



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

**EVALUACIÓN ECOFISIOLÓGICA, MORFOAGRONÓMICA Y DIVERSIDAD  
GENÉTICA DE *Passiflora edulis* SIMS f. *edulis* (GULUPA) PARA LA  
CONFORMACIÓN DE GRUPOS HETERÓTICOS**

**NOHRA RODRÍGUEZ CASTILLO**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá, Colombia

2019



**EVALUACIÓN ECOFISIOLÓGICA, MORFOAGRONÓMICA Y DIVERSIDAD  
GENÉTICA DE *Passiflora edulis* SIMS f. *edulis* (GULUPA) PARA LA  
CONFORMACIÓN DE GRUPOS HETERÓTICOS**

**NOHRA RODRÍGUEZ CASTILLO**

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título  
de:

**Doctora en Ciencias- Biología**

Director (a):

LUZ MARINA MELGAREJO. Ph. D.

Departamento de Biología

Universidad Nacional de Colombia

Codirector (a):

MATTHEW BLAIR. Ph. D.

Agronomic Sciences

Tennessee State University-USA

Línea de Investigación:

Fisiología y Bioquímica vegetal

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2019



*(Dedicatoria o lema)*

*A mi madre y a mi hija*



## **Agradecimientos**

A mis directores de tesis, profesores Luz Marina Melgarejo y Matthew Blair por toda la asesoría, apoyo y colaboración prestada durante la presente investigación.

A la profesora María Isabel Chacón por su asesoría en la metodología molecular y por el proceso de extracción de DNA

A los profesores Coralia Osorio y Fabio Aristizabal por el apoyo financiero al componente molecular.

A Xingbo Wu por toda la colaboración y apoyo brindado en procesos bioinformáticos.

A Daniel Ambachew por toda la colaboración y apoyo brindado en procesos bioestadísticos.

A mi madre, hermanos e hija por todo el apoyo, paciencia y colaboración con ésta y todas las investigaciones de mi vida.

A los profesores Gustavo Morales (Jardín Botánico José Celestino Mutis- Bogotá) y Fredy Ramos (Universidad Nacional de Colombia), por la colaboración en las determinaciones taxonómicas y apoyo en las salidas de campo.

A los agricultores Carolina Castillo del municipio de Pasca y Rafael Hernández del municipio de Susacón por permitirnos hacer parte de sus cultivos.

A mis compañeros del Laboratorio de Fisiología Vegetal del programa de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, por el apoyo en el procesamiento en campo y laboratorio.

A mis compañeros del laboratorio de Genética y Genómica de plantas de la Universidad del Estado de Tennessee, por toda la colaboración y apoyo brindado.

Al laboratorio de Genética de plantas de la Facultad de Agronomía por toda la colaboración en el proceso de extracción de DNA, de manera especial a Paola Hurtado por todo su apoyo y amistad.

A Christian Bayona, por su amistad y colaboración en el préstamo y manejo del Licor 6400 para realización de curvas fotosintéticas a la luz.

A Néstor Torres, David Torres, Ricardo Hernández por su colaboración con el trabajo en campo.

A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Ecofisiología, nutrición mineral y manejo integrado de plagas y enfermedades en aguacate, curuba, gulupa y tomate de árbol orientados hacia su manejo agronómico, como materia prima para el desarrollo de productos de interés comercial” liderado por L. M. Melgarejo, de la “Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales-RIFRUTBIO”, CONTRATO RC No. 0459-2013.

A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Caracterización bromatológica y transcriptómica de frutas de la familia Passifloracea, Lauraceae y Solanaceae” Liderado por F. Aristizabal de la Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales-RIFRUTBIO, contrato RC No. 0459-2013.

A la Universidad Nacional de Colombia por todo el apoyo recibido durante todos mis años de estudio. Y por el apoyo financiero a través del proyecto “Caracterización ecofisiológica y morfoagronómica de *Passiflora edulis* sims f. *edulis* (gulupa) evaluada en Pasca (Cundinamarca) y Susacón. De la División de Investigación y extensión de la Universidad Nacional de Colombia.

## Resumen

La importancia económica que tiene actualmente el cultivo de *Passiflora edulis* f. *edulis* (gulupa) la convierte en una especie promisoría para Colombia. Por esta razón se realizó la caracterización morfoagronómica, ecofisiológica y molecular de materiales procedentes de tres fuentes diferentes: Banco de germoplasma de Agrosavia (14 accesiones), material cultivado comercialmente (8 accesiones) y poblaciones nativas colectadas en diferentes localidades de la región andina de Colombia (34 accesiones). Se evaluaron en dos localidades: Pasca (Cundinamarca. 1800 msnm) y Susacón (Boyacá. 2500 msnm), siendo esta última un nuevo lugar agroecológico para su cultivo. Se evaluaron 73 descriptores morfoagronómicos cuantitativos, 29 cualitativos y 17 variables ecofisiológicas, los cuales permitieron organizar las accesiones en 5 diferentes clúster, concluyendo que presumiblemente las accesiones nativas colectadas contienen mayor diversidad genética, por lo cual, introducirlas en programas de mejoramiento permitiría lograr un incremento en la diversidad de la especie en uso. Adicionalmente, se determinó por primera vez la diversidad genética con 97 accesiones de gulupa mediante SNPs, siendo identificados como informativos 966 que fueron obtenidos por GBS. Los resultados resaltan que dentro de las accesiones nativas existe un mayor porcentaje de heterocigosidad, contenido de información polimórfico y diversidad genética, en comparación con las accesiones cultivadas y custodiadas. Como resultado de los estudios de estructura poblacional se identifican tres grupos o clúster mediante la metodología WardMLM, los cuales pueden ser considerados como grupos heteróticos debido a la alta frecuencia de homocigosidad para la mayoría de los loci intraclúster, pero variable entre diferentes clúster para el mismo loci.

**Palabras clave:** Gulupa, ecofisiología, morfoagronomía, GBS, secuenciamiento de DNA.

### **Abstract**

The economic importance of the cultivation of *Passiflora edulis* f. *edulis* (gulupa) the conversion into a promising species for Colombia. For this reason, morphoagronomic, ecophysiological and molecular characterization of processed materials from three different sources was carried out: Agrosavia germplasm bank (14 accessions), commercially cultivated material (8 accessions) and native populations collected in different locations in the Andean region of Colombia (34 accessions). They were evaluated in two locations: Pasca (Cundinamarca. 1800 meters above sea level) and Susacón (Boyacá. 2500 meters above sea level), the latter being a new agroecological place for cultivation. 73 quantitative morphoagronomic descriptors, 29 qualitative and 17 ecophysiological variables were evaluated, which allowed to organize the accessions in 5 different clusters, concluding that presumably the collected native accessions contain greater genetic diversity, therefore, introducing them into breeding programs would allow an increase in The diversity of the species in use. In addition, genetic diversity was determined for the first time with 97 gulupa accesses using SNPs, with 966 being identified as informative by GBS. The results highlight that within the native accessions there is a greater percentage of heterozygosity, content of polymorphic information and genetic diversity, compared to the cultivated and guarded accessions. As a result of the population structure studies, three groups or clusters are identified using the WardMLM methodology, which can be determined as heterotic groups due to the high frequency of homozygosity for most intra-cluster loci, but variable between different clusters for the same loci.

**Keywords:** Gulupa, ecophysiology, morphoagronomy, GBS, DNA sequencing

## Tabla de Contenido

<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>12</b>
<b>Capítulo 1 .....</b>	<b>15</b>
<b>Variabilidad morfométrica, pruebas de viabilidad y germinación de la semilla de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>edulis</i> Sims (Gulupa).....</b>	<b>14</b>
<b>Capítulo 2 .....</b>	<b>31</b>
<b>Variabilidad morfológica y agronómica de accesiones nativas, custodiadas en banco de germoplasma y cultivadas de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>edulis</i> (gulupa) .....</b>	<b>31</b>
<b>Capítulo 3 .....</b>	<b>52</b>
<b>Variabilidad en la respuesta ecofisiológica de accesiones de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>edulis</i>, bajo dos ambientes contrastantes.....</b>	<b>52</b>
<b>Capítulo 4 .....</b>	<b>29</b>
<b>Diversidad genética de <i>Passiflora edulis</i> f. <i>edulis</i> a partir de SNPs derivados de GBS y su correlación con caracteres fenotípicos .....</b>	<b>29</b>
<b>CONCLUSIONES FINALES .....</b>	<b>52</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>54</b>

## INTRODUCCIÓN

*Passiflora edulis* Sims f. *edulis* (ICN, 2006, Angulo, 2009) conocida por su nombre común como gulupa, es una planta perteneciente a la familia Passifloraceae. Se distribuye entre los 1400 a los 2600msnm. (Holm-Nielsen *et al.*, 1988, Escobar, 1998, Ocampo, 2007). Siendo su centro de origen los Andes Brasileños, y su principal centro de diversificación los Andes Colombianos (Cerqueira-Silva *et al.*, 2014).

La especie ha sido estudiada citogenéticamente (Soares *et al.*, 2005), morfológicamente para estudios de interés taxonómico (Cervi, 1997; Ángel *et al.*, 2011; Kishore, 2010; Ángel, *et al.*, 2011; Ocampo, 2007), agronómico (Ángel, *et al.*, 2011; Flórez *et al.*, 2012), ecofisiológico (Ángel *et al.*, 2011; Bruckner y Otoni 1999; Vasconcellos, 1991; Ocampo, 2007; Kishore *et al.*, 2010; Arias, 2012; Pérez y Melgarejo, 2012; Velásquez *et al.*, 2012) y en estudios de diversidad genética mediante el uso de marcadores moleculares (Ocampo *et al.*, 2004; Ocampo, 2007, Ortiz *et al.*, 2012; Tangarife *et al.*, 2009). Con base en estos últimos se ha determinado que la variabilidad en la especie, representada en los materiales que se cultivan y en los que existen en los bancos de germoplasma (Agrosavia) es baja, lo cual ha colocado a la gulupa frente a un riesgo de pérdida a causa de las enfermedades y plagas por la poca variabilidad genética de la especie en uso, ya que adicionalmente cuenta con cerca de 20 años de producción en el país, donde se originó como cultivo a partir de pocos viveros, y por tanto desde sus orígenes como cultivo se ha estrechado su base genética (Ortiz, *et al.*, 2012) y con pocas oportunidades de desarrollar un programa de mejoramiento con éxito si no se parte de una amplia base genética dentro del cultivo.

La gulupa, es considerada en Colombia como un producto agrícola promisorio especialmente para su exportación (Fischer *et al.*, 2009; Lobo y Medina, 2009; Jiménez, *et al.*, 2012). Estudios de factibilidad financiera del cultivo de gulupa en el municipio de Granada (Cundinamarca), demuestran que el cultivo es atractivo desde el punto de vista económico ya que puede alcanzar una rentabilidad aproximada de 39 millones por hectárea durante tres años de producción, debido principalmente al buen precio que goza en el mercado, el cual puede oscilar entre \$3.500 y \$4.200 por kilogramo para el fruto con calidad de exportación (Alonso y Hurtado, 2008). Estos análisis ratifican una vez más al cultivo como un frutal promisorio y rentable para los productores colombianos. Por esta razón, el cultivo de la gulupa en Colombia cuenta con un amplio mercado por conquistar y se constituye entonces en una gran oportunidad para los productores a nivel nacional (Ortiz, 2010; Jiménez, *et al.*, 2012). Sin embargo, actualmente por el problema de enfermedades, en lugar de incrementarse las áreas de siembra se van reduciendo, hasta tal punto que es mayor la demanda que la oferta para la exportación. Las áreas de producción de la gulupa se están reduciendo debido a la incidencia y severidad de enfermedades. Según datos de Agronet (2014), en Cundinamarca se redujeron las áreas sembradas con gulupa en un 63% entre el 2007 y el 2014, debido al incremento en los costos de producción por el uso de fungicidas para controlar la incidencia de *Fusarium* sp., que atacó la

mayoría de los cultivos de la región; a pesar de esto, la producción no se recuperó y finalmente los agricultores optaron por la erradicación de los cultivos y el reemplazo con otros como el frijol para aprovechar el tutorado (Agronet, 2014).

