visto influenciada por las preferencias locales. Adicionalmente, la facilidad con la cual pueden ser transportados los frutos y la viabilidad de las semillas permitieron su amplia dispersión en diferentes continentes (Tripodi et al., 2021). Uno de los métodos más usados para incrementar la variabilidad e introducir características deseables en un cultivo es la hibridación, la cual facilita la combinación genética y la especiación. Sin embargo, en el género *Capsicum*

el cruzamiento entre diferentes especies no se ha explorado lo suficiente, debido a la dificultad para manejar las flores y a la poca cantidad de semillas viables por fruto (Ramalho do Rêgo & Monteiro do Rêgo, 2016). Por otra parte, los cruzamientos entre diferentes variedades de la misma especie alcanzan una suficiente cantidad de semillas por fruto, aunque estos se producen en menor cantidad (Nascimento et al., 2015).

Debido a la gran cantidad de usos a partir del fruto de *Capsicum*, los esfuerzos de los investigadores por mejorar la utilidad agroindustrial de este cultivo se han enfocado en distintas características agronómicas. La mayoría de trabajos de fitomejoramiento se ha concentrado en ajís dulces pertenecientes a la especie *C. annuum*, con lo que se ha logrado incrementar el rendimiento, disminuir la pungencia e intensificar la coloración del fruto. También se ha conseguido mejorar la tolerancia a estrés biótico, como *Phytophthora*, antracnosis, marchitamiento, mildew polvoso y virus, y a factores abióticos, como altas y bajas temperaturas, sequía y salinidad. Por otra parte, en chiles picantes la investigación se ha concentrado en la especie *C. frutescens*, la cual es considerada fuente de genes de resistencia a enfermedades (Jaiswal et al., 2021). Empleando esta especie y la hibridación interespecífica, se ha logrado generar resistencia contra virus en genotipos de *C. annuum* (Visalakshi & Pandiyan, 2018). Adicionalmente, el contenido



de capsinoides y capsaicinoides se ha incrementado usando genotipos tipo habanero y jolokia de la especie *C. chinense*, lo cual ha generado líneas de mayor pungencia debido a la acumulación de estos metabolitos en la placenta y en el pericarpio del fruto (Jang et al., 2021).

En Colombia, como se mencionó anteriormente, se cuenta con una amplia diversidad de ají, representada en los bancos de germoplasma nacionales. Recientemente, se evaluaron 22 genotipos para identificar líneas con mayor contenido de capsaicina que las variedades comerciales, con lo que se logró identificar seis líneas con mayor pungencia pertenecientes a las especies *C. annum*, *C. chinense* y *C. frutescens*. Entre otros caracteres deseables en estos genotipos, se encontró mayor rendimiento y peso del fruto, de forma similar a los testigos comerciales (Zúñiga-Daza, 2021).

El uso de métodos convencionales y moleculares para el fitomejoramiento se considera una aproximación adecuada para la generación de nuevos cultivares en el género *Capsicum* y para la explotación del amplio potencial nutricional y comercial del fruto alrededor del mundo (Rezaul Karim et al., 2021). Recientemente, el método de mejoramiento de la heterosis ha sido aplicado exitosamente para el incremento de la productividad y para alcanzar caracteres con importancia económica. Esta metodología em-

plea diversas líneas genéticamente endogámicas con buena habilidad de combinación, con el fin de explotar el efecto dominante del carácter deseado. Así, aplicando este método se han logrado mejorar el número de frutos por planta, y la longitud y el volumen del fruto (Herath et al., 2021). Por otra parte, el uso de la selección genómica es una alternativa para lograr mayores avances en la generación de nuevas variedades con caracteres agronómicos de interés, ya que las características relacionadas con el fruto son controladas cuantitativamente por los genes heredados. Empleando la diversidad morfológica y genética de 351 accesiones de las especies *C. annum*, *C. baccatum*, *C. chinense*, *C. frutescens* y *C. chacoense*, se logró predecir con alta precisión los caracteres de tamaño, forma y peso del fruto, así como grosor del pericarpio, lo cual demuestra el amplio potencial de la selección genómica y la diversidad de un cultivo en el inicio de un programa de fitomejoramiento, debido a la comprensión de la arquitectura de los frutos (Hong et al., 2020). Gracias a la gran cantidad de información morfológica y genética disponible en los bancos de germoplasma de *Capsicum*, los investigadores han logrado predecir el comportamiento de genotipos bajo diferentes condiciones ambientales. Empleando 300 accesiones representativas de la colección global de *Capsicum*, se identificaron 33 genotipos promisorios para ser empleados como líneas parentales en el mejoramiento de la tolerancia a temperaturas elevadas (Fumia et al., 2023).

Arquitectura genómica de los biocompuestos en frutos de ají

Los resultados alcanzados hasta el momento utilizando las diferentes estrategias de mejoramiento clásico podrían acelerarse combinando las estrategias de mejoramiento genómicamente asistidas y las metodologías multiómicas (transcriptómica, metabolómica, proteómica y epigenómica). Esto facilitaría el descubrimiento de genes de interés, así como de vías biológicas complejas controladas por mecanismos genéticos y epigenéticos, con el fin de desarrollar líneas elite en *Capsicum* (Lozada et al., 2022), incluso para biocompuestos.

Los frutos de ají pueden variar en su forma, color y tamaño; también pueden ser dulces, como el pimentón (*C. annuum*) verde, o picantes, como los chiles (*C. frutescens*) y las cayenas. El color puede ser verde, amarillo, naranja o rojo, correspondiendo a diferentes etapas de maduración y a la capacidad de sintetizar carotenoides (Buckenhüskes, 2003). Así como la variación morfológica en frutos es sobresaliente, también lo es en términos de compuestos bioactivos. Entre los compuestos más importantes del ají se encuentran los capsaicinoides, pues se ha determinado que aproximadamente el 90 % de estos está representado por la capsaicina y la dihidrocapsaicina. Dichos compuestos son los que dan la sensación de picante o ardor, la cual es una de las principales características que hacen atractivo el fruto del ají (Giuffrida et al., 2013; Osorio-Barraza et al., 2021; Saleh et al., 2018) entre las especies del género.

C. annuum es la especie más variable en pungencia, las especies *C. chinense* y *C. frutescens* son las que presentan niveles de pungencia más altos, mientras que *C. baccatum* presenta el nivel más bajo de pungencia, y *C. pubescens* un nivel leve (Saleh et al., 2018). La composición nutricional y los compuestos bioactivos, como fenoles, flavonoides, carotenoides, capsaicinoides y vitaminas, pueden variar dependiendo de la especie y la variedad de ají. Otros factores que influyen sobre estas cualidades son la etapa de maduración, el ambiente, el manejo del cultivo, el genotipo o la localización geográfica del cultivar, así como la época de cosecha, y las condiciones de almacenamiento y procesamiento poscosecha (Osorio-Barraza et al., 2021). Algunas investigaciones han mostrado que se encuentran mayores contenidos de vitamina C en frutos rojos de ají en estado maduro, en comparación con los de color verde (Marín et al., 2004).

También vale la pena explorar la diversidad genética intrínseca a las especies para usos gastronómicos y bioeconómicos innovadores. Los ajís son consumidos en polvo, en crudo o como colorante, siendo usados en la industria de la pasta, en la producción de especias o como acompañantes en la preparación de guisos y sopas. También se emplean en la elaboración de platillos gastronómicos de alto valor, en asados, salsas y encurtidos (Dhamodharan et al., 2022; Osorio-Barraza et al., 2021). Varios de estos rasgos culinarios podrían ser objeto de selección genética.



Actualmente, los ajís también se usan como planta medicinal debido a sus componentes benéficos para la salud. Así, se usan para enfermedades como cáncer, en procesos antiinflamatorios y en otras dolencias no transmisibles. Concretamente, se utilizan en la producción de extractos en la industria farmacéutica y cosmética; en áreas agrícolas, para la producción de bioinsumos, y en la agroindustria alimentaria, en la preparación de diferentes derivados para la generación de valor agregado en calidades de la fruta que no puedan ser comercializadas por su bajo estándar de calidad (Baenas et al., 2019; Saleh et al., 2018). Explorar la variación genética subyacente a esta diversidad de fenotipos

y usos no convencionales es una vía de investigación promisorio. Por ejemplo, si bien los compuestos defensivos capsianósidos son producidos en tejidos vegetativos, pueden tener funciones importantes para la resistencia a plagas y enfermedades, y también como agentes citotóxicos.