Es un hecho que la homogeneidad en el cultivo de gulupa se asocia con la alta incidencia y afectación de las plagas y enfermedades mencionadas anteriormente, reduciendo la calidad del fruto, de la semilla, el rendimiento y por lo tanto las áreas de cultivo; por esto resulta prioritario que las universidades y centros de investigación en colaboración con los productores adelanten investigaciones y programas de mejoramiento que estén dirigidos a la búsqueda de plantas de gulupa que cuenten con buenos desempeños morfoagronómicos, mejor respuesta frente a condiciones abióticas y bióticas (ecofisiología). Para dirigir adecuadamente un programa de mejoramiento, se requiere más información de las plantas que se tienen, así como de la incorporación de otras que procedan de orígenes diferentes al de los cultivos comerciales actuales. El problema científico, radica en que las evaluaciones que se han realizado hasta el momento se han desarrollado bajo disciplinas independientes y con las plantas que proceden principalmente de cultivos. Por esta razón, los esfuerzos para lograr líneas genéticamente mejoradas no han permitido la liberación de una variedad comercial que mantenga las características óptimas de producción y que adicionalmente responda adecuadamente frente a condiciones de estrés biótico y abiótico. Por esto se requiere de una metodología más robusta (una aproximación se presenta a través del desarrollo del presente documento), que se puede lograr con el análisis conjunto de la información obtenida desde: la ecofisiología, la morfología vegetal, el desempeño agronómico y la diversidad genética, y que facilite la evaluación de la interacción genotipo-ambiente. Y en este mismo sentido, una evaluación en la que se incorporan materiales que no procedan de cultivos sino de huertas en zonas sin tradición del cultivo de gulupa, éstas no se pueden denominar plantas silvestres porque no se conoce realmente su origen, por lo tanto para el presente estudio estas poblaciones serán denominadas como accesiones nativas, las cuales son de gran importancia porque han estado expuestas a factores ambientales diversos, por lo tanto la presión de selección ha favorecido en ellas la expresión de genes para su adaptación que pueden llegar a ser de interés.

Con esta información en conjunto, se espera contribuir a la caracterización de las accesiones de gulupa presentes en nuestro país, así como a la organización de grupos heteróticos, es decir, grupos conformados por una o más plantas que manifiesten algún grado diferencial de heterosis con respecto a las demás, pero que entre ellas existe un alto grado de similitud (establecido según los índices de similaridad), lo cual será definido según los modelos estadísticos empleados. Grupos con los cuales se pueda organizar a futuro un programa de mejoramiento genético del cultivo de gulupa incrementando la heterosis al cruzar grupos de características contrastantes.

Por lo anterior, a continuación se presentan los resultados obtenidos en cuatro capítulos. Los dos primeros están asociados a las evaluaciones morfoagronómicas, siendo el primero restringido a la semilla y el segundo a la suma de descriptores morfológicos y agronómicos de la planta y su producción. El tercero presenta la caracterización ecofisiológica de la especie y el último la diversidad genética a partir de SNPs obtenidos por secuenciación (GBS) y su relación con los parámetros fenotípicos evaluados (Morfoagronomía y ecofisiología)

## Capítulo I

### Variabilidad morfométrica, pruebas de viabilidad y germinación de la semilla de *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims (Gulupa)

#### Abstract

The seed is the main reservoir of plant diversity, which is why it is a primary source of analysis for diversity and conservation studies. In the present study the seed of *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims (Gulupa) was evaluate from three sources: Agrosavia germplasm bank (14 accessions), cultivated material (8 accessions) and nativa populations (34 accessions) collected in different locations in the Andean region of Colombia. The objective of this study was to analyze the morphometric variability, germination and viability present in the seed of this species. For this purpose, 12 morphometric descriptors were used, of which 3 were informative: Angle to the vertex (AVE) which is related to the shape of the seed, the thickness of the tegument (GTE) and the horizontal length (LOH), separating the seed according to its source of origin. Cultivated seeds differ in terms of viability and germination of the seeds of nativa populations and guarded in the germplasm bank.

**Keywords:** Gulupa seed, seed descriptors, morphometric variability.

#### Resumen

La semilla es el reservorio principal de la diversidad vegetal, por lo cual es una fuente primaria de análisis para estudios de diversidad y conservación. En el presente estudio se evaluó la semilla de *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims (Gulupa) procedente de tres fuentes: Banco de germoplasma de Agrosavia (14 accesiones), Material cultivado (8 accesiones) y Poblaciones nativas (34 accesiones) colectadas en diferentes localidades de la región andina de Colombia. El objetivo de este estudio fue analizar la variabilidad morfométrica, la germinación y viabilidad presente en la semilla de esta especie. Para este fin se emplearon 12 descriptores morfométricos de los cuales 3 resultaron informativos: Angulo al vértice (AVE) el cual está relacionado con la forma de la semilla, el grosor del tegumento (GTE) y la longitud horizontal (LOH), separando la semilla de acuerdo a su fuente de origen. Las semillas cultivadas difieren en términos de viabilidad y germinación de las semillas de poblaciones nativas y custodiadas en el banco de germoplasma.

#### Palabras clave

Semilla, descriptores de semilla, variabilidad morfométrica.

#### Introducción

La Gulupa, es considerada en Colombia como un producto agrícola promisorio especialmente para su exportación (Fischer *et al.*, 2009; Lobo y Medina, 2009). Reportes

del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (CEPASS, 2016), presentaron que durante enero-junio del 2016, se inventariaron 527 hectáreas sembradas que produjeron 5871 toneladas, cerca de 11.1 toneladas por hectárea, de las cuales se exportaron 956 toneladas lo cual representó U\$ 4.761.903 (FOB<sup>1</sup>). La demanda no ha sido balanceada con la oferta, y se presenta un déficit del producto para las exportaciones. Colombia cuenta con áreas favorables para el cultivo; sin embargo, no se tiene seguridad en el cultivo especialmente como consecuencia de la afectación causada por plagas y enfermedades y en otros casos por el desconocimiento del cultivo y por ende de su manejo. Conocer la variabilidad presente en la especie permitirá seleccionar con soportes fenotípicos y genotípicos las accesiones que puedan ser sembradas de acuerdo con su comportamiento ecofisiológico y morfoagronómico de manera sitio- específica, así como permitir un manejo acorde con sus características.

En la gulupa, las caracterizaciones morfoagronómicas, han sido empleadas y enfocadas para explorar la variabilidad presente en la especie. Villacis *et al.* (1998) y Ocampo (2007), emplearon descriptores morfológicos de la flor, hojas, tallo, brácteas y estípulas para detectar la variabilidad genética a nivel interespecífico; sin embargo, dichos descriptores fueron poco discriminativos en el estudio de la variabilidad intraespecífica. Marostega *et al.*, (2017) evaluaron descriptores a nivel de semilla entre varias especies de pasifloras, confirmando la importancia taxonómica de esta estructura, así como también su valor en estudios de variabilidad genética y conservación. Otro resultado interesante que se desprende de los estudios de morfología es el planteamiento de una separación de las dos formas botánicas de *P. edulis*, forma *edulis* (gulupa) y forma *flavicarpa* (maracuyá), con base en la evaluación de 22 descriptores agromorfológicos definidos por Chrochermore *et al.* (2003). Sin embargo, las evaluaciones de descriptores a nivel intraespecífico no han sido lo suficientemente concluyentes debido al bajo número de individuos que se han empleado.

Tangarife *et al.* (2009), para el género pasiflora evaluaron 66 descriptores cualitativos y 100 cuantitativos. Los resultados del análisis de componentes principales determinaron que los descriptores asociados a la flor y a las hojas explicaron el 80% de la variación total de las accesiones estudiadas. Por lo tanto, son informativos en los análisis de variabilidad de las poblaciones.

Dentro de los estudios adelantados en morfometría no se han tenido en cuenta las variaciones presentes en las semillas a nivel intraespecífico, y resulta importante estudiar la variabilidad de esta especie para favorecerla y asegurar su sostenibilidad como fuente agroalimentaria. Estudios con semilla han sido desarrollados para establecer su carácter intermedio entre ortodoxo y recalcitrante (Silva *et al.*, 2015), generando protocolos para su conservación (Meletti *et al.*, 2007; Veiga *et al.*, 2013) o para la obtención de plantas (Magalhães, 2010; Carvalho *et al.*, 2015). Sin embargo, aún no se cuenta en el país con semillas certificadas que garanticen su idoneidad (Ocampo, 2007), esto como consecuencia

---

<sup>1</sup> FOB: Se define como “libre a bordo”. Se refiere al valor de venta de los productos en su lugar de origen más el costo de los fletes, seguros y otros gastos necesarios para hacer llegar la mercancía hasta la aduana de salida.

del poco conocimiento que se posee desde la morfometría y la fisiología. El objetivo de este trabajo fue evaluar la morfometría de la semilla y relacionarla con los porcentajes de viabilidad y germinación para establecer la variabilidad de la especie a través de estos descriptores.

## Metodología

Se evaluaron semillas de gulupa de tres diferentes fuentes: Banco de germoplasma de Agrosavia la selva (14 accesiones), plantas cultivadas en diferentes departamentos de Colombia (8 accesiones), plantas de poblaciones nativas (34 accesiones). Estas últimas fueron colectadas en huertas no asociadas a cultivos comerciales y bordes de carretera en zonas donde no hay cultivos; como se desconoce su origen no se pueden denominar silvestres, por lo tanto, se denominaron como accesiones nativas, las cuales son de gran importancia porque han estado expuestas a factores ambientales diversos y la presión de selección ha favorecido en ellas la expresión de genes para su adaptación y pueden llegar a ser de interés.

La viabilidad fue determinada mediante la reacción con las sales de *tetrazolium* 1%, según metodología propuesta por Moreira *et al.*, (1992). Por otro lado, el porcentaje de germinación se evaluó sembrando las semillas, previamente realizados tratamientos de escarificación química o mecánica (**Tabla 3**) y posterior lavado con agua destilada después de cada tratamiento. Se sembraron en suelo estéril, en condiciones óptimas de humedad, manteniendo bajo condiciones de oscuridad con plástico negro y temperatura ambiente (25°C) bajo condiciones de invernadero. El porcentaje de viabilidad de los embriones y el porcentaje de germinación se evaluaron en 100 semillas de cada accesión y para cada tratamiento, se evaluó el comportamiento de estos parámetros a través de estadística descriptiva.

Para el análisis de variabilidad se emplearon 7 descriptores morfométricos (Marostega *et al.*, 2017) y 5 surgidos durante la revisión de las semillas, especialmente asociados a las foveas y forma de la semilla (ángulo de vértices) (**Tabla 1**). Las foveas son las depresiones que se observan en el tegumento de las semillas (**Figura 5**) y el ángulo entre vértices es un descriptor que hace referencia a la forma de la semilla y consta del ángulo que forman los dos vértices de la semilla (**Figura 7**). El total de los descriptores se evaluó para 100 semillas de cada accesión.

**Tabla 1.** Descriptores empleados en semillas de *P. edulis* f. *edulis*.

Variable	Descriptor	Sigla
Cuantitativa	Peso 100 semillas	PCI
	Longitud horizontal	LOH
	Longitud vertical	LOV
	Área de semilla	ASE
	Perímetro de semilla	PSE
	Numero de foveas por cara	NSU
	Área de foveas	ASU
	Perímetro foveas	PSU

	Angulo entre vértices	AVE
	Grosor del tegumento	GTE
Cualitativa	Forma de semilla	FOR
	Color de la semilla	COL

Se realizó estadística descriptiva y análisis de componentes principales de los parámetros morfológicos y fisiológicos (viabilidad y germinación) para determinar cuáles de estos resultan más informativos para establecer la variabilidad de la semilla de gulupa. Para analizar si las características cualitativas y cuantitativas evaluadas están o no relacionadas se llevó a cabo una prueba de contrastes de asociación entre distribuciones, los cuales presentan la ventaja de no estar condicionados por ningún supuesto acerca del tipo de distribución que sigue la población de la que se extrajeron las observaciones muestrales, y no estar condicionado en una hipótesis de causalidad acerca de la dirección en que se produce la asociación entre dos variables. Para ver la distribución de las características evaluadas en las semillas con respecto al origen de las mismas (cultivado, custodiado, nativa), se realizó un análisis de escalamiento multidimensional con la aplicación de R con RWizard (Guisande, 2014).