Híbridos de ají (*Capsicum* spp.) con perfiles mejorados de compuestos bioactivos y su impacto en la agroindustria

El desarrollo de nuevos híbridos de ají (*Capsicum* spp.) puede tener un impacto significativo en la agroindustria, al permitir el desarrollo de nuevos



productos con características mejoradas en términos de compuestos bioactivos, calidad nutricional y atributos sensoriales (Pinar et al., 2023). Estas innovaciones pueden generar nuevas oportunidades para impulsar productividad y competitividad. Karaman et al. (2023) realizaron un estudio utilizando 104 poblaciones de RIL derivadas de un cruce entre *C. annuum* (pimiento largo) como progenitor femenino y *C. frutescens* (PI 281420) como progenitor masculino, junto con los padres y dos cultivares estándar de pimiento de la región de Kahramanmaraş (Turquía) (Bozok KM1 y Maraş 1 KM2), con el objetivo de estudiar la herencia de caracteres de interés e identificar genes o regiones

genómicas importantes. Los hallazgos de este estudio (tabla 2.4) destacan el éxito del enfoque de hibridación para generar genotipos con propiedades bioactivas mejoradas. Las RIL desarrolladas en esta investigación representan una valiosa fuente de compuestos biofuncionales con una importante capacidad antioxidante, lo cual los convierte en una materia prima atractiva para la creación de productos funcionales. Estos resultados indican la posibilidad de generar híbridos con perfiles bioquímicos mejorados en relación con los progenitores, lo que podría tener implicaciones importantes para la selección y el desarrollo de variedades con características nutricionales y funcionales mejoradas.



Foto: Oscar Alfonso Loaiza-Loaiza

Tabla 2.4. Genotipos con propiedades bioactivas mejoradas

Compuestos bioactivos	Genotipos	Cantidad	Parental femenino	Parental masculino
CFT (mg GAE/g)	6	17,15	14,29	9,79
	17	16,32		
	54	16,54		
CTF (mg CE/g)	19	5,36	3,73	3,76
	43	5,46		
TC (mg CE/g)	11	1,53	1,17	0,59
	25	1,48		
	67	1,49		
TH (mg TAE/g)	6	58,83	5,84	3,74
	85	52,57		
	90	63,67		
CTA (mg/kg)	83	364,6	74,9	159,5
	90	516,6		
Capsaicina (mg/100 g)	71	1405,9	570,9	674,9
	43	1346		
	34	1321,2		
Dihidrocapsaicina (mg/100 g)	43	640,4	138,3	297,5
	71	597,9		
	38	538,5		

CFT: contenido fenólico total; CTF: contenido total de flavonoides; TC: tanino condensado; TH: tanino hidrolizable; CTA: contenido total de antocianinas. Cuantificaciones en peso seco.

Fuente: Elaboración propia con base en Karaman et al. (2023)

Por otro lado, Souza et al. (2022) estudiaron la estabilidad de los compuestos bioactivos sometidos a diferentes métodos de secado de los híbridos Hetényi (*C. frutescens*), Unikal (*C. annuum*) y Unijol (*C. annuum* x *C. chinense*) desarrollados por la compañía Univer Product Enterprise, ubicada en Hungría, a través de un programa de mejoramiento que involucró el cruce de genotipos húngaros tradicionales con el habanero. Los resultados (tabla 2.5) demostraron que el genotipo Unijol presentó una retención mayor tanto de capsaicina como de carotenoides, en comparación con Hetényi y Unikal, lo que sugiere una mayor resistencia al calor y al estrés oxidativo. Además, el secado natural resultó

en una mejor retención de carotenoides y capsaicinoides, en comparación con los métodos de secado térmico para todos los híbridos, lo cual resalta la importancia de las condiciones de procesamiento suaves para preservar los compuestos beneficiosos. Es importante destacar que los carotenoides, al formar micelas con la fase lipídica, aumentan su estabilidad frente a la enzima lipoxigenasa, lo que conduce a una conservación más duradera del color en los productos (Pinar et al., 2023). Estos hallazgos reflejan la importancia de la adecuada selección de genotipos y métodos de secado para el desarrollo de productos agroindustriales secos de alta calidad.

Tabla 2.5. Contenido de compuestos bioactivos en los diferentes híbridos

Híbrido	Compuesto bioactivo	Contenido inicial (mg/g)	Retención de secado natural (%)	Retención de secado térmico (%)
Hetényi	Carotenoides totales	6,05	53	43-46
	Capsaicinoides totales	4,56	86	58-78
Unikal	Carotenoides totales	4,46	77	52-59
	Capsaicinoides totales	3,54	46	35-40
Unijol	Carotenoides totales	4,10	138	76-82
	Capsaicinoides totales	31,47	93	67-71

Fuente: Elaboración propia con base en Souza et al. (2022)





Otro estudio, realizado por Bal et al. (2024), revela una variabilidad genética sustancial entre los padres y los híbridos para los caracteres de ácido ascórbico, contenido de capsaicina, contenido de oleorresina y β -caroteno, en el cruce medio dialélico 6×6 de ají. La presencia de interacciones significativas entre padres e híbridos sugiere que los efectos genéticos no aditivos desempeñan un papel en la expresión de estos rasgos, lo que brinda oportunidades para explorar la heterosis y seleccionar híbridos superiores con altos niveles de compuestos.

Estos avances en el desarrollo de híbridos de ají con perfiles mejorados de compuestos bioactivos tienen implicaciones significativas para la agroindustria (tabla 2.4). La disponibilidad de va-

riedades con mayor valor nutricional y funcional puede impulsar la creación de nuevos productos alimenticios y nutracéuticos, así como mejorar la calidad y la competitividad de los productos existentes. Además, la incorporación de características de resistencia a enfermedades y tolerancia al estrés en estos híbridos puede contribuir a una mayor sostenibilidad y rentabilidad en la producción de este material.

En conclusión, la continua investigación y colaboración entre fitomejoradores, científicos y la industria será fundamental para capitalizar estos avances y desarrollar variedades de ají que combinen altos rendimientos, calidad superior y beneficios para la salud, lo que a su vez impulsará la innovación y el crecimiento en este sector.

Rutas biosintéticas de los principales biocompuestos en los frutos de ají

El género *Capsicum* es conocido por su rica composición química, que incluye capsaicinoides, carotenoides, flavonoides y compuestos volátiles, que contribuyen a la pungencia, el color y el aroma característicos de los frutos de ají y, además, les confieren propiedades destacables en lo relacionado con la salud preventiva. A continuación, se detallan algunas de las rutas biosintéticas de las principales familias de compuestos reportados en *Capsicum*.



Foto: Esteban Castaño Llanos

Capsaicinoides

La biosíntesis de los capsaicinoides, principalmente capsaicina y dihidrocapsaicina, ocurre predominantemente en la placenta del fruto, a través de la ruta de los fenilpropanoides. Este proceso implica la condensación de vanillina, derivada de la vía del ácido cinámico, con precursores acílicos provenientes de ácidos grasos. Los pasos clave en su biosíntesis incluyen transaminación, descarboxilación, elongación y reducción de los compuestos intermediarios. La elongación, promovida por la malonil-CoA, puede ocurrir en dos o hasta cuatro ciclos, dependiendo del capsaicinoide que se esté sintetizando. Así, la capsaicina se forma a partir del ácido 8-metil-trans-6-nonenóico, mientras que la dihidrocapsaicina proviene del ácido 8-metilnonanoico (Cheok et al., 2017; Fujiwake et al., 1982).



Carotenoides

Los carotenoides son una clase de compuestos tetraterpenoides que proporcionan los colores amarillos y naranjados de los frutos de *Capsicum*. Su biosíntesis comienza con la ruta del ácido mevalónico, que se convierte en los precursores de C₅, difosfato de isopentenilo y pirofosfato de dimetilalilo. Estos precursores se condensan para formar geranilgeranil difosfato, el precursor del fitoeno, que luego se desatura e isomeriza para producir licopeno (rojo) y, posteriormente, α -caroteno y β -caroteno (naranja) (Valduga et al., 2009). En algunos casos, estos carotenos pueden hidroxilarse para formar xantofilas de color amarillo, como la luteína y la zeaxantina. Es de resaltar que la regulación de la síntesis de carotenoides está influenciada por factores genéticos y ambientales, y que la maduración del fruto juega un papel crucial en la acumulación de estos compuestos (Gómez-García & Ochoa-Alejo, 2013).



Foto: Oscar Alfonso Loaiza-Loaiza



Foto: Esteban Castaño Llanos

Flavonoides

Los flavonoides en los frutos de *Capsicum* contribuyen a sus propiedades antioxidantes, antiinflamatorias y a algunas de sus coloraciones particulares. La biosíntesis de flavonoides se inicia con el catabolismo de la fenilalanina, el cual es catalizado por la fenilalanina liasa (PAL), la hidroxilasa del ácido cinámico (C4H) y la cumaril-CoA ligasa (4CL), para formar el sustrato inicial para la síntesis de flavonoides: la p-cumaroil-CoA. Tras las reacciones de desaturación e isomerización catalizadas por la chalcona sintasa (CHS) y la chalcona isomerasa (CHI), se produce naringenina a partir de p-cumaroil-CoA y 3 malonil-CoA. La naringenina es un intermediario central para la biosíntesis de flavonoides, y es catalizada para formar diferentes tipos de flavonoides mediante una serie de enzimas, como flavonoide 3-hidroxilasa (F3H), flavonoide

3'-hidroxilasa (F3'H), flavonoide 3'5'-hidroxilasa (F3'5'H), flavonoide sintasa (FNS), flavonol sintasa (FLS), dihidroflavonol 4-reductasa (DFR), antocianidina sintasa (ANS) y antocianina reductasa (ANR). Sin embargo, las antocianinas producidas en el citoplasma son inestables y requieren una modificación adicional de la glucosilación por parte de la UDP-glucosiltransferasa (UGT), y, finalmente, se transfieren a la vacuola para su almacenamiento por la glutatión S-transferasa (GST) (Jaakola, 2013). Los flavonoides están ampliamente involucrados en los procesos fisiológicos de las plantas, incluyendo la atracción de polinizadores; la interacción entre plantas, microorganismos y animales; la protección de las plantas contra el daño de los rayos UV (Ferrer et al., 2008), y la formación de colores en flores, frutos y semillas (Y. Liu et al., 2023).



Foto: Esteban Castaño Llanos

Compuestos volátiles

Los componentes orgánicos volátiles (COV, por su sigla en inglés) son metabolitos secundarios que se producen principalmente por vías metabólicas de ácidos grasos y terpenos (Liu et al., 2021). En particular, los aldehídos, alcoholes y ésteres se sintetizan a partir de vías metabólicas de ácidos grasos. Primero, los glicéridos son catalizados por lipasas para formar el sustrato de partida, es decir, ácidos grasos libres. A las reacciones de oxidación, craqueo y deshidrogenación catalizadas por la desaturasa de ácidos grasos (FAD), la lipoxigenasa (LOX), la hidroperóxido liasa (HPL) y la alcohol deshidrogenasa (ADH), les sigue la producción de aldehídos y alcoholes a partir de ácidos grasos insaturados. Los alcoholes pueden ser catalizados aún más por la alcohol aciltransferasa (AAT), para formar ésteres de cadena ramificada (Beekwilder et al., 2004). Sin embargo, la síntesis de lactonas es más complicada que la de los ésteres de cadena ramificada. Primero, los ácidos grasos necesitan formar cuatro o cinco intermedios de hidroxiácidos grasos mediante β -oxidación y, posteriormente, formar lactonas mediante autociclación o catálisis con AAT (Sánchez et al., 2013). Sardé et al. (2018) identificaron ocho genes LOX potenciales, de los cuales se predijo que CaLOX6 y CaLOX7 estarían involucrados en la biosíntesis de volátiles de hojas verdes. Experimentos previos de análisis de expresión génica indican que la alta expresión de ADH, HPL y LOX inducida por jasmonato de metilo y hexanal promovió la producción de α -farneseno y ácido hexanoico en la fruta (Padmanabhan et al., 2020; Magalhães et

al., 2021). Además de regular la producción de COV, también se ha informado que la LOX participa en el estrés abiótico, la defensa de patógenos microbianos y las reacciones de muerte celular (Y. Liu et al., 2023). Particularmente en *Capsicum* spp., la biosíntesis de compuestos volátiles está estrechamente relacionada con las vías metabólicas de los ácidos grasos y los terpenoides. La alta expresión de genes en estas vías metabólicas es clave para determinar la acumulación de volátiles en el fruto del pimiento. Además, Liu et al. (2023) han referenciado una red reguladora de la biosíntesis de volátiles, identificando genes candidatos potenciales que pueden estar involucrados en la biosíntesis de estos compuestos, con lo que han descubierto que las auxinas pueden regular la acumulación de volátiles en los frutos de pimiento, al inducir la alta expresión de proteínas sensibles a estas auxinas u otros factores.

Es así que comprender la arquitectura genómica y los mecanismos biosintéticos de los principales biocompuestos presentes en los frutos de *Capsicum* es importante para entender, optimizar y materializar sus aplicaciones agroindustriales y nutricionales. Así, la diversidad genética y las condiciones ambientales que condicionan su expresión desempeñan roles críticos para la diversidad metabólica, la concentración y las vocaciones de uso de estos materiales. Entre estos factores destaca la necesidad de enfoques específicos basados en el mercado para el cultivo y procesamiento de los frutos de ají



Foto: Oscar Alfonso Loaiza-Loaiza



Biotecnología y edición genética en ajís

La edición genética y la biotecnología han revolucionado el campo del mejoramiento de los ajís, ofreciendo herramientas poderosas para modificar de manera precisa el genoma de *Capsicum*, y así mejorar sus características agronómicas y nutricionales. CRISPR-Cas9, una de las técnicas más revolucionarias de los últimos años, permite a los investigadores modificar o eliminar genes que causan rasgos no deseados, así como editar genes beneficiosos a partir de otros genotipos y especies de ají.

De este modo, la generación de variedades es más rápida y eficiente que mediante métodos clásicos de selección e hibridación. El proceso de desarrollo de nuevas variedades de ají se ha acelerado significativamente gracias a la precisión sin precedentes de la edición genética. Por otro lado, la producción de plantas transgénicas con características mejo-

radas es otro ejemplo de la aplicación de la biotecnología en el cultivo de *Capsicum*. Por ejemplo, mediante la introducción de genes de resistencia provenientes de otras especies, se han desarrollado variedades de ají transgénicas con resistencia a enfermedades como el virus del mosaico y el tizón bacteriano. Además, se están utilizando técnicas transgénicas para introducir genes específicos relacionados con otros rasgos de interés, como la calidad del fruto y la tolerancia a estrés abiótico. A pesar de los avances prometedores en la edición genética y la biotecnología de los ajís, también hay problemas éticos que deben abordarse. En el caso de este fruto, es fundamental evaluar los riesgos ambientales y socioeconómicos asociados a la liberación de variedades transgénicas, especialmente por la posibilidad de flujo génico hacia poblaciones silvestres de *Capsicum*, y el eventual impacto sobre la diversidad genética local y los sistemas produc-