## Resultados y discusión

### Obtención de material vegetal

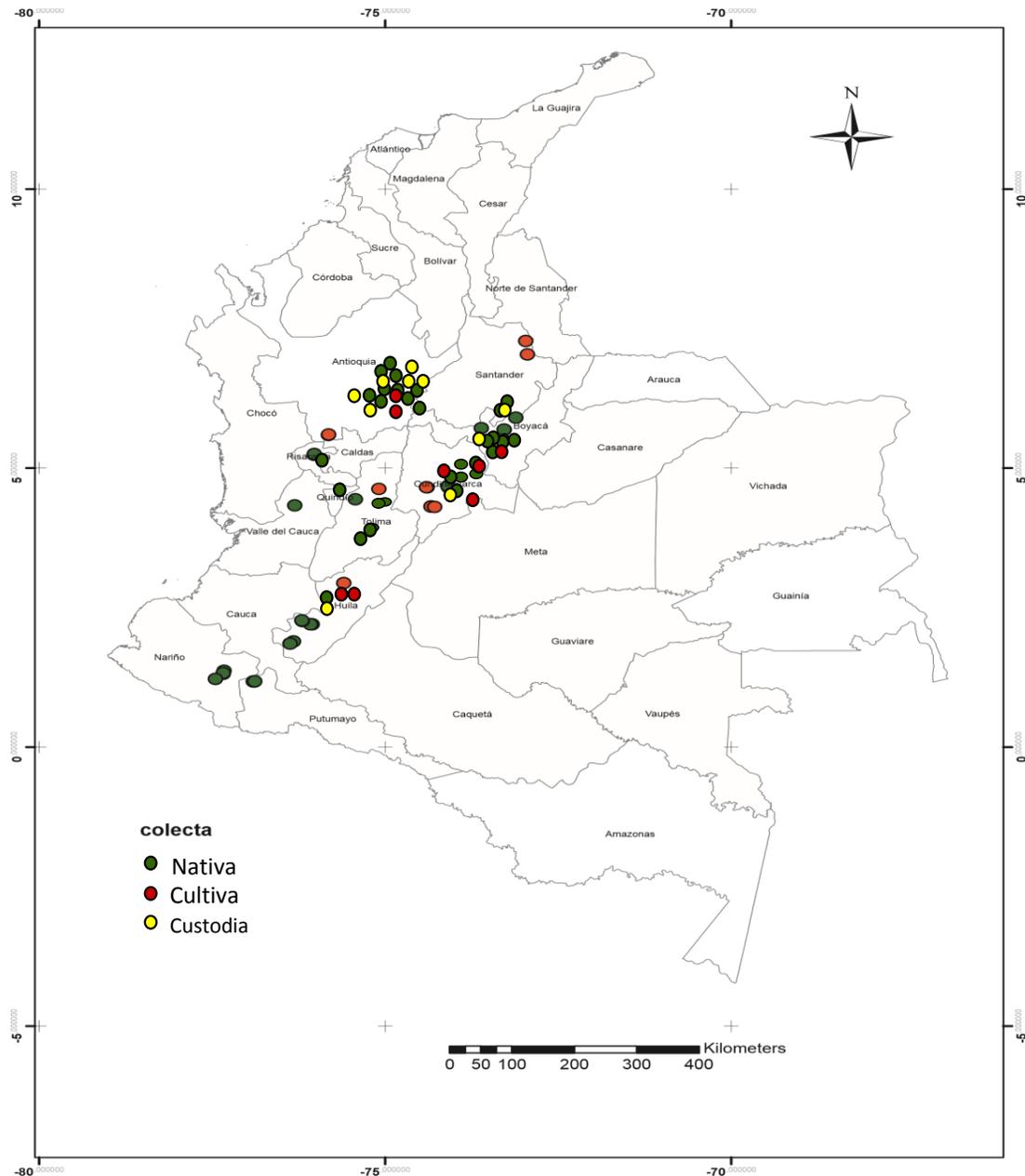
Las accesiones nativas fueron colectadas en los departamentos de Antioquia (29%), Cundinamarca (14%), Huila (135), Boyacá (11%), Nariño (9%), Putumayo (7%), Tolima (4%), Santander Nte (4%), Risaralda (4%), Cauca (4%), Santander (2%) y Quindío (2%) (**Figura 1**). Estas accesiones pasaron a ser parte de la colección de trabajo del programa de Biología, grupo de Fisiología del estrés y biodiversidad en plantas y microorganismos de la Universidad Nacional de Colombia. De igual manera estas accesiones, se incorporaron al banco de germoplasma de AGROSAVIA como custodio de la nación (Anexo 1.1).

### Porcentajes de Viabilidad y de germinación

La viabilidad varió significativamente ( $p < 0.001$ ) de acuerdo con el origen de las semillas, presentando mayor viabilidad las semillas procedentes de cultivo (91%), seguidas por las nativas (71%) y finalmente las custodiadas (65%). De igual manera, la germinación presentó un comportamiento diferencial entre los grupos cultivado en relación con los custodiados y nativas ( $p < 0.001$ ), presentando porcentajes promedio de germinación de 80%, 59% y 63%, respectivamente (**Tabla 2, Figura 2**). Valores semejantes de germinación en accesiones custodiadas fue obtenidos por Montaña *et al.* (2014), obteniendo bajos porcentajes de germinación (50%) a los 48 días después de la siembra. Estudios de conductividad en la semilla realizados por Barbosa *et al.* (2012) y Mira *et al.* (2015), señalan que los porcentajes de viabilidad son superiores al 75%, mientras que los porcentajes de germinación fluctúan entre el 40 y el 80%.

En estudios de evaluación de viabilidad y germinación de semillas en otras especies de pasifloras se ha reportado que estos descriptores varían dependiendo de factores

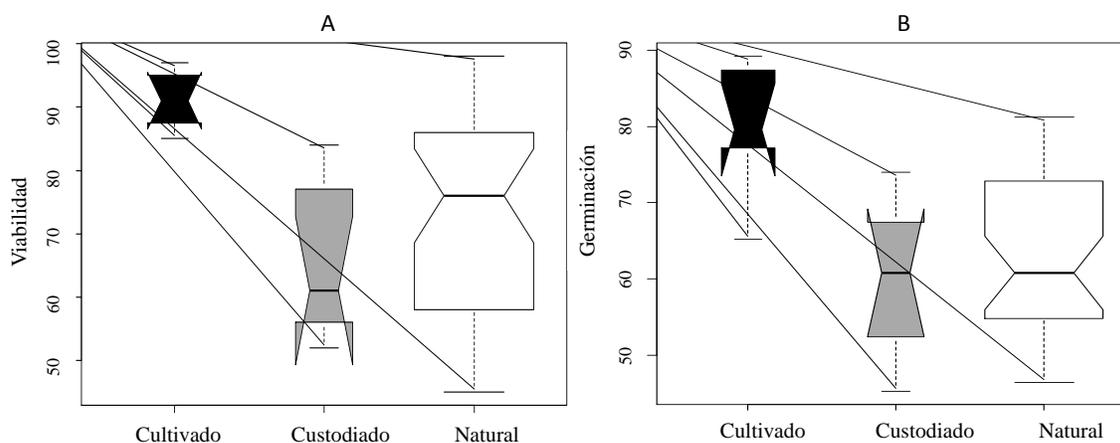
nutricionales (Araujo *et al* 2008; Rodríguez *et al.*, 2017; Marostega *et al.*, 2017) así como de variaciones inter e intraespecíficas que pueden ser empleados en estudios de variabilidad genética (Araujo *et al* 2008; Carvalho y Nakagawa, 2012; Marostega *et al.*, 2017). Los bajos valores de germinación logrados para algunas accesiones podrían obedecer a los prolongados tiempos de conservación teniendo en cuenta que esta especie presenta características intermedias entre ortodoxa y recalcitrante, lo que obliga al reemplazo frecuente por semilla fresca en los bancos de germoplasma o a la conservación *in vivo* para esta especie.



**Figura 1.** Mapa de distribución de las semillas de gulupa evaluadas: nativas (verde) distantes de zonas de cultivo, Cultivadas comercialmente (rojo) y custodiadas por Agrosavia (amarillo).

**Tabla 2.** Resultados promedio de los porcentajes de viabilidad y germinación de acuerdo al origen de las semillas **n** corresponde al número de accesiones incluidas dentro de cada clasificación y como réplicas técnicas se evaluaron 100 semillas por accesión. ( $p < 0.001$ )

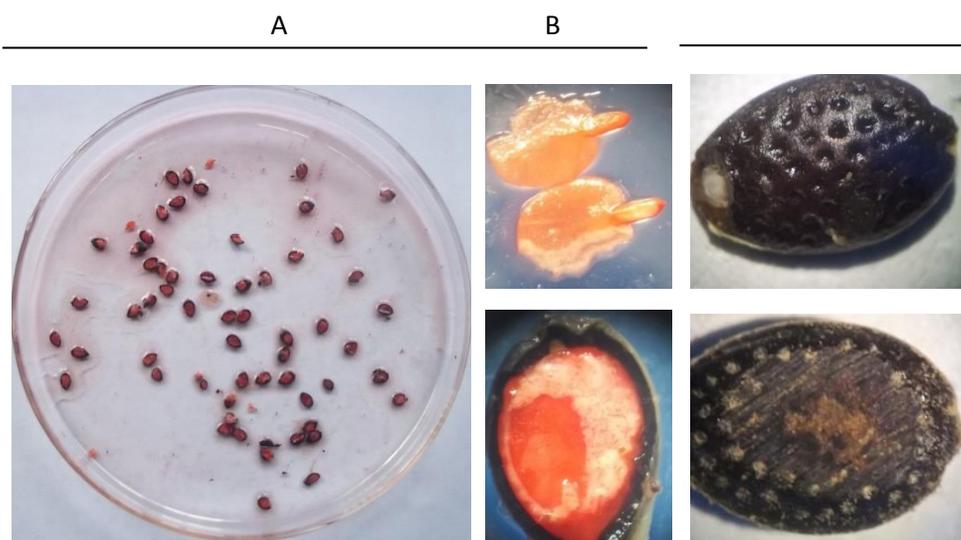
	Origen	n	Media geométrica	Varianza	Desviación estándar	Error estándar	CV	Asimetría	Curtosis
Viabilidad	Cultivado	8	91.04	19.27	4.39	1.79	5.2	-0.05	-1.88
	Custodiado	14	64.56	128.25	11.32	4.28	18.48	0.37	-1.78
	Nativa	34	71.29	247.49	15.73	2.7	21.82	-0.4	-1.32
Germinación	Cultivado	8	80.05	62.01	7.87	3.21	10.57	-0.5	-1.18
	Custodiado	14	59.28	88.18	9.39	3.55	16.72	-0.19	-1.54
	Nativa	34	62.93	101.65	10.08	1.73	16.05	0.15	-1.32



**Figura 2.** Porcentajes de viabilidad y germinación en gulupa de acuerdo a su origen **A.** viabilidad **B.** Germinación.  $n_{cultivado} = 8$ ;  $n_{custodiado} = 14$ ;  $n_{nativa} = 34$ .  $p < 0.001$

Se observa que la viabilidad y la germinación fue superior en las accesiones cultivadas, en comparación con las accesiones nativas y custodiadas, lo cual podría ser explicado porque son semillas que fueron extraídas de frutos frescos recién cosechados, por lo cual no han sido sometidas a los procesos de senescencia. Por otro lado, en los cultivos la polinización podría ser más efectiva por la cercanía con otras plantas, especialmente si se tiene en cuenta que esta especie es 70% alógama, lo cual facilita que los frutos sean portadores de semillas viables. Y por último, las ventajas del cuidado en términos de fertilizantes, lo cual es directamente proporcional a la calidad del fruto y por ende de la semilla (Carvalho y Nakagawa, 2012). Mientras que las semillas del banco de germoplasma han disminuido o perdido su viabilidad como resultado de su almacenamiento, que deriva en la disminución de su capacidad germinativa.

Se evaluaron diferentes tratamientos de escarificación de las semillas de gulupa, y se identificó que el mejor tratamiento es  $H_2SO_4$  al 20% por 15 minutos, siendo este el tratamiento más fuerte que se utilizó en cuanto a la concentración del ácido y tiempo de exposición (Figuras 3 y 4). Por otro lado, se evidenció que los tratamientos de escarificación química son 50% más efectivos que los tratamientos de escarificación mecánica (**Tabla 3**). Maguire (1962) y Larré, *et al.* (2007), determinaron que son más eficientes los procesos de escarificación química para algunas especies. Los procesos de escarificación mecánica en la gulupa tienden a dañar el embrión a pesar del grosor de la testa. En este mismo sentido se ha determinado que procesos mecánicos como la remoción del arilo conducen a una reducción en las tasas de germinación y de su viabilidad (Macedo *et al* 2015).