Foto: Oscar Alfonso Loaiza-Loaiza

tivos tradicionales. Dichos riesgos deben analizarse a la luz de la realidad agrícola colombiana —en la que predomina el cultivo de variedades nativas y criollas—, así como de los marcos regulatorios nacionales sobre organismos genéticamente modificados. Además, se requiere una regulación adecuada para garantizar la seguridad de los alimentos derivados de plantas transgénicas y para preservar la diversidad genética de los ajís, tanto cultivados como silvestres. Afortunadamente, la tecnología CRISPR-Cas9 (Doudna & Charpentier, 2014) trasciende este dilema al estar libre de transgén, con lo que perpetúa únicamente, en las líneas germinales, modificaciones intra e interespecíficas que también podrían obtenerse mediante esquemas de selección, hibridación y retrocruzamiento clásicos. En términos de cultivo de tejidos, la utilización de esta técnica para la propagación masiva de plantas es posible gracias a que las células vegetales son

totipotentes, lo que permite que una planta se pueda desarrollar a partir de una sola célula. La aplicación de esta técnica de cultivo es ampliamente usada para la producción de metabolitos secundarios (Kehie et al., 2016). En el caso particular de *Capsicum*, dicha técnica ha sido utilizada con el fin de producir metabolitos secundarios, como capsaicina y dihidrocapsaicina (Gutiérrez-Carbajal et al., 2010; Haque & Ghosh, 2018; Kehie et al., 2012, 2014, 2016; Sudha & Ravishankar, 2002). La producción *in vitro* de capsaicina se ha logrado mediante inducción de estrés osmótico (Kehie et al., 2012) y estrés de pH (Kehie et al., 2014), siendo estos componentes controlados directamente en el medio de cultivo. Por otra parte, la técnica de cultivo *in vitro* es ampliamente utilizada en procesos de mejoramiento no convencionales, como la transferencia de genes y la edición de genomas, lo que permite acelerar los resultados alcanzados.



Reflexión

Como se ha mostrado a lo largo de este capítulo, la amplia diversidad genética presente en el banco de germoplasma de *Capsicum* representa una base estratégica para el fitomejoramiento orientado a las condiciones agroecológicas y las demandas del mercado colombiano. Los retos actuales del mejoramiento genético en ají incluyen la integración de información genómica y fenotípica para acelerar la identificación de alelos asociados con resistencia a enfermedades, tolerancia a estrés abiótico, y atributos de calidad sensorial y nutricional. La adopción de enfoques de selección asistida por marcadores, modelamiento predictivo y edición génica ofrece oportunidades para desarrollar variedades adaptadas y competitivas, siempre en articulación con los productores y el sector agroindustrial. En este contexto, la investigación, el desarrollo y la innovación deben enfocarse en traducir el conocimiento científico en soluciones aplicables que fortalezcan la productividad y la sostenibilidad del sistema productivo de ají en Colombia. En el capítulo III se complementará esta información con la caracterización fenotípica de los materiales del banco de germoplasma, destacando los rasgos morfológicos de mayor interés para los programas de mejoramiento.



Foto: Oscar Alfonso Loaiza-Loaiza

Referencias

- Ahn, Y. K., Manivannan, A., Karna, S., Jun, T. H., Yang, E. Y., Choi, S., Kim, J. H., Kim, D. S., & Lee, E. S. (2018). Whole genome resequencing of *Capsicum baccatum* and *Capsicum annuum* to discover single nucleotide polymorphism related to powdery mildew resistance. *Scientific Reports*, 8(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23279-5>
- Agronet (2024). *Estadísticas - Participación departamental en la producción de ají*. https://agronet.gov.co/estadisticas/agricola?producto_nacional=07030101&anio_inicio_nacional=2015&anio_fin_nacional=2024&ciclo_nacional_filter=
- Alam, O., & Purugganan, M. D. (2024). Domestication and the evolution of crops: variable syndromes, complex genetic architectures, and ecological entanglements. *The Plant Cell*, 36(5), 1227-1241. <https://doi.org/10.1093/plcell/koae013>
- Baenas, N., Belović, M., Ilic, N., Moreno, D. A., & García-Viguera, C. (2019). Industrial use of pepper (*Capsicum annuum* L.) derived products: technological benefits and biological advantages. *Food Chemistry*, 274, 872-885. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.09.047>
- Bal, S., Karak, C., Mandal, A. K., & Chattopadhyay, A. (2024). Breeding chili pepper for simultaneous improvement in leaf curl virus and anthracnose disease tolerance and commercially important traits. *International Journal of Vegetable Science*, 30(1), 91-109. <https://doi.org/10.1080/19315260.2023.2301348>
- Balasankar, D., Praneetha, S., Arumugam, T., Manivannan, N., Jeyakumar, P., & Arulmozhiselvan, K. (2017). Assessment of salinity tolerance in chilli (*Capsicum annuum* L.) genotypes. *International Journal of Chemical Studies*, 5(6), 1194-1198. <https://www.chemijournal.com/archives/?year=2017&vol=5&issue=6&ArticleId=1446&si=false>
- Banga, S. S., & Banga, S. K. (Eds.). (1998). *Hybrid cultivar development*. Springer.
- Barboza, G. E., Carrizo García, C., Leiva González, S., Scaldaferro, M., & Reyes, X. (2019). Four new species of *Capsicum* (Solanaceae) from the tropical Andes and an update on the phylogeny of the genus. *PLoS One*, 14(1), 1-26. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209792>
- Beekwilder, J., Álvarez-Huerta, M., Neef, E., Verstappen, F. W., Bouwmeester, H. J., & Aharoni, A. (2004). Functional characterization of enzymes forming volatile esters from strawberry and banana. *Plant Physiology*, 135(4), 1865-1878. <https://doi.org/doi:10.1104/pp.104.042580>
- Bhutia, N. D., Seth, T., Shende, V. D., Dutta, S., & Chattopadhyay, A. (2015). Estimation of heterosis, dominance effect and genetic control of fresh fruit yield, quality and leaf curl disease severity traits of chilli pepper (*Capsicum annuum* L.). *Scientia Horticulturae*, 182, 47-55. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.11.017>
- Bosland, P. W., & Votava, E. J., (2012). *Peppers: vegetable and spice capsicums*. CABI.
- Buckenhüskes, H. J. (2003). Current requirements on paprika powder for food industry. En A. K. De (Ed.), *Capsicum: the genus 'Capsicum'* (pp. 223-230). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1201/9780203381151>



- Burbano-Erazo, E., León-Pacheco, R. I., Cordero-Cordero, C. C., López-Hernández, F., Cortés, A. J., & Tofiño-Rivera, A. P. (2021). Multi-environment yield components in advanced common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) × tepary bean (*P. Acutifolius* A. Gray) interspecific lines for heat and drought tolerance. *Agronomy*, 11(10). <https://doi.org/10.3390/agronomy11101978>
- Byrne, D. H. (2012). Trends in fruit breeding. En M. L. Badenes, & D. H. Byrne, *Fruit Breeding* (pp. 3-36). Springer. <https://avys.omu.edu.tr/storage/app/public/userdar/120378/Fruit%20Breeding%20M.L.%20Badenes,%20D.H.%20Byrne%202012.pdf>
- Carrizo García, C., Barboza, G. E., Palombo, N., & Weiss-Schneeweiss, H. (2022). Diversification of chiles (*Capsicum*, Solanaceae) through time and space: new insights from genome-wide RAD-seq data. *Frontiers in Genetics*, 13, 1-14. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1030536>
- Chaudhary, A., Kumar, R., & Solankey, S. S. (2013). Estimation of heterosis for yield and quality components in chilli (*Capsicum annum* L.). *African Journal of Biotechnology*, 12(47), 6605-6610. <https://doi.org/10.5897/ajb2013.13069>
- Cheng, J., Zhao, Z., Li, B., Qin, C., Wu, Z., Trejo-Saavedra, D. L., Luo, X., Cui, J., Rivera-Bustamante, R. F., Li, S., & Hu, K. (2016). A comprehensive characterization of simple sequence repeats in pepper genomes provides valuable resources for marker development in *Capsicum*. *Scientific Reports*, 6, 1-12. <https://doi.org/10.1038/srep18919>
- Cheok, C. Y., Sobhi, B., Adzahan, N. M., Bakar, J., Rahman, R. A., Karim, M. S. A., & Ghazali, Z. (2017). Physicochemical properties and volatile profile of chili shrimp paste as affected by irradiation and heat. *Food Chemistry*, 216, 10-18. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.08.011>
- Colonna, V., D'Agostino, N., Garrison, E., Albrechtsen, A., Meisner, J., Facchiano, A., Cardi, T., & Tripodi, P. (2019). Genomic diversity and novel genome-wide association with fruit morphology in *Capsicum*, from 746k polymorphic sites. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46136-5>
- Cortés, A. J., & Barnaby, J. Y. (2023). Editorial: harnessing genebanks: high-throughput phenotyping and genotyping of crop wild relatives and landraces. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1-6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1149469>
- Cortés, A. J., & Blair, M. W. (2018). Genotyping by sequencing and genome-environment associations in wild common bean predict widespread divergent adaptation to drought. *Frontiers in Plant Science*, 9, 128. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00128>
- Cortés, A. J., Cornille, A., & Yockteng, R. (2022). Evolutionary genetics of crop-wild complexes. *Genes*, 13(1), 1-5. <https://doi.org/10.3390/genes13010001>
- Cortés, A. J., & Du, H. (2023). Molecular genetics enhances plant breeding. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(12), 1-9. <https://doi.org/10.3390/ijms24129977>
- Cortés, A. J., & López-Hernández, F. (2021). Harnessing crop wild diversity for climate change adaptation. *Genes*, 12(5), 783. <https://doi.org/10.3390/genes12050783>
- Cortés, A. J., López-Hernández, F., & Blair, M. W. (2022). Genome-environment associations, an innovative tool for studying heritable evolutionary adaptation in orphan crops and wild relatives. *Frontiers in Genetics*, 13, 1-14. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.910386>

- Cortés, A. J., Skeen, P., Blair, M. W., & Chacón-Sánchez, M. I. (2018). Does the genomic landscape of species divergence in phaseolus beans coerce parallel signatures of adaptation and domestication? *Frontiers in Plant Science*, 871, 1-18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01816>
- De Oliveira, F. de A., Duarte, S. N., De Medeiros, J. F., Aroucha, E. M. M., & Dias, N. da S. (2015). Quality in the pepper under different fertigation managements and levels of nitrogen and potassium. *Revista Ciência Agronômica*, 46(4), 764-773. <https://scite.ai/reports/quality-in-the-pepper-under-PGWR5k>
- Dhamodharan, K., Vengaimaran, M., & Sankaran, M. (2022). Pharmacological properties and health benefits of *Capsicum* species: a comprehensive review. En O. B. Baylen Yllano (Ed.), *Capsicum: current trends and perspectives* (pp. 1-21). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.104906>
- Doudna, J. A., & Charpentier, E. (2014). The new frontier of genome engineering with CRISPR-Cas9. *Science*, 346(6213). <https://doi.org/10.1126/science.1258096>
- Duranova, H., Valkova, V., & Gabriny, L. (2022). Chili peppers (*Capsicum* spp.): the spice not only for cuisine purposes: an update on current knowledge. *Phytochemistry Reviews*, 21(4), 1379-1413. <https://doi.org/10.1007/s11101-021-09789-7>
- Espichán, F., Rojas, R., Quispe, F., Cabanac, G., & Marti, G. (2022). Metabolomic characterization of 5 native Peruvian chili peppers (*Capsicum* spp.) as a tool for species discrimination. *Food Chemistry*, 386. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.132704>
- Ferrer, J.-L., Austin, M. B., Stewart Jr., C., & Noel, J. P. (2008). Structure and function of enzymes involved in the biosynthesis of phenylpropanoids. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(3), 356-370. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.12.009>
- Fujiwake, H., Suzuki, T., & Iwai, K. (1982). Capsaicinoid formation in the protoplast from the placenta of *Capsicum* Fruits. *Agricultural and Biological Chemistry*, 46(10), 2591-2592. <https://doi.org/10.1271/bbb1961.46.2591>
- Fumia, N., Kantar, M., Lin, Y. P., Schafleitner, R., Lefebvre, V., Paran, I., Börner, A., Diez, M. J., Prohens, J., Bovy, A., Boyaci, F., Pasev, G., Tripodi, P., Barchi, L., Giuliano, G., & Barchenger, D. W. (2023). Exploration of high-throughput data for heat tolerance selection in *Capsicum annuum*. *Plant Phenome Journal*, 6(1), e20071. <https://doi.org/10.1002/ppj2.20071>
- Giuffrida, D., Dugo, P., Torre, G., Bignardi, C., Cavazza, A., Corradini, C., & Dugo, G. (2013). Characterization of 12 *Capsicum* varieties by evaluation of their carotenoid profile and pungency determination. *Food Chemistry*, 140(4), 794-802. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.09.060>
- Gómez-García, M. del R., & Ochoa-Alejo, N. (2013). Biochemistry and molecular biology of carotenoid biosynthesis in chili peppers (*Capsicum* spp.). *International Journal of Molecular Sciences*, 14(9), 19025-19053. <https://doi.org/10.3390/ijms140919025>
- Guevara-Escudero, M., Osorio, A. N., & Cortés, A. J. (2021). Integrative pre-breeding for biotic resistance in forest trees. *Plants*, 10(10), 1-13. <https://doi.org/10.3390/plants10102022>
- Gutaker, R. M., & Purugganan, M. D. (2024). Adaptation and the geographic spread of crop species. *Annual Review of Plant Biology*, 75, 679-706. <https://doi.org/https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-060223-030954>



- Gutiérrez-Carbajal, M. G., Monforte-González, M., Miranda-Ham, M. de L., Godoy-Hernández, G., & Vázquez-Flota, F. (2010). Induction of capsaicinoid synthesis in *Capsicum chinense* cell cultures by salicylic acid or methyl jasmonate. *Biologia Plantarum*, 54, 430-434. <https://doi.org/10.1007/s10535-010-0078-z>
- Han, K., Jeong, H. J., Yang, H. B., Kang, S. M., Kwon, J. K., Kim, S., Choi, D., & Kang, B. C. (2016). An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (*Capsicum annuum*). *DNA Research*, 23(2), 81-91. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsv038>
- Han, K., Lee, H.-Y., Ro, N.-Y., Hur, O.-S., Lee, J.-H., Kwon, J.-K., & Kang, B.-C. (2018). QTL mapping and GWAS reveal candidate genes controlling capsaicinoid content in *Capsicum*. *Plant Biotechnology Journal*, 16(9), 1546-1558. <https://doi.org/10.1111/pbi.12894>
- Haque, S. M., & Ghosh, B. (2018). An improved micropropagation protocol for the recalcitrant plant *Capsicum* - a study with ten cultivars of *Capsicum* spp. (*C. annuum*, *C. chinense*, and *C. frutescens*) collected from diverse geographical regions of India and Mexico. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 93(1), 91-99. <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1345331>
- Herath, H. M. S. N., Rafii, M. Y., Ismail, S. I., Nakasha, J. J., & Ramlee, S. I. (2021). Improvement of important economic traits in chilli through heterosis breeding: a review. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 96(1), 14-23. <https://doi.org/10.1080/14620316.2020.1780162>
- Hill, T. A., Ashrafi, H., Reyes-Chin-Wo, S., Yao, J. Q., Stoffel, K., Truco, M. J., Kozik, A., Michelmore, R. W., & Van Deynze, A. (2013). Characterization of *Capsicum annuum* genetic diversity and population structure based on parallel polymorphism discovery with a 30K unigene pepper GeneChip. *PLoS ONE*, 8(2), e56200. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056200>
- Hong, J.-P., Ro, N., Lee, H.-Y., Kim, G. W., Kwon, J.-K., Yamamoto, E., & Kang, B.-C. (2020). Genomic selection for prediction of fruit-related traits in pepper (*Capsicum* spp.). *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.570871>
- Hulse-Kemp, A. M., Ashrafi, H., Plieske, J., Lemm, J., Stoffel, K., Hill, T., Luerssen, H., Pethiyagoda, C. L., Lawley, C. T., Ganai, M. W., & Van Deynze, A. (2016). A HapMap leads to a *Capsicum annuum* SNP Infinium array: a new tool for pepper breeding. *Horticulture Research*, 3, 16036. <https://doi.org/10.1038/hortres.2016.36>
- Ibiza, V. P., Blanca, J., Cañizares, J., & Nuez, F. (2012). Taxonomy and genetic diversity of domesticated *Capsicum* species in the Andean region. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(6), 1077-1088. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9744-z>
- Jaakola, L. (2013). New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits. *Trends in Plant Science*, 18(9), 477-483. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23870661/>
- Jaiswal, V., Gahlaut, V., Kumar, N., & Ramchiary, N. (2021). Genetics, genomics and breeding of chili pepper *Capsicum frutescens* L. and Other *Capsicum* Species. En J. M. Al-Khayri, S. Mohan Jain, & D. V. Johnson (Eds.), *Advances in Plant Breeding Strategies: Vegetable Crops* (pp. 59-86). Springer <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-030-66961-4>
- Jang, S., Park, M., Lee, D.-G., Lim, J.-H., Jung, J.-W., & Kang, B.-C. (2021). Breeding *Capsicum chinense* lines with high levels of capsaicinoids and capsinoids in the fruit. *Agriculture (Switzerland)*, 11(9), 819. <https://doi.org/10.3390/agriculture11090819>