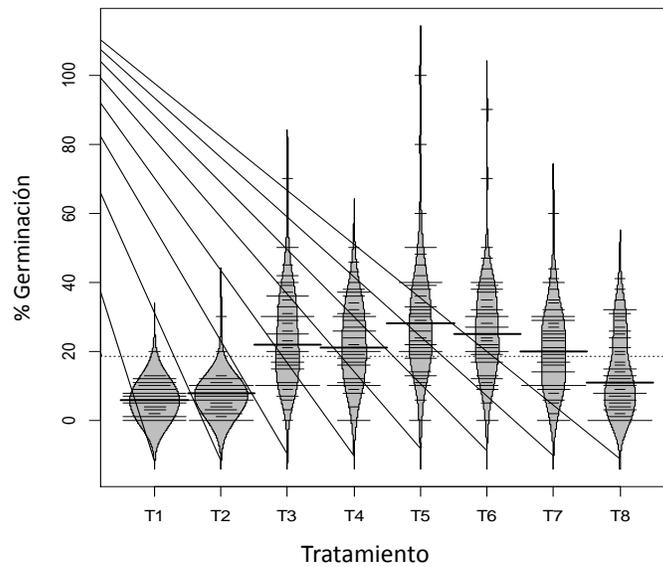


**Figura 3.** A. Pruebas de viabilidad en semilla de gulupa con Trifenil tetrazolium 1% B. Escarificación mecánica por corte (figura superior), desgaste del tegumento (figura inferior).

**Tabla 3.** Porcentajes de germinación de gulupa bajo 8 tratamientos de escarificación mecánica y química

	Tratamiento	% germinación promedio	$\sigma^2$	error estándar	CV
T1	Corte del tegumento	5,8	4,5	0,56	78,19
T2	Desgaste con lija	7,2	4,87	0,61	68,05
T3	$H_2SO_4$ 20% 5min	24,07	13,12	1,64	54,93
T4	$H_2SO_4$ 20% 10min	22,38	11,45	1,43	51,55
T5	$H_2SO_4$ 20% 15 min	39,11	16,57	2,07	57,37
T6	$H_2SO_4$ 10% 15 min	26,7	14,84	1,85	56,11
T7	$KNO_3$ 0,5 M 18h	20,5	11,83	1,47	58,21
T8	$KNO_3$ 1M 18h	13,6	11,13	1,39	82,63

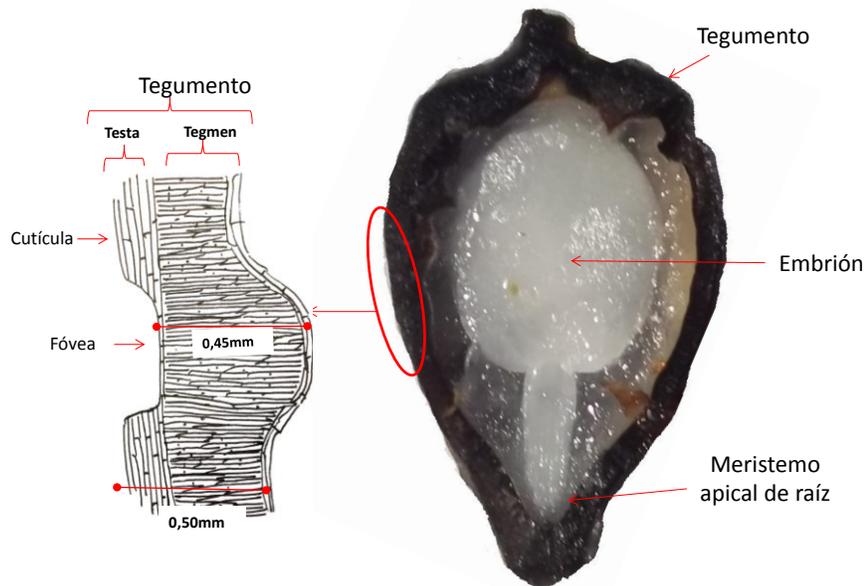
En las pruebas de viabilidad se observó que el grosor del tegumento (**Figura 3**) podría estar influyendo en los porcentajes de germinación, así como en los tiempos para que se lleve a cabo este proceso. El tiempo de la germinación fluctuó entre 1,5 y 3.5 meses. Valores similares fueron obtenidos por Montaña *et al.*, (2014), presentando el 50% de la germinación a los 48 días después de la siembra. Sin embargo, valores superiores de germinación se logran con mayor tiempo de evaluación, lo que implica que la especie presenta largos periodos de dormancia (Delanoy *et al.*, 2006; Araújo *et al.*, 2007; Barbosa *et al.*, 2012; Veiga *et al.*, 2013). Se evaluaron, por lo tanto, características morfométricas de las semillas que podrían estar relacionadas con su dormancia, para lo cual se tuvo en cuenta el tamaño de la semilla (LOH, LOV, ASE, PSE) y el grosor del tegumento (GTE).



**Figura 4.** Porcentaje de germinación en semillas de gulupa obtenidas en los diferentes tratamientos de escarificación mecánica y química evaluados. Tratamientos: T1= corte del tegumento, T2= desgaste con lija, T3= H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 20% 5min, T4=H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 20% 10min, T5= H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 20% 15 min, T6= H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 10% 15 min, T7= KNO<sub>3</sub> 0,5 M 18h, T8= KNO<sub>3</sub> 1M 18H. n<sub>cultivado</sub> = 8; n<sub>custodiado</sub>=14; n<sub>nativa</sub> =34. p<0.01.

Los contrastes de asociación evidenciaron que no hay una relación directa entre el porcentaje de germinación y los descriptores del tamaño de la semilla (p<0,001); mientras que con el grosor del tegumento, el número y área de las foveas la relación es mayor (p=0.789). De manera que la interacción de estas variables permite determinar que cuando el grosor del tegumento es mayor el proceso de germinación en términos de tiempo es cercano a los 3,5 meses, mientras que si el tegumento es más delgado la germinación es más rápida (1,5 meses). Adicionalmente, se identificó una relación directa con el número y área de las foveas, lo que indica que si la semilla tiene un alto número de foveas y de mayor área el proceso de germinación se ve acelerado. Esto se explica porque en las áreas de las foveas el grosor del tegumento disminuye, por lo tanto, el proceso de imbibición se verá favorecido; entre más número de foveas y éstos de mayor tamaño, habrá mayor área de menor grosor por la cual pueda debilitarse el tegumento y permitir el acceso del agua para dar paso al proceso de germinación (**Figura 5**).

El tegumento (**Figura 5**) presenta una capa externa o cutícula cerosa que es bastante hidrofóbica, más hacia el interior continúa la capa denominada testa resistente a la fractura, conformada por células esclereídas que se distribuyen paralelamente al eje mayor de la semilla, esta capa aparece con menor grosor en los labrados de la semilla que hemos denominado fóveas y finalmente el tegmen conformado por células parenquimatosas alargadas en sentido perpendicular a las esclereídas. Esta estructura es rígida y se asocia con los largos periodos de dormancia, así como con el hecho de que el tratamiento de escarificación química con  $H_2SO_4$  al 20% y durante 15 minutos fue el que mejor porcentaje de germinación presentó, ya que bajo estas condiciones se debilita fuertemente el tegumento, facilitando el proceso osmótico y la imbibición de la semilla. Montaña *et al.* (2014), determinaron que altas concentraciones de  $H_2SO_4$  favorecen la germinación, pero concentraciones superiores al 20% de concentración y con mayor tiempo de exposición al químico es probable que deteriore la semilla porque el porcentaje de germinación fue cero (Datos no presentados en la tabla).



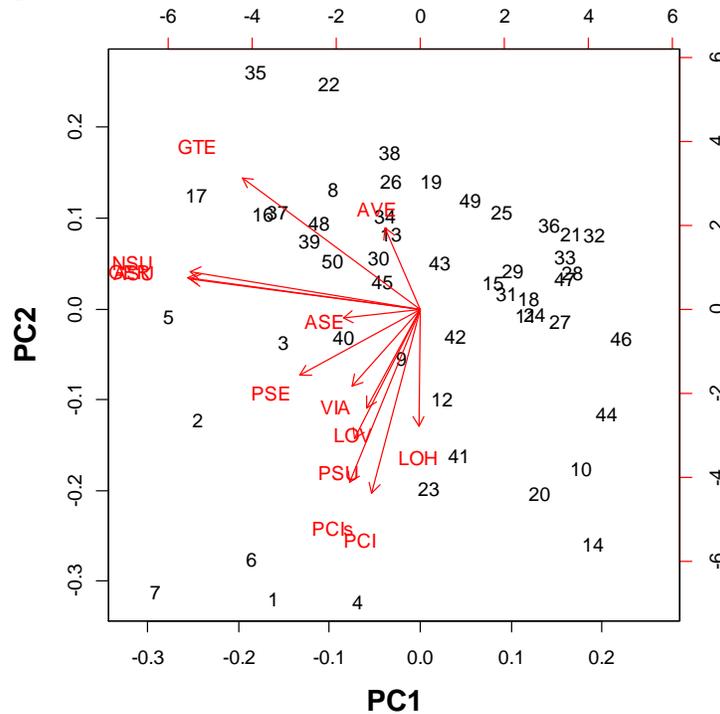
**Figura 5.** Detalle de la estructura del tegumento, las fóveas de la testa y la parte interna de semillas de *P. edulis f. edulis* Sims.

Como lo propone Black (1972), la superficie de la semilla que está en contacto con el suelo también afecta la capacidad de absorción de ésta al agua. Mientras mayor es el contacto, más cantidad de agua puede ser absorbida. Por lo tanto, el tamaño y la estructura de la cubierta de la semilla son factores determinantes, al igual que la microtopografía del suelo. Desde la perspectiva de una semilla, la estructura del suelo es sumamente heterogénea, estableciendo que conforme se incrementa el contacto de la semilla con el suelo, aumenta la velocidad con que ésta se hidrata y por tanto la germinación se lleva a cabo más rápidamente. Para el caso de la semilla de gulupa, el área de exposición con el suelo o con el agua se ve amplificado por la presencia de las fóveas en la testa y por el aumento de la superficie de contacto.

**Variabilidad morfológica**

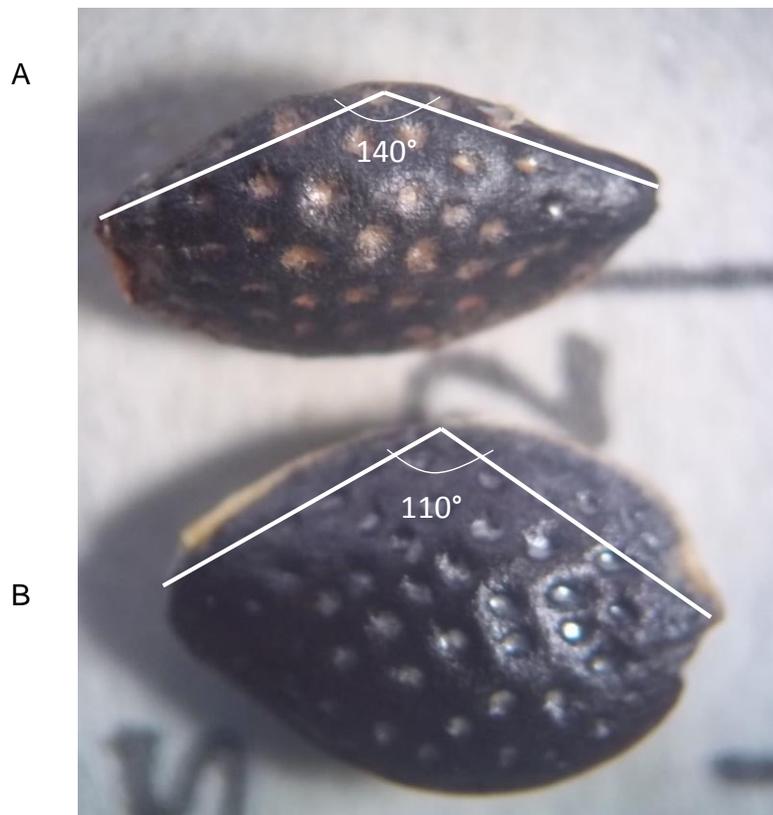
Se realizó un análisis de componentes principales (**Figura 6**) con los descriptores morfológicos de la semilla, encontrando en el gráfico de saturaciones que las variables que explican en mayor medida el componente 1 son: El ángulo al vértice (AVE) y el grosor del tegumento (GTE) y las que explican el componente 2 es la longitud horizontal (LOH) y peso cien (PCI). Estos descriptores explican la variación de las semillas en un 85%. Adicionalmente se observa la relación entre las variables número de foveas (NSU), área de las foveas (ASU) y porcentaje de germinación (GER).

Por otro lado, no se encontró diferencias significativas ( $p=0.8$ ) en el contenido de humedad de las semillas, entre las accesiones según su origen, evaluado como la diferencia entre peso cien (PCI) y peso cien seco (PCIs).



**Figura 6.** Análisis de componentes principales para los descriptores de semilla de gulupa *P. edulis f. edulis* Sims. AVE= Ángulo entre vértices, GTE= Grosor del tegumento, NSU= Numero de foveas por cara, ASU= Área de foveas, GER=% germinación, PSE= Perímetro de semilla, ASE= Área de semilla, VIA= % viabilidad, LOV= Longitud vertical, LOH= Longitud horizontal, PSU= Perímetro foveas, PCI= Peso 100 semillas; PCIs= Peso 100 semillas seco.

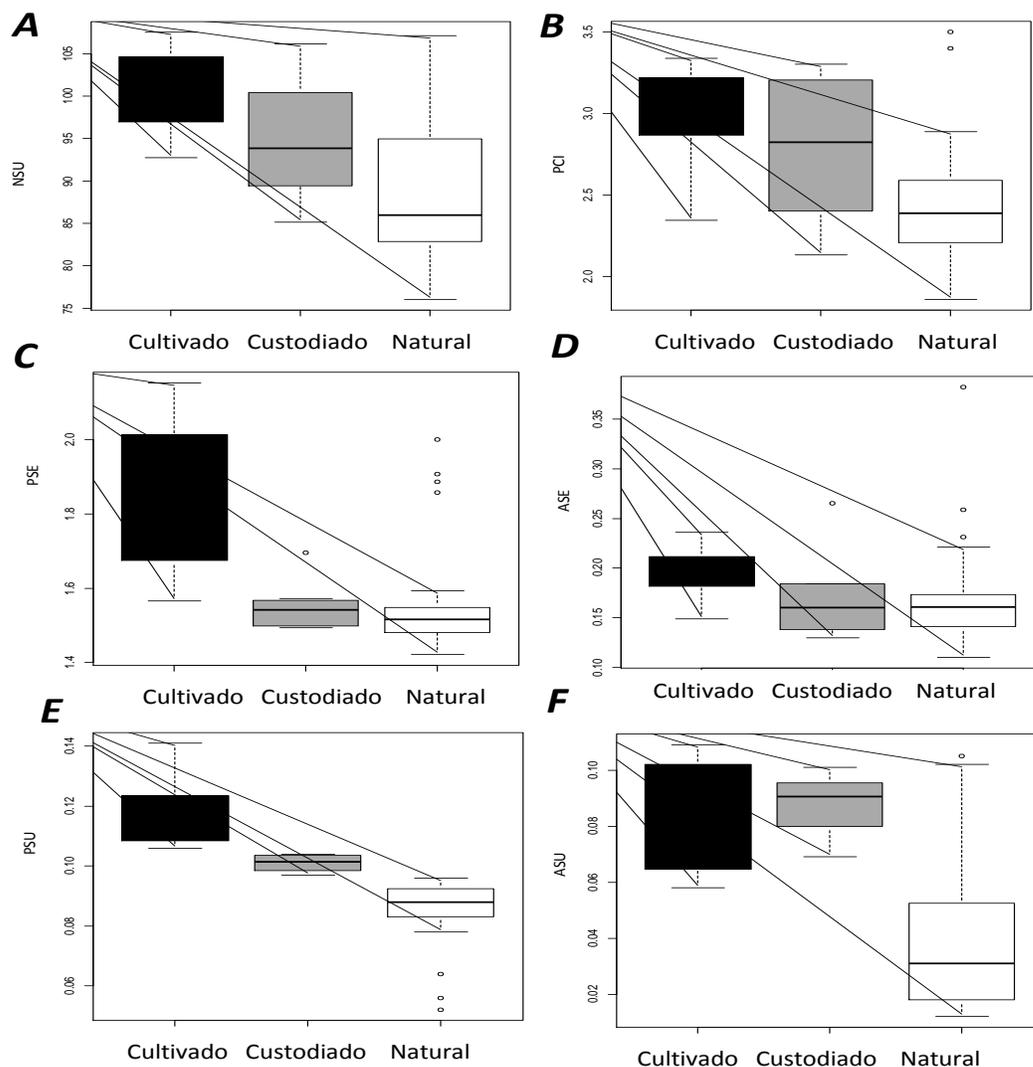
El ángulo de divergencia entre el centro de la semilla y los vértices es un descriptor asociado a la forma de la semilla, de acuerdo a este se encontró que las semillas de gulupa se clasifican en dos grupos, aquellas que poseen forma semielíptica (posee borde solo en la mitad del contorno de la semilla) y su ángulo de divergencia entre los vértices es mayor (~140°) y semillas elípticas (poseen borde en todo el contorno lateral de la semilla), con ángulos de divergencia menores (~110°) (**Figura 7**).



**Figura 7.** Determinación del ángulo entre el eje central de la semilla de gulupa y los vértices (AVE). Se encuentran dos formas bien diferenciadas en las semillas **A.** semielíptica; **B.** elíptica.

Las pasifloras son una familia en proceso de diversificación (Bruckner *et al.*, 1995) y evolución (Cerqueira *et al.*, 2014; Silva *et al.*; 2017) lo cual explica la alta capacidad de hibridación interespecífica e intraespecífica. A pesar de que *Passiflora edulis* f *edulis* es una especie altamente autoincompatible con valores del 80% de alogamia (Bruckner *et al.*, 1995; Brum *et al.*, 2011; Lira *et al.*, 2016), la variación en la morfología de la semilla y su heredabilidad puede ser consecuencia de recientes procesos de hibridación.

Las accesiones cultivadas exhiben una mayor estimación frente a características como: número de fóveas, peso de cien semillas, perímetro de la semilla, área de semilla, perímetro y área de las fóveas (**Figura 8**). Por el contrario, las accesiones nativas presentan para estas mismas características valores más pequeños, y para las accesiones custodiadas valores intermedios. Esta variabilidad en la respuesta de la expresión de estas características está probablemente relacionada con los procesos de selección con los cuales se ha favorecido el incremento del tamaño del fruto y por lo tanto de la semilla en los procesos de domesticación de la especie, adicionalmente, el suplemento de nutrientes que obtienen las plantas dentro de un cultivo favorece el incremento de sus estructuras dentro de las que podría estar incluida la semilla y finalmente, esta variación se puede explicar por el tamaño poblacional evaluado, ya que solo se evaluaron 8 accesiones cultivadas, 14 custodiadas y más del doble de nativas (34 accesiones).

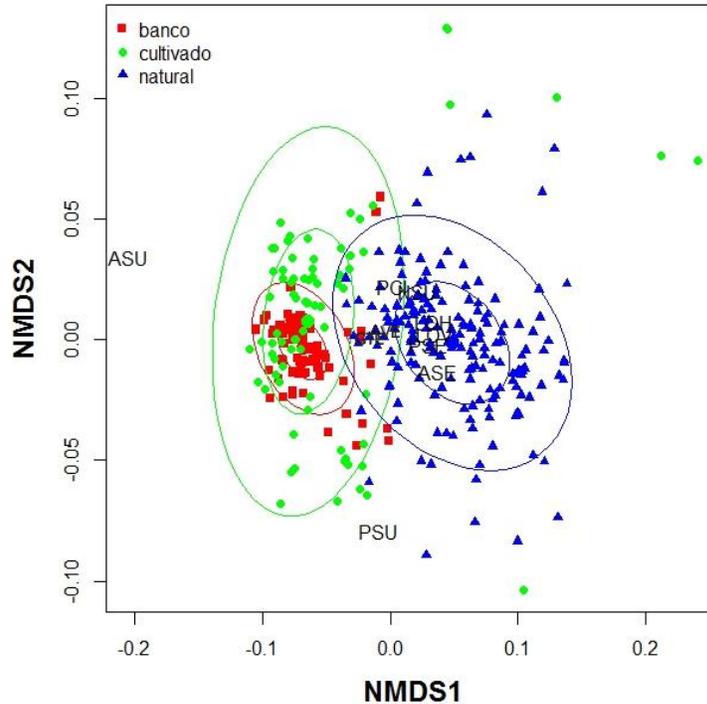


**Figura 8.** Comportamiento de algunos descriptores según origen de las accesiones de *P. edulis f. edulis* Sims. **A.** Número de foveas por cara (NSU) **B.** Peso cien semillas (PCI) **C.** Perímetro semilla (PSE) **D.** Área de semilla (ASE), **E.** Perímetro de foveas (PSU), **F.** Área de foveas (ASU).

Se determinó el factor de inflación de la varianza (VIF), para cada una de las variables morfológicas cuantitativas, a fin de establecer cuáles explicaban en mayor medida la diversidad entre las accesiones, y con ellas se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (**Figura 9**), los resultados corroboran la mayor similitud entre las semillas del banco custodiado y las cultivadas en comparación con las semillas de origen nativa.

Al evaluar las características cualitativas (**Tabla 4**), nuevamente se evidenció la diferencia de las accesiones nativas con respecto a los otros dos grupos, evidenciándose que entre estas se encuentran variaciones tanto en la forma semi-elíptica de las accesiones BUN009

procedente del departamento Boyacá y BUN037 procedente del departamento del Huila (Anexo1) y en el color café presente en 4 accesiones: BUN022 del departamento de Putumayo, BUN032 y BUN040 del departamento del Huila y BUN036 del departamento de Cundinamarca, todas estas accesiones de origen nativa. Las demás accesiones nativas, así como las cultivadas y custodiadas presentan la semilla con forma elíptica y color negro.



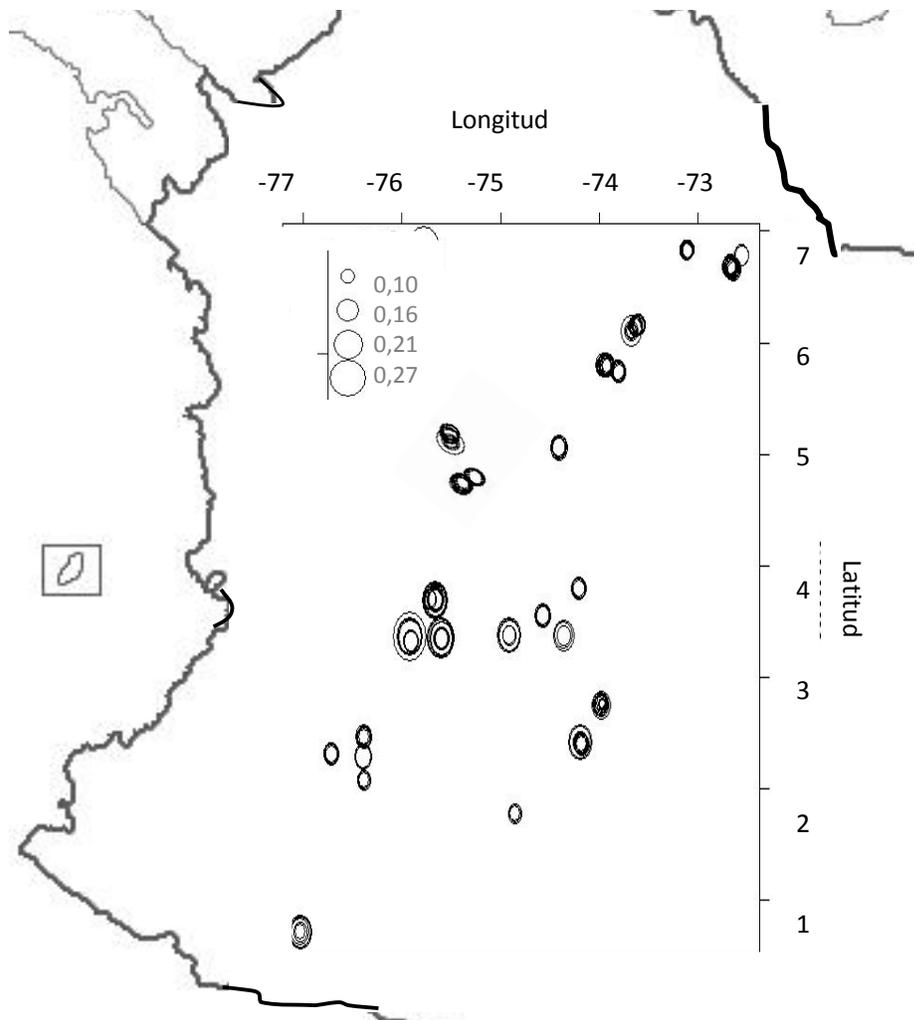
**Figura 9.** Escalamiento multidimensional de los descriptores con mayor VIF (factor de inflación de la varianza) evaluados en las semillas nativas, custodiadas en banco de germoplasma y cultivadas de *P. edulis* f *edulis* Sims. ASU=Área de las fóveas, AVE=ángulo entre vértices, PCI= Peso cien, GTE=Grosor del tegumento, NSU=Numero de fóveas, LOH= longitud horizontal, LOV=longitud vertical, PSE= perímetro de semilla, ASE= área de semilla, PSU=Perímetro de fóveas.