- Karaman, K., Pinar, H., Ciftci, B., & Kaplan, M. (2023). Characterization of phenolics and tocopherol profile, capsaicinoid composition and bioactive properties of fruits in interspecies (*Capsicum annuum* x *Capsicum frutescens*) recombinant inbred pepper lines (RIL). *Food Chemistry*, 423, 136173. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2023.136173>
- Kaushik, P., Dhaliwal, M. S., Jindal, S. K., Srivastava, A., Tyagi, V., Brar, N. S., & Rana, M. K. (2015). Heterosis and leaf curl virus resistance in rainy season tomato under North Indian conditions. *African Journal of Agricultural Research*, 10(29), 2763-2772. <https://academicjournals.org/journal/AJAR/article-full-text-pdf/36B0B2954173>
- Kehie, M., Kumaria, S., & Tandon, P. (2012). Osmotic stress induced-capsaicin production in suspension cultures of *Capsicum chinense* Jacq. cv. Naga King Chili. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(5), 2039-2044. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-0991-1>
- Kehie, M., Kumaria, S., & Tandon, P. (2014). Manipulation of culture strategies to enhance capsaicin biosynthesis in suspension and immobilized cell cultures of *Capsicum chinense* Jacq. cv. Naga King Chili. *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 37(6), 1055-1063. <https://doi.org/10.1007/s00449-013-1076-2>
- Kehie, M., Kumaria, S., & Tandon, P. (2016). Biotechnological enhancement of capsaicin biosynthesis in cell suspension cultures of Naga King Chili (*Capsicum chinense* Jacq.). *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 39(1), 205-210. <https://doi.org/10.1007/s00449-015-1504-6>
- Khoury, C. K., Carver, D., Barchenger, D. W., Barboza, G. E., Van Zonneveld, M., Jarret, R., Bohs, L., Kantar, M., Uchanski, M., Mercer, K., Nabhan, G. P., Bosland, P. W., & Greene, S. L. (2020). Modelled distributions and conservation status of the wild relatives of chile peppers (*Capsicum* L.). *Diversity and Distributions*, 26(2), 209-225. <https://doi.org/10.1111/ddi.13008>
- Lakshmi Sahitya, U., Krishna, M. S. R., Sri Deepthi, R., Shiva Prasad, G., & Peda Kasim, D. (2018). Seed antioxidants interplay with drought stress tolerance indices in chilli (*Capsicum annuum* L.) seedlings. *BioMed Research International*, 2018, 605096. <https://doi.org/10.1155/2018/1605096>
- Liu, F., Zhao, J., Sun, H., Xiong, C., Sun, X., Wang, X., Wang, Z., Jarret, R., Wang, J., Tang, B., Xu, H., Hu, B., Suo, H., Yang, B., Ou, L., Li, X., Zhou, S., Yang, S., Liu, Z., ... Zou, X. (2023). Genomes of cultivated and wild *Capsicum* species provide insights into pepper domestication and population differentiation. *Nature Communications*, 14(1), 5487. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-41251-4>
- Liu, X., Hao, N., Feng, R., Meng, Z., Li, Y., & Zhao, Z. (2021). Transcriptome and metabolite profiling analyses provide insight into volatile compounds of the apple cultivar 'Ruixue' and its parents during fruit development. *BMC Plant Biology*, 21(1), 231. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03032-3>
- Liu, Y., Zhou, J., Yi, C., Chen, F., Liu, Y., Liao, Y., Zhang, Z., Liu, W., & Lv, J. (2023). Integrative analysis of non-targeted metabolome and transcriptome reveals the mechanism of volatile formation in pepper fruit. *Frontiers in Genetics*, 14, 1-13. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1290492>
- López-Hernández, F., Burbano-Erazo, E., León-Pacheco, R. I., Cordero-Cordero, C. C., Villanueva-Mejía, D. F., Tofiño-Rivera, A. P., & Cortés, A. J. (2023). Multi-environment genome-wide association studies of yield traits in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) × Tepary bean (*P. acutifolius* A. Gray) interspecific advanced lines in humid and dry Colombian Caribbean subregions. *Agronomy*, 13(5), 1396. <https://doi.org/10.3390/AGRONOMY13051396>



- López-Hernández, F., & Cortés, A. J. (2019). Last-generation genome-environment associations reveal the genetic basis of heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Frontiers in Genetics*, 10, 1-22. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00954>
- Loupit, G., Valls Fonayet, J., Prigent, S., Prodhomme, D., Spilmont, A. S., Hilbert, G., Franc, C., De Revel, G., Richard, T., Ollat, N., & Cookson, S. J. (2022). Identifying early metabolite markers of successful graft union formation in grapevine. *Horticulture Research*, 9. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab070>
- Lozada, D. N., Bosland, P. W., Barchenger, D. W., Haghshenas-Jaryani, M., Sanogo, S., & Walker, S. (2022). Chile pepper (*Capsicum*) breeding and improvement in the “Multi-Omics” era. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.879182>
- Manzur, J. P., Fita, A., Prohens, J., & Rodríguez-Burruezo, A. (2015). Successful wide hybridization and introgression breeding in a diverse set of common peppers (*Capsicum annuum*) using different cultivated ají (*C. baccatum*) accessions as donor parents. *PLoS One*, 10(12), e0144142. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144142>
- Marín, A., Ferreres, F., Tomás-Barberán, F. A., & Gil, M. I. (2004). Characterization and quantitation of antioxidant constituents of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(12), 3861-3869. <https://doi.org/https://doi.org/10.1021/jf0497915>
- McCouch, S., Baute, G. J., Bradeen, J., Bramel, P., Bretting, P. K., Buckler, E., Burke, J. M., Charest, D., Cloutier, S., Cole, G., Dempewolf, H., Dingkuhn, M., Feuillet, C., Gepts, P., Grattapaglia, D., Guarino, L., Jackson, S., Knapp, S., Langridge, P., ..., Zamir, D. (2013). Agriculture: feeding the future. *Nature*, 499(7456), 23-24. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23823779/>
- McLeod, L., Barchi, L., Tumino, G., Tripodi, P., Salinier, J., Gros, C., Boyaci, H. F., Ozalp, R., Borovsky, Y., Schafleitner, R., Barchenger, D., Finkers, R., Brouwer, M., Stein, N., Rabanus-Wallace, M. T., Giuliano, G., Voorrips, R., Paran, I., & Lefebvre, V. (2023). Multi-environment association study highlights candidate genes for robust agronomic quantitative trait loci in a novel worldwide *Capsicum* core collection. *The Plant Journal*, 116(5), 1508-1528. <https://doi.org/10.1111/tpj.16425>
- Medina, C. I., Lobo, M., & Farley Gómez, A. (2006). Variabilidad fenotípica en poblaciones de ají y pimentón de la colección colombiana del género *Capsicum*. *Revista Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(2), 25-39. <https://www.redalyc.org/pdf/4499/449945021004.pdf>
- Meyer, R. S., & Purugganan, M. D. (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 14, 840-852. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/nrg3605>
- Mishra, R., Rout, E., & Joshi, R. K. (2019). Identification of resistant sources against anthracnose disease caused by *Colletotrichum truncatum* and *Colletotrichum gloeosporioides* in *Capsicum annuum* L. *Proceedings of the National Academy of Sciences India Section B: Biological Sciences*, 89(2), 517-524. <https://doi.org/10.1007/s40011-018-0965-1>
- Morris, G. P., Ramu, P., Deshpande, S. P., Hash, C. T., Shah, T., Upadhyaya, H. D., Riera-Lizarazu, O., Brown, P. J., Acharya, C. B., Mitchell, S. E., Harriman, J., Glaubitz, J. C., Buckler, E. S., & Kresovich, S. (2013). Population genomic and genome-wide association studies of agroclimatic traits in sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(2), 453-458. <https://doi.org/10.1073/pnas.1215985110>