**Tabla 4.** Características cualitativas en las accesiones de gulupa evaluadas según su origen.  $n_{\text{cultivado}} = 8$ ;  $n_{\text{custodiado}}=14$ ;  $n_{\text{nativa}} =34$ .

Descriptor cualitativo		Origen		
		Cultivada (8)	Custodiada (14)	Nativa (34)
Forma semilla	Elíptica	8	14	32
	Semielíptica	0	0	2
Color Semilla	Negro	8	14	30
	Café Oscuro	0	0	4

Por otra parte, se examinó el área de la semilla teniendo en cuenta la distribución geográfica en el plano cartesiano, encontrando que las semillas de menor área (0.1-

0.16mm<sup>2</sup>) tienden a estar distribuidas por todas las regiones evaluadas; mientras que las semillas de áreas mayores (0.21-0.27mm<sup>2</sup>), están principalmente concentradas en la zona central de Colombia (**Figura 10**)



**Figura 10.** Distribución de las semillas de *P. edulis* f *edulis* según su área con relación a su posición geográfica o sitio donde fueron colectadas.

Se encontró que en la región de los Andes Central las semillas son de mayor tamaño por lo que allí se concentran los cultivos de gulupa a los cuales se les realiza labores de manejo, a diferencia de los tamaños menores que corresponden a las accesiones nativas y algunas de las custodiadas. El tamaño de las semillas está directamente correlacionado con el tamaño de los frutos, a mayor tamaño del fruto, mayor es la semilla. En un cultivo esto se explica por la mayor disponibilidad de nutrientes, suministrados de manera oportuna según sus necesidades, facultando el incremento en el tamaño de las semillas en las gulupas procedentes de los cultivos; resultados similares en relación con el tamaño de frutos y semillas bajo buenas condiciones de fertilización fueron reportados por Brum *et al.*, (2011);

Rodrigues *et al* (2017). En tanto que, en los materiales nativos, que proceden de huertas y de bordes de carretera, no son favorecidas en su desarrollo por suministro oportuno de los nutrientes.

El estudio de la semilla como fuente de variación permite analizar las poblaciones desde un componente morfológico, así como su comportamiento fisiológico relacionado con la germinación de las semillas y la viabilidad del embrión. En el caso de las accesiones de gulupa evaluadas, se encontró que existe una mayor homogeneidad morfológica entre las accesiones cultivadas y custodiadas; mientras que las accesiones nativas presentan una mayor variabilidad en la expresión de sus descriptores. La homogenización es una consecuencia directa de los procesos de selección que se han llevado a cabo en el cultivo, de manera que las variaciones encontradas en las accesiones nativas pueden contribuir a ampliar la diversidad genética que esta especie requiere para su sostenibilidad como cultivo. Dentro de las características evaluadas: el ángulo de divergencia (AVE), el grosor del tegumento (GTE), la longitud horizontal (LOH) y el peso cien (PCI), son las que mejor discriminan las accesiones.

Por otro lado, las semillas presentan altos valores de viabilidad, pero la germinación es relativamente baja, esto obedece a las características fisiológicas y anatómicas de la semilla, las cuales mantienen un estado de dormancia asociado al grosor del tegumento. No hay reportes en la literatura asociados a esta característica, pero es claro que los protocolos relacionados con la germinación con fines de cultivo o para la conservación *ex situ* de la gulupa requieren de la realización de estudios anatómicos más robustos.

Resulta necesario realizar las evaluaciones morfológicas y fisiológicas de las semillas como complemento a las determinaciones de productividad, rendimiento y demás características morfoagronómicas, ya que estos análisis son útiles en los planes de certificar las semillas.

**Agradecimientos:** A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Ecofisiología, nutrición mineral y manejo integrado de plagas y enfermedades en aguacate, curuba, gulupa y tomate de árbol orientados hacia su manejo agronómico, como materia prima para el desarrollo de productos de interés comercial” liderado por L. M. Melgarejo, de la “Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales-RIFRUTBIO”, CONTRATO RC No. 0459-2013.

A los profesores Gustavo Morales (Jardín Botánico José Celestino Mutis- Bogotá) y Fredy Ramos (Universidad Nacional de Colombia), por la colaboración en las determinaciones taxonómicas y apoyo en las salidas de campo.

## Bibliografía

- ARAÚJO, E; DAHER, R.; SILVA, R.; VIANA, A.(2007).Path analysis for physiological traits that influence seed germination of *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg. Crop Breeding and Applied Biotechnology. (7):148- 154.
- ARAÚJO, F.; SILVA, N.; QUEIROZ, M. (2008). Divergência genética entre acessos de *Passiflora cincinnata* Mast.com base em descritores morfoagronômicos. Revista Brasileira de Fruticultura, 30:723-730.
- BARBOSA, R.; LEÃO, E.; CAPRIO, C.; VIEIRA, R.(2012) Teste de condutividade elétrica em sementes de maracujazeiro- amarelo. Revista Brasileira de Fruticultura, (34): 646- 651.
- BLACK, M. (1972).Control Processes in Germination and Dormancy, Oxford Biology Readers Series, núm. 20, pp. 1-16.
- BRUCKNER, C.; CASALI , V.; MORAES, C.;REGAZZI, A; SILVA, E. (1995). Self-incompatibility in passion fruit (*Passiflora edulis* Sims). Acta Horticulturae, 370: 45-57
- BRUM, B.; LOPES, S; STORCK, L.; LÚCIO, A; OLIVEIRA, P.; MILANI, M. (2011). Correlações canônicas entre variáveis de semente, plântula, planta e produção de grãos em mamoneira. Ciência Rural, 41:404-411
- CARVALHO R.; ALVES, A.; OLIVEIRA, U.; DA SILVA, W. (2015) Caracterização física de frutos de genótipos de maracujazeiro azedo produzidos no acre. Encontro Nacional da Agroindústria BRASIL & PARAÍBA.
- CARVALHO, N.; NAKAGAWA, J. (2012). Sementes: Ciência, Tecnologia e Produção. 5.ed. Jaboticabal: Funep,. 590p.
- CEPASS. (2016). Boletín del Consejo Nacional de Pasifloras. Reunión trimestral Bogotá- Colombia.
- CERQUEIRA, C.; JESUS, O.; SANTOS, E.; CORRÊA, H.; SOUZA, A. (2014). Genetic Breeding and Diversity of the Genus *Passiflora*: Progress and Perspectives in Molecular and Genetic Studies. International Journal of Molecular Sciences. 15: 14122-14152.
- CROCHEMORE, M. L.; MOLINARI, H. B.; STENZEL, M.N. (2003). Agromorphological characterization of passion fruit (*Passiflora* spp.) germplasm. Revista Brasileira de Fruticultura, 25:5-10
- DELANOY, M.; VAN DAMME, P.; SCHELDEMAN, X.; BELTRAN, J. (2006) Germination of *Passiflora mollissima* (Kunth) L.H.Bailey, *Passiflora tricuspis* Mast. and *Passiflora nov* sp. seeds. Scientia Horticulturae.(110):198- 203.
- FISCHER, G.; CASIERRA-POSADA, F.; PIEDRAHITA, W. (2009). Ecofisiología de las especies de pasifloráceas cultivadas en Colombia. Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- GUISANDE C. (2014) RWizard Software. <http://www.ipez.es/RWizard>. University of Vigo. Spain
- LARRÉ, C.; ZEPKA, A.; MORAES, D. (2007). Testes de germinação e emergência em sementes de maracujá submetidas a envelhecimento acelerado. Revista Brasileira de Biociências. 5: 708-710.
- LIRA J., HORST C.; SOUZA, P.(2016 ) Method for overcoming the passion fruitself-incompatibility. Rev. Bras. Frutic., Jaboticabal – SP. 38:(4): e477
- LOBO, M.; MEDINA, C. (2009). Recursos genéticos de pasifloras en Colombia. Cultivo poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- MACEDO S.; CAMARGOS R.; FERRAZ, R.; SÁ, A.;MACHADO, C. (2015). Aryl removal methods and passion fruit seed positions:Germination and emergence. Journal of Seed Science, 37:(.2):125-130.
- MAGALHÃES, A. (2010). Caracterização de frutos e sementes e germinação de *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Degener e *Passiflora cincinnata* Mast. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia.

- MAGUIRE, J.D.(1962). Speed of germination in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*. 2:176-177.
- MAROSTEGA, T.; MARTINS,L.; BAPTISTA, P.; GRILLO, L; APARECIDO, M. (2017) Genetic diversity of *passiflora* accessions based on morphophysiological seed descriptors. *Rev. Bras. Frutic.*, 39(5): 365-373.
- MAROSTEGA, T.; ARAUJO,L.; BAPTISTA, P.; GRILLO, L.; APARECIDO, M. (2017 ) Genetic diversity of *passiflora* accessions based on morphophysiological seed descriptors. *Rev. Bras. Frutic, Jaboticabal – SP*. 39: (5): e-365.
- MELETTI, L.; BARBOSA, W.; VEIGA, R.; PIO, R.(2007).Crioconservação de sementes de seis acessos de maracujazeiro. *Revista Scientia Agraria Paranaensis*. (6):13- 20.
- MIRA, S.; VEIGA, L.; GONZALEZ, M.; PEREZ, F. (2015) Conductivity test in seeds of different passion flower species. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 50 (6):510-513.
- MONTAÑA, L.; FISCHER, G.; MAGNITSKIY, S.; ZULUAGA, G. (2014). Effect of NaCl salinity on seed germination and seedling emergence of purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims). *Agronomía Colombiana* 32:(2): 188-195.
- MOREIRA, P. (2009). Comportamiento agronómico de cinco poblaciones de maracuyá amarillo (*P. edulis* flavicarpa Degener), procedentes del Valle del río Portoviejo. Tesis pregrado Ingeniero Agrónomo. Universidad Técnica de Manabí, Facultad de Ingeniería Agronómica. SantaAna- Manabí-Ecuador. 54p.
- OCAMPO, J. (2007). Study of the genetic diversity of genus *Passiflora* L. and its distribution in Colombia. Thesis Ph.D., Centre International d'Études Supérieures en Sciences Agronomiques – SupAgro Montpellier (France). 268 pp.
- RODRIGUES, D.;VIANA, A.; DUARTE, H.; AZEVEDO E.; HIGINO, F.; SANTOS, F. (2017). Contribution of production and seed variables to the genetic divergence in passion fruit under different nutrient availabilities. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 52:(8): 607-614.
- SILVA R.;SILVA, L.; GAVA, P.; MAGALHÃES, C.; FERNANDES, D.; CRUZ, C. (2017). Genetic divergence between passion fruit hybrids and reciprocals based on seedling emergence and vigor. *Journal of Seed Science*, 39: (4):417-425.
- SILVA, S.; CAMARGOS, R.; FERRAZ, R.; DE SÁ, A.; MACHADO, C. (2015) Aryl removal methods and passion fruit seed positions: Germination and emergence *Journal of Seed Science*, 37(2):125-130.
- TANGARIFE, M.; CAETANO, C.;POSADA, C. (2009). Caracterización morfológica de especies del genero *pasiflora* de Colombia. *Acta agronómica*. 58 (3) 117-125.
- VEIGA, L.; MIRA, S.; GONZALEZ,M.; SOUZA, M.; MELETTI, L.; PEREZ, F.(2013) Seed germination, desiccation tolerance and cryopreservation of *Passiflora* species. *Seed Science and Technology* (41):89- 97.
- VILLACIS, L., J. VEGA, M. GRUM AND G. COPPENS. (1998). Caracterización morfológica de *passifloras* andinas del Ecuador. *Plant Genetic Resources Newsletter* 115: 51-55

## Capítulo 2

### Variabilidad morfológica y agronómica de accesiones nativas, custodiadas en banco de germoplasma y cultivadas de *Passiflora edulis* f. *edulis* (gulupa)

#### Abstract

The current global demand for the fruits of *Passiflora edulis* f. *edulis* makes it a promising species for Colombia, for this reason, efforts must be made between research centers and academic communities to strengthen research and meet the needs of this product. For this reason in the present study the morphological and agronomic characteristics of the species were evaluated by introducing in the evaluations native accessions, guarded in germplasm banks and commercially cultivated and evaluated in two locations: Pasca and Susacón, the latter being a new agroecological site for its cultivation. The results indicate that the locality of Pasca presented higher yield (Kg fruit / plant) than in Susacón. Cultivated and guarded accessions have morphoagronomic behaviors more similar to each other, thus constituting a single cluster, while native accessions exhibit variation in the expression of morphoagronomic descriptors and are organized into 5 different clusters. From which it is concluded that presumably the native accessions collected contain greater genetic diversity, so introducing them into breeding programs would allow an increase in the diversity of the species in use.

**Key words:** Morpho-agronomic descriptors, Pasca, Susacón, Gulupa's accessions

#### Resumen

La actual demanda a nivel mundial de los frutos de *Passiflora edulis* f. *edulis* la convierte en una especie promisoriosa para Colombia, por esta razón se deben aunar esfuerzos entre centros de investigación y las comunidades académicas para fortalecer las investigaciones y lograr suplir las necesidades de este producto. Por esta razón en el presente estudio se evaluaron las características morfológicas y agronómicas de la especie, introduciendo en las evaluaciones accesiones nativas, custodiadas en bancos de germoplasma y cultivadas comercialmente. Se evaluaron en dos localidades: Pasca y Susacón, siendo esta última un nuevo lugar agroecológico para su cultivo. Los resultados indican que la localidad de Pasca presentó mayor rendimiento (Kg fruta/planta) que en Susacón. Las accesiones cultivadas y custodiadas presentan comportamientos morfoagronómicos más semejantes entre sí, constituyéndose por lo tanto un solo clúster; mientras que las accesiones nativas exhiben variación en la expresión de los descriptores morfoagronómicos y se organizan en 5 diferentes clúster. De lo que se concluye que presumiblemente las accesiones nativas colectadas contienen mayor diversidad genética, por lo cual, introducirlas en programas de mejoramiento permitiría lograr un incremento en la diversidad de la especie en uso.

**Palabras clave:** Descriptores morfoagronómicos, Pasca, Susacón, Accesiones gulupa

## Introducción

Brasil y Colombia son centros de diversificación de gran número de pasifloras, entre ellas *Passiflora edulis* f. *edulis* o gulupa (Cerqueira-Silva *et al.*, 2014). Su centro de Origen es el norte de Brasil, de allí se dispersó hacia el sur brasilero, parte media de Paraguay y norte de Argentina. Dentro de Suramérica crece de forma nativa desde Colombia hasta Argentina, incluyendo países como Perú, Venezuela, Brasil, Paraguay y Uruguay, constituyéndose Colombia como uno de los principales sitios de diversificación, especialmente en la región de los Andes. Por otro lado, se conoce que el cultivo de gulupa cuenta con menos de 20 años como cultivo y que se estableció con material vegetal procedente de pocos viveros, por lo tanto desde sus orígenes como cultivo se estrechó su base genética (Ortiz, *et al.*, 2012).

Reportes del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (CEPASS, 2016), presentaron que durante enero-junio del 2014, se inventariaron 527 hectáreas sembradas que produjeron 5871 t., cerca de 11.1 t/ha, de las cuales se exportaron 956 t. Esta especie, cuenta con un amplio mercado local y para exportación, donde sus consumidores la prefieren por su aroma y por su sabor más dulce que el maracuyá (Isaacs, 2009). Actualmente los principales productores de gulupa son; Brasil, Australia, Nueva Zelanda, Kenia, Zimbabwe y Colombia, pero los volúmenes de producción no satisfacen la creciente demanda (Piragauta, 2013); por esta razón, el cultivo de la gulupa en Colombia cuenta con un amplio mercado por conquistar y se constituye entonces en una gran oportunidad para los productores a nivel nacional (Ocampo *et al.*, 2005; Ortiz *et al.*, 2012; Jiménez, *et al.*, 2012). Estudios de diversidad genética desarrollados con herramientas de la biología molecular (Ocampo *et al.*, 2005; Ocampo, 2007, Ortiz *et al.*, 2012) y con la evaluación de parámetros morfológicos (Tangarife *et al.*, 2009) han determinado que la variabilidad en la especie, representada en los materiales que se cultivan y en los que existen en los bancos de germoplasma (Agrosavia) es baja, lo cual ha colocado a la gulupa frente a un riesgo de diferentes factores bióticos o abióticos por la poca variabilidad genética de la especie en uso, y con pocas oportunidades de desarrollar un programa de mejoramiento con éxito si no se parte de una amplia base genética dentro del cultivo.

A pesar de la importancia comercial de la gulupa hasta el momento no se han registrado variedades comerciales en nuestro país, y aunque se vienen adelantando programas de mejoramiento estos no son suficientes y los existentes se han dirigido a la producción de híbridos o injertos que mejoren la respuesta de las plantas frente a estreses bióticos, siendo en su mayoría realizados en Brasil (Junqueira *et al.*, 2006; Moreira, 2009; Lenza *et al.*, 2009; Ocampo, *et al.*, 2010; Junqueira *et al.*, 2013; Roncatto *et al.*, 2014; Fagne *et al.*, 2014). Por esta razón resulta prioritario que las universidades y centros de investigación en colaboración con los productores adelanten investigaciones dirigidas a conocer el comportamiento de la especie frente a las condiciones ambientales, su comportamiento agronómico y su diversidad genética. En este sentido, se han realizado caracterizaciones morfológicas y agronómicas para explorar la variabilidad presente en la especie (Villacis *et al.*, 1998; Ocampo, 2007; Tangarife *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2006; Franco *et al.*, 2014), cuyos estudios fueron desarrollados con accesiones cultivadas y con parámetros cualitativos y cuantitativos analizados independientemente.

Por esta razón, la presente investigación buscó obtener un conocimiento más preciso de la variabilidad de la gulupa a través de la evaluación de características morfológicas y agronómicas de accesiones nativas, cultivadas y custodiadas en el banco de germoplasma de Agrosavia, para tener una representación más robusta de la variabilidad de la especie. Se analizaron simultáneamente variables cualitativas y cuantitativas usando el modelo Ward MLM (Franco, 1998; Paiva *et al.*, 2014) y la matriz de disimilaridad de Gower (1971).

## Materiales y Métodos

Para la caracterización morfológica y agronómica de *Passiflora edulis* f. *edulis* (Gulupa) se realizó una colecta de 34 accesiones no pertenecientes a cultivos, en 11 departamentos de Colombia (Cundinamarca, Antioquia, Boyacá, Huila, Cauca, Quindío, Risaralda, Tolima, Santander, Nariño y Putumayo) que se denominan en el presente estudio como “nativas”, así como de 8 accesiones cultivadas comercialmente y 8 custodiadas en el banco de germoplasma de Agrosavia. Las 50 accesiones fueron sembradas bajo condiciones comerciales con densidad de siembra de 2 x 2,5m, en espaldera sencilla, a campo abierto, en un diseño completamente aleatorizado, con 6 repeticiones por accesión en dos localidades. Pasca, finca “Carolina” localizada en las coordenadas 4°18,671’N; 74°20,116’W a 1800 msnm en la vía Fusagasugá-Pasca-Cundinamarca, con temperatura promedio de 18°C, máxima 24°C y mínima de 10°C, Humedad relativa 85%, y la finca “Cartago” localizada a 6°143’N 72°41,563’W a 2500msnm en la vía Susacón-Soatá-Boyacá, con temperatura promedio de 14°C, máxima 20°C y mínima de 6°C, Humedad relativa 75%. Se realizaron las correcciones nutricionales y de pH antes de las siembras, con base en análisis fisicoquímico de suelos, bajo manejo de cultivo y control de plagas y enfermedades (Gusqui *et al.*, 2008; Jimenez *et al.* 2009; Ocampo *et al.* 2010; Ocampo *et al.*, 2012; Agronet, 2011; Jiménez *et al.*, 2012; Franco *et al.*; 2014; Weber *et al.*, 2015 y Pereira *et al.*, 2016).

Se evaluaron descriptores morfológicos y agronómicos mediante el uso de 29 descriptores cualitativos de tipo binario y 73 cuantitativos estimados en: tallo, nudo, zarcillo, estípulas, pecíolo, hojas, brácteas, flor, pedúnculos, fruto y semilla (**Anexos 2.1 y 2.2**), que han sido registrados por el Ministerio da Agricultura, Pecuaria e Abastecimiento-MAPA 2014; Crochemore *et al.* 2003; Castro *et al.*, 2012; Nunes *et al.*, 2017; los cuales además de ser indicadores de un estado morfológico, son de manera directa el resultado de la acumulación de biomasa producto de los procesos fisiológicos y por lo mismo del rendimiento y calidad de sus frutos que es lo que finalmente interesa a un productor.

Se evaluaron los parámetros cuantitativos para estadística descriptiva, normalidad y análisis de varianza entre localidades y accesiones con el paquete de RWizard (Guisande *et al.*, 2014). Para las variables cuantitativas se estimaron los componentes de varianza a partir de los genotipos como efectos aleatorios y localidades y las repeticiones como modelo fijo. Los estimadores de los componentes se calcularon a partir del despeje de estos a partir de los cuadrados medios del error (**Tabla 1**). Este procedimiento se llevó a cabo en el programa SAS versión 9.4 (SAS Institute, 2000).

**Tabla 1.** Análisis de varianza para las accesiones de gulupa en las localidades evaluadas. Pasca (1800msnm), Susacón (2500msnm). CM=cuadrados medios, CME=cuadrados medios del error, g =accesión, a=localidad, r=repetición

Fuentes de Variación	CM	CME
Ambiental (2 localidades)	M5	$\sigma^2 + gr \theta_a^{2,1/g}$
Repetición (6)	M4	$\sigma^2 + g \theta_{ra}^2$
Genotipo (50 accesiones)	M3	$\sigma^2 + r\sigma_{ga}^2 + ra\sigma_g^2$
Genotipo x localidad	M2	$\sigma^2 + r \sigma_{ga}^2$
Error experimental	M1	$\sigma^2$

Posteriormente se determinó el coeficiente de repetibilidad ( $\gamma$ ) de acuerdo a Goodman y Paterniani (1969), el cual permite determinar las variables de acuerdo con la influencia ambiental de la localidad sobre la expresión fenotípica de las accesiones, reconociendo diferencias entre ellas. La fórmula empleada fue:

$$\text{Coeficiente de repetibilidad } (\gamma) = \sigma_g^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2) > 1$$

Si  $\gamma > 1$  Hay mayor efecto genético que ambiental o de las interacciones.

Para determinar las variables que expliquen en mayor medida la diversidad entre las accesiones se determinó el factor de inflación de la varianza (VIF) y posteriormente el análisis de componentes principales con estas variables con el paquete RWizard (Guisande *et al.*, 2014).

Los resultados de los descriptores cualitativos y cuantitativos fueron analizados simultáneamente usando la metodología Ward-MLM; para finalizar con el agrupamiento de las accesiones más similares, este procedimiento fue llevado a cabo en el programa SAS versión 9.4 (SAS Institute, 2000). Se construyó una matriz de distancias para los clúster de Ward, con el algoritmo de Gower (1971) y se definió el número de grupos con los criterios de pseudo F y pseudo  $t^2$  (SAS Institute, 2000). Posteriormente, los análisis estadísticos de boxplot y escalamiento multidimensional se realizaron para los parámetros cuantitativos con los grupos formados.

## Resultados

### Descriptores cuantitativos evaluados en gulupa

El 85% de las variables cuantitativas no presentaron una distribución normal de acuerdo a los test de normalidad de Kolmogorov Smirnov y Cramer Von Mises (**Anexo 2.2**). Sólo presentaron una distribución normal las variables: Longitud de los lóbulos de las hojas (H3), la distancia entre sus ápices (H5), la longitud de los sépalos (Se1), el diámetro del pedúnculo floral (PF2), la longitud de los pétalos (F8), el área de los pétalos (F9), la longitud del filamento dentiforme (F13), la longitud de la antera(F15), los grados brix

(FR11), el grosor del pericarpo de la semilla en la zona de los foveas(S6) y el porcentaje de germinación (S14).