- Nagaraja, C., Gokulakrishnan, J., & Ramakrishna, S. (2016). Magnitude of heterosis for quantitative characters in chilli (*Capsicum Annuum* L.) in multi-location trials. *Plant Archives*, 16(2), 607-616. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20173082986>
- Naresh, P., Rao, V. K., Lavanya Reddy, B., Anand Reddy, C., Venkatachalapathi, V., & Madhavi Reddy, K. (2016). Genetic analysis for fruit biochemical traits (capsaicinoids and carotenoids) and dry fruit yield in chilli (*Capsicum annuum* L.). *Industrial Crops and Products*, 94, 920-931. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.10.006>
- Nascimento, N. F. F., Nascimento, M. F., Rêgo, E. R., Lima, J. A. M., Rêgo, M. M., Finger, F. L., & Bruckner, C. H. (2015). Intraspecific cross-compatibility in ornamental pepper. *Acta Horticulturae*, (1087) (XXV International EUCARPIA Symposium Section Ornamentals: Crossing Borders), 339-344. https://www.ishs.org/ishs-article/1087_44
- Nicolai, M., Cantet, M., Lefebvre, V., Sage-Palloix, A.-M., & Palloix, A. (2013). Genotyping a large collection of pepper (*Capsicum* spp.) with SSR loci brings new evidence for the wild origin of cultivated *C. annuum* and the structuring of genetic diversity by human selection of cultivar types. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60, 2375-2390. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0006-0>
- Nimmakayala, P., Abburi, V. L., Saminathan, T., Alaparthi, S. B., Almeida, A., Davenport, B., Nadimi, M., Davidson, J., Tonapi, K., Yadav, L., Malkaram, S., Vajja, G., Hankins, G., Harris, R., Park, M., Choi, D., Stommel, J., & Reddy, U. K. (2016). Genome-wide diversity and association mapping for capsaicinoids and fruit weight in *Capsicum annuum* L. *Scientific Reports*, 6, 38081. <https://doi.org/10.1038/srep38081>
- Nimmakayala, P., Abburi, V. L., Saminathan, T., Almeida, A., Davenport, B., Davidson, J., Chandra Mohan Reddy, C. V., Hankins, G., Ebert, A., Choi, D., Stommel, J., & Reddy, U. K. (2016). Genome-wide divergence and linkage disequilibrium analyses for *Capsicum baccatum* revealed by genome-anchored single nucleotide polymorphisms. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1-12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01646>
- Nsabiya, V., Ochwo-ssemakula, M., Sseruwagi, P., Ojewo, C., & Gibson, P. (2013). Combining ability for field resistance to disease, fruit yield and yield factors among hot pepper (*Capsicum annuum* L.) genotypes in Uganda. *International Journal of Plant Breeding*, 7(1), 12-21. <https://oar.icrisat.org/6368/>
- Osorio-Barraza, L. M., Manzur-Valdespino, S., Zafra-Rojas, Q. Y., Delgado-Olivares, L., Calderón-Ramos, Z. G., & Cruz Cansino, N. del S. (2021). Composición y aplicaciones clínicas de especies de chiles (*Capsicum* spp.) domesticados. *Educación y Salud*, 10(19), 249-257. <https://doi.org/10.29057/icsa.v10i19.7183>
- Padmanabhan, P., Cheema, A. S., Todd, J. F., Lim, L.-T., & Paliyath, G. (2020). Ripening responses, fruit quality and phospholipase D gene expression in bell peppers exposed to hexanal vapor. *Postharvest Biology and Technology*, 170, 111317. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2020.111317>
- Patel, D. K., Patel, B., Patel, J. R., & Kuchhadiya, G. V. (2015). Genetic variability and character association studies for green fruit yield and quality component traits in chilli (*Capsicum annuum* var. longum (dc.) sendt.). *Electronic Journal of Plant Breeding*, 6, 472-478. <https://www.semanticscholar.org/paper/Genetic-variability-and-character-association-for-Patel-Patel/9a192eclae95527d914198c7e5946b2b6f36fbc>
- Payakhapaab, S., Boonyakiat, D., & Nikornpun, M. (2012). Evaluation of heterosis and combining ability of yield components in chillies. *Journal of Agricultural Science*, 4(11), 154-161. <https://doi.org/10.5539/jas.v4n11p154>



- Pereira-Dias, L., Vilanova, S., Fita, A., Prohens, J., & Rodríguez-Burruezo, A. (2019). Genetic diversity, population structure, and relationships in a collection of pepper (*Capsicum* spp.) landraces from the Spanish centre of diversity revealed by genotyping-by-sequencing (GBS). *Horticulture Research*, 6, 54. <https://doi.org/10.1038/s41438-019-0132-8>
- Pickersgill, B. (1980). *Some aspects of interespecific hibritación in Capsicum IV Euocarpia Capsicum meeting*. Wageningen.
- Pickersgill, B. (1983). Dispersal and distribution in crop plants. *Naturwiss ver Hamburg*, 7, 285-301.
- Pinar, H., Kaplan, M., Karaman, K., & Ciftci, B. (2023). Assessment of interspecies (*Capsicum annuum* x *Capsicum frutescens*) recombinant inbreed lines (RIL) for fruit nutritional traits. *Journal of Food Composition and Analysis*, 115, 104848. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2022.104848>
- Pinto-Zapata, M. J., Correa-Álvarez, E. M., Jiménez-Mass, N., Páez-Redondo, A. R., Guzmán-Rozo, N., & Baquero-Maestre, C. (2013). *Modelo productivo del cultivo del ají topito (Capsicum spp.) para la región Caribe*. Corpoica. <https://repository.agrosavia.co/items/11aee5fc-ce10-4db6-842c-2bb6765cafda>
- Purugganan, M. D. (2022). What is domestication? *Trends in Ecology and Evolution*, 37(8), 663-671. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.006>
- Ramalho do Rêgo, E., & Monteiro do Rêgo, M. (2016). Genetics and breeding of chili pepper *Capsicum* spp. En E. Ramalho do Rêgo, M. Monteiro do Rêgo, & F. L. Finger (Eds.), *Production and breeding of chilli peppers ('Capsicum' spp.)* (pp. 57-80). Springer International. https://doi.org/10.1007/978-3-319-06532-8_4
- Restrepo Gallego, M. (2007). Oleorresinas de *Capsicum* en la industria alimentaria. *Revista Lasallista de Investigacion*, 3(2), 43-47. <https://www.redalyc.org/pdf/695/69530208.pdf>
- Rezaul Karim, K. M., Rafii, M. Y., Misran, A. B., Ismail, M. F. B., Harun, A. R., Khan, M. M. H., & Chowdhury, M. F. N. (2021). Current and prospective strategies in the varietal improvement of chilli (*Capsicum annuum* L.) specially heterosis breeding. *Agronomy*, 11(11), 2217. <https://doi.org/10.3390/agronomy11112217>
- Rohini, N., & Lakshmanan, V. (2016). Heterobeltiosis and inbreeding depression for fruit yield and its components in hot pepper (*Capsicum annuum* var. *annuum*). *The Asian Journal of Horticulture*, 11(1), 86-92. <https://doi.org/10.15740/HAS/TAJH/11.1/86-92>
- Saleh, B. K., Omer, A., & Teweldemedhin, B. (2018). Medicinal uses and health benefits of chili pepper (*Capsicum* spp.): a review. *MOJ Food Processing & Technology*, 6(4), 325-328. <https://doi.org/10.15406/mojfpt.2018.06.00183>
- Sánchez, G., Venegas-Calérón, M., Salas, J. J., Monforte, A., Badenes, M. L., & Granell, A. (2013). An integrative “omics” approach identifies new candidate genes to impact aroma volatiles in peach fruit. *BMC Genomics*, 14, 343. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-343>
- Sharma, V. K., Punetha, S., & Sharma, B. B. (2013). Heterosis studies for earliness, fruit yield and yield attributing traits in bell pepper. *African Journal of Agricultural Research*, 8(29), 4088-4098. https://academicjournals.org/article/article1380883122_Sharma%20et%20al.pdf
- Shirasawa, K., Ban, T., Nagata, N., & Murakana, T. (2005). Impact of genomics on *Capsicum* breeding. En N. Ramchiary, & C. Kole (Eds.), *The Capsicum genome* (pp. 209-219). Springer. <https://content.e-bookshelf.de/media/reading/L-12167977-daccc6f3f4.pdf>

- Silva, C. Q., Rodrigues, R., Bento, C. S., & Pimenta, S. (2017). Heterosis and combining ability for ornamental chili pepper. *Horticultura Brasileira*, 35(3), 349-357. <https://www.scienceopen.com/document?vid=3c1f8c09-2e7b-4edc-b111-a8a1312062b9>
- Singh, P., Cheema, D. S., Dhaliwal, M. S., & Garg, N. (2014). Heterosis and combining ability for earliness, plant growth, yield and fruit attributes in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) involving genetic and cytoplasmic-genetic male sterile lines. *Scientia Horticulturae*, 168, 175-188. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.12.031>
- Souza, C. S., Daoood, H. G., Duah, S. A., Vinogradov, S., Palotás, G., Neményi, A., Helyes, L., & Pék, Z. (2022). Stability of carotenoids, carotenoid esters, tocopherols and capsaicinoids in new chili pepper hybrids during natural and thermal drying. *LWT*, 163, 113520. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2022.113520>
- Sudha, G., & Ravishankar, G. A. (2002). Influence of calcium channel modulators in capsaicin production by cell suspension cultures of *Capsicum frutescens* Mill. *Current Science*, 83(4), 480-484. <https://www.jstor.org/stable/24106850>
- Taranto, F., D'Agostino, N., Greco, B., Cardi, T., & Tripodi, P. (2016). Genome-wide SNP discovery and population structure analysis in pepper (*Capsicum annuum*) using genotyping by sequencing. *BMC Genomics*, 17, 943. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3297-7>
- Tembhurne, B. V., & Rao, S. K. (2012). Heterosis and combining ability in CMS based hybrid chilli (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Agricultural Science*, 4(10). <https://doi.org/10.5539/jas.v4n10p89>
- Tripodi, P., Rabanus-Wallace, M. T., Barchi, L., Kale, S., Esposito, S., Acquadro, A., Schafleitner, R., Van Zonneveld, M., Prohens, J., Diez, M. J., Börner, A., Salinier, J., Caromel, B., Bovy, A., Boyaci, F., Pasev, G., Brandt, R., Himmelbach, A., Portis, E., ... Stein, N. (2021). Global range expansion history of pepper (*Capsicum* spp.) revealed by over 10,000 genebank accessions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(34), e2104315118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104315118>
- Ulhoa, A. B., Pereira, T. N., Silva, R. N., Ragassi, C. F., Rodrigues, R., Pereira, M. G., & Reifschneider, F. J. B. (2014). Caracterização molecular de linhagens de pimenta do tipo Jalapeño amarelo. *Horticultura Brasileira*, 32(1), 35-40. <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/985191>
- Usman, M. G., Rafii, M. Y., Martini, M. Y., Yusuff, O. A., Ismail, M. R., & Miah, G. (2018). Introgression of heat shock protein (Hsp70 and sHsp) genes into the Malaysian elite chilli variety Kulai (*Capsicum annuum* L.) through the application of marker-assisted backcrossing (MAB). *Cell Stress and Chaperones*, 23(2), 223-234. <https://doi.org/10.1007/s12192-017-0836-3>
- Valduga, E., Tatsch, P. O., Tiggemann, L., Treichel, H., Toniazzo, G. B., Zeni, J., & Di Luccio, M. D. (2009). Produção de carotenoides: microrganismos como fonte de pigmentos naturais. *Química Nova*, 32, 2429-2436. <https://www.semanticscholar.org/paper/Produ%C3%A7%C3%A3o-de-carotenoides%3A-microrganismos-como-fonte-Valduga-Tatsch/4f6bbf676d5ca52e0294e8fab89c2e4275b2f541>
- Vallejo Cabrera, F. A., & Estrada, E. I. (2002). *Mejoramiento genético de plantas*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/items/53a9a4c7-91fd-480f-980c-4c9d649ed8bc>
- Vallejo Cabrera, F. A., & Estrada Salazar, E. I. (2004). *Producción de hortalizas de clima cálido*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/items/f92b5a9a-30f0-48ad-b748-15fde75b1690>



- Vallejo, F. A., & Hidalgo, R. (2016). *Bases para el estudio de los recursos genéticos*. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/78071>
- Vega-Muñoz, M. A., López-Hernández, L. F., Cortés, A. J., Roda, F., Castaño, E., Montoya, G., & Henao-Rojas, J. C. (2025). Pangenomic and phenotypic characterization of colombian *Capsicum* germplasm reveals the genetic basis of fruit quality traits. *International Journal of Molecular Sciences*, 26(17), 8205. <https://doi.org/10.3390/ijms26178205>
- Vijeth, S., Dhaliwal, M. S., Jindal, S. K., & Sharma, A. (2018). Evaluation of tomato hybrids for resistance to leaf curl virus disease and for high-yield production. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 59, 699-709. <https://doi.org/10.1007/s13580-018-0080-5>
- Visalakshi, M., & Pandiyan, M. (2018). Crop improvement in chillies: an overview. *International Journal of Chemical Studies*, 6(4) 1736-1744. <https://www.chemijournal.com/archives/2018/vol6issue4/PartAB/6-4-226-622.pdf>
- Voss-Fels, K., & Snowden, R. J. (2016). Understanding and utilizing crop genome diversity via high-resolution genotyping. *Plant Biotechnology Journal*, 14(4), 1086-1094. <https://doi.org/10.1111/pbi.12456>
- Wu, L., Wang, P., Wang, Y., Cheng, Q., Lu, Q., Liu, J., Li, T., Ai, Y., Yang, W., Sun, L., & Shen, H. (2019). Genome-wide correlation of 36 agronomic traits in the 287 pepper (*Capsicum*) accessions obtained from the SLAF-seq-based GWAS. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(22), 5675. <https://doi.org/10.3390/ijms20225675>
- Wu, Y. (2017). *QTL analysis of vitamin E trait in Capsicum F2 population*. Wageningen. <https://edepot.wur.nl/423313>
- Yoon, J. B., Yang, D. C., Do, J. W., & Park, H. G. (2006). Overcoming two post-fertilization genetic barriers in interspecific hybridization between *Capsicum annuum* and *C. baccatum* for introgression of anthracnose resistance. *Breeding Science*, 56(1), 31-38. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.56.31>
- Zhang, X., Wang, G., Chen, B., Du, H., Zhang, F., Zhang, H., Wang, Q., & Geng, S. (2018). Candidate genes for first flower node identified in pepper using combined SLAF-seq and BSA. *PLoS One*, 13(3), e0194071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194071>
- Zúñiga-Daza, N. F. (2021). *Evaluación agromorfológica de líneas avanzadas de ají picante 'Capsicum' spp. para la agroindustria* [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia sede Palmira]. Repositorio AGROSAVIA. <https://repository.agrosavia.co/server/api/core/bitstreams/212b55df-8808-4bfc-9263-6283a8b76b89/content>