De las 73 variables 35 presentaron diferencias significativas (Pvalue <0.05) entre las dos localidades (Estas se indican en rojo en el **Anexo 2.2**), siendo 12 de ellas altamente significativas (Pvalue <0.0001): Area foliar(F1), duración del ciclo (DC1), diámetro transversal del fruto ( FR1), diámetro longitudinal del fruto (FR2), volumen del fruto (FR13), peso fresco por fruto (FR7), peso pulpa fresco por fruto (FR8), peso pulpa seco (FR9), número de frutos por planta (FR10), peso de frutos por planta (FR14), peso fresco de cien semillas (S7) y peso seco de cien semillas (S8). La mayoría de las variables relacionadas con la longitud, diámetro, área o volumen de tallo, hoja, flor o fruto, adquirieron valores mayores en la localidad de Pasca y menores en Susacón (**Tabla 2**), lo que indica que las condiciones ambientales de Pasca favorecieron el crecimiento de las plantas que en menor tiempo alcanzaron dos metros de longitud (altura límite del tutorado-altura del segundo alambre del tutorado) (T3), y adicionalmente alcanzaron un mayor tamaño en sus componentes. Sin embargo, también se aprecia que aunque las plantas de la localidad de Pasca generaron frutos con mayor volumen (FR13=116.8cm<sup>3</sup>) que los de las plantas de Susacón (FR13=79.08cm<sup>3</sup>), la productividad fue menor en Pasca (FR10=52 frutos/planta, FR14=2.6kg/planta) que en Susacón (FR10=63 frutos/planta, FR14=2.7kg/planta).

**Tabla 2.** Estadística descriptiva de las variables más significativas (Pvalue <0.0001) evaluadas en las dos localidades cultivadas con *P. edulis* f *edulis*. n<sub>nativa</sub> =34; n<sub>cultivado</sub>=8;n<sub>custodiado</sub>=8

Variable	Pasca (1800 msnm)						Susacón (2500 msnm)					
	Mean	Median	Std Dev	Skewness	Kurtosis	CV	Mean	Median	Std Dev	Skewness	Kurtosis	CV
<b>H1</b>	274.4	262.45	72.183	0.005	-1.662	26	240.98	212.8	69.685	0.615	-1.169	29
<b>DC1</b>	272.7	282.5	36.731	-0.699	-0.412	14	306.42	305.27	20.285	0.607	1.764	6.6
<b>FR1</b>	6.057	5.87	0.624	0.388	-1.383	10	5.544	5.41	0.726	0.207	-1.172	13
<b>FR2</b>	5.925	5.69	0.647	0.454	-1.382	11	4.894	4.87	0.399	0.217	-0.463	8.2
<b>FR7</b>	68.91	68.64	3.822	0.274	-0.719	7.8	42.871	42.34	4.348	0.228	-0.756	10
<b>FR8</b>	42.26	32.09	2.7	0.037	-0.664	12	26.628	19.49	2.28	0.071	-1.139	12
<b>FR9</b>	9.749	7.58	1.215	0.451	-0.748	18	8.018	5.96	0.73	-0.292	-0.441	12
<b>FR10</b>	52.07	53.41	10.098	0.347	-1.061	19	63.082	61.14	10.868	0.26	-0.876	17
<b>FR13</b>	116.8	102.5	37.198	0.584	-1.304	31	79.084	75.09	21.027	0.513	-0.668	27
<b>FR14</b>	2.556	2.539	0.42	-0.145	-0.783	18	2.741	2.793	0.324	-1.057	1.104	11
<b>S7</b>	1.8	1.72	0.001	-0.022	-1.201	21	1.2	1.13	0.001	0.484	-0.344	15
<b>S8</b>	0.025	2.45	0.464	0.534	-0.719	18	0.025	2.46	0.426	0.453	-0.368	17

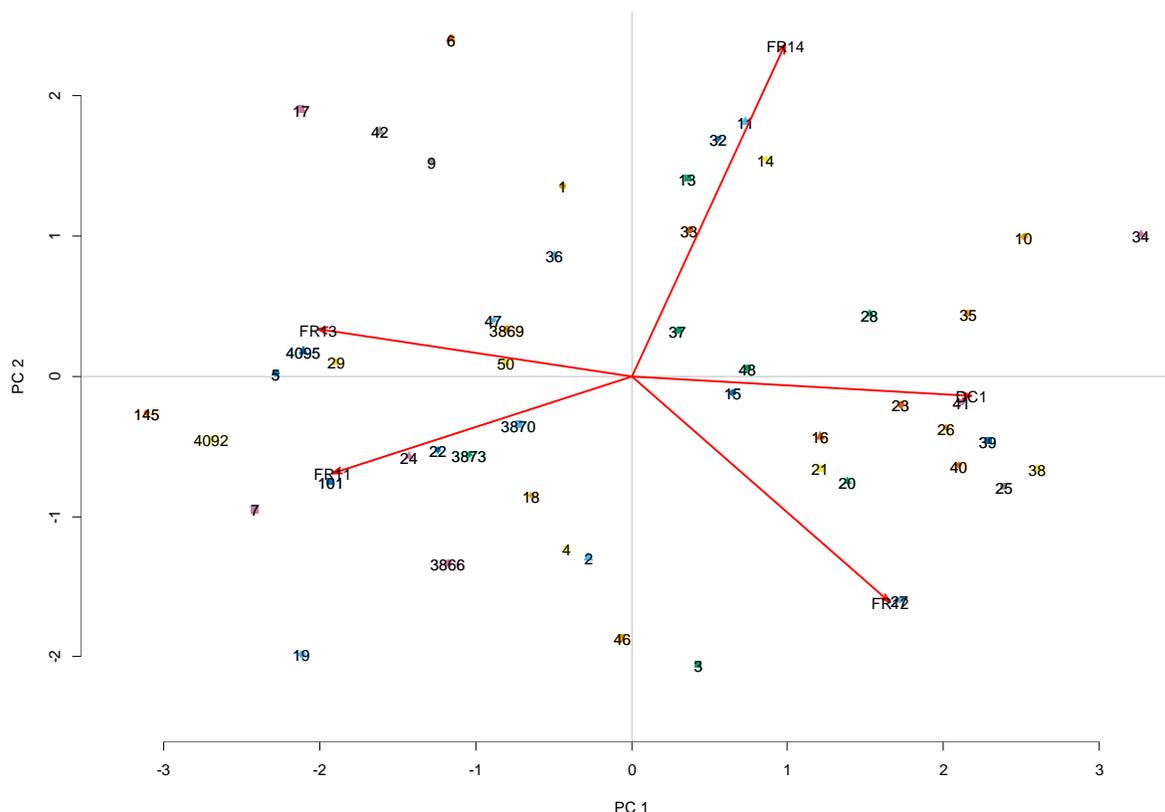
El 82% de las variables evaluadas presentaron un coeficiente de variación superior al 10% en ambas localidades (**Anexo 2.3**), un coeficiente alrededor del 30% para el diámetro de zarcillos (Z2) y longitud de estípulas (EST2); y un coeficiente superior al 50% para el peso seco de la flor (F6). Exhibiendo un amplio rango de dispersión en las características fenotípicas.

Los análisis de varianza entre las accesiones (**Anexo 2.2**) evidenciaron diferencias estadísticamente muy significativas ( $Pvalue < 0.001$ ) para los descriptores: Área foliar (H1), duración del primer ciclo (DC1), diámetro longitudinal y transversal del fruto (FR1, FR2), volumen y peso fresco del fruto (FR7, FR13), peso fresco y seco de la pulpa (FR8, FR9), número de frutos y su peso por planta (FR10, FR14), peso de cien semillas fresco y seco (S7,S8) y ángulo entre vértices de la semilla (S11). Mientras que se presentaron diferencias significativas ( $Pvalue 0.02$ ) en los descriptores: longitud de la estípula (EST2), longitud y diámetro del peciolo (PE1,PE2), longitud de base de sépalos (Se1), diámetro del pedúnculo floral (PF2), diámetro del opérculo (F10), longitud filamento dentiforme (F13), número de foveas(S1), área de semilla (S2), volumen de semilla (S3) y porcentaje de germinación (S14).

Las accesiones de acuerdo a su origen (Cultivado, custodiado o nativa) presentaron diferencias significativas ( $Pvalue < 0.0001$ ) para la mayoría de los parámetros, con el método de comparaciones de Tukey; se evidenció que hay mayor diferencia entre las accesiones nativas con respecto a las cultivadas y custodiadas. Las accesiones nativas de manera general presentan una respuesta morfológica y agronómica más diversa, aunque no necesariamente mejor para el agricultor.

Los análisis de correlación presentaron valores estadísticamente significativos ( $Pvalue < 0.001$ ) para la mayoría de los descriptores (**Anexo 2.4**). Entre los 73 descriptores cuantitativos se resalta la correlación lineal positiva superior a 0.7 entre la germinación (S14) y el número de foveas (S1); Área foliar (H1) con volumen de fruto (FR13), dimensiones del fruto (FR1, FR2), Peso de semilla (S7, S8); y longitud del filamento liguliforme (F12) con la longitud del estilo (F16); así como una relación lineal negativa cercana a -0.7 entre área foliar (H1) y dimensiones de la hoja (H2, H3, H4) con respecto al rendimiento de la planta (FR14).

Para la selección de los descriptores que mejor reflejan la variabilidad entre las accesiones de gulupa de acuerdo con los factores de inflación de la varianza (VIF) (**Anexo 2.2**) y que tienen relación con variables de interés para el agricultor se realizó un análisis de componentes principales (**Figura 1, Anexo 2.5**). Los dos primeros componentes explican el 83% de la variación total, el primer componente explica el 46% y el segundo componente el 37%. Por lo cual se determina que los descriptores: Tiempo a cosecha del primer ciclo (DC1), grados Brix (FR11), Acidez total titulable (FR12), volumen de fruto (FR13) y rendimiento por planta (FR14), pueden discriminar bien entre las accesiones de gulupa.



**Figura 1.** Análisis de componentes principales con las variables que presentaron mayor inflación de la varianza VIF (Tiempo a cosecha del primer ciclo (DC1), grados Brix (FR11), Acidez total titulable (FR12), volumen de fruto (FR13) y rendimiento por planta (FR14)). PC1 explica el 46% de la variación y PC2 el 37%. Los números representan el código de las respectivas accesiones evaluadas.

El análisis de varianza evaluado a partir de los 73 descriptores cuantitativos en las dos localidades de estudio evidenció que algunos descriptores presentan un alto componente genético el cual es corroborado por el coeficiente de repetibilidad ( $\gamma$ ) (**Tabla 3**). Dentro de los descriptores con un alto componente genético se destacan varios asociados a la semilla como: Grosor del pericarpo ( $\gamma_{S6}=57$ ), profundidad y número de foveas ( $\gamma_{S5}=46.6$ ,  $\gamma_{S1}=1.89$ ), longitud horizontal y vertical ( $\gamma_{S9}=55.5$ ,  $\gamma_{S10}=7$ ), volumen ( $\gamma_{S3}=8.65$ ), ángulo entre vértices ( $\gamma_{S11}=3.39$ ); peso fresco de cien semillas ( $\gamma_{S7}=1.2$ ), peso seco de 100 semillas ( $\gamma_{S8}=1$ ) y número de semillas por fruto ( $\gamma_{FR3}=1.21$ ), así como de otras estructuras vegetativas: Diámetro del estigma ( $\gamma_{F19}=8.9$ ), longitud de estípulas ( $\gamma_{EST2}=10.5$ ), longitud del lóbulo foliar central, lateral y basal ( $\gamma_{H2}=5.9$ ,  $\gamma_{H3}=15$ ,  $\gamma_{H4}=5$ ), diámetro del pedúnculo ( $\gamma_{PED2}=58.9$ ) y por último duración del ciclo ( $\gamma_{DC1}=1.12$ ). Las demás variables presentaron valores inferiores a 1, lo que implica que hay un importante componente ambiental que las modela.

**Tabla 3.** Componentes de varianza de 73 variables cuantitativas estimados en 50 accesiones ( $\sigma^2_g$ ) de gulupa, en dos localidades ( $\sigma^2_a$ ) con su interacción ( $\sigma^2_{ga}$ ) y coeficiente de repetibilidad ( $\gamma$ ). Localidades Pasca (1800 msnm), Susacón (2500 msnm). En rojo se resaltan las varianzas significativas o los coeficientes de repetibilidad mayores.

Variable	$\sigma^2_\alpha$	$\sigma^2_\gamma$	$\sigma^2_{\gamma\alpha}$	$\sigma^2_\varepsilon$	$\gamma$	Variable	$\sigma^2_\alpha$	$\sigma^2_\gamma$	$\sigma^2_{\gamma\alpha}$	$\sigma^2_\varepsilon$	$\gamma$
T1	5.94	0.01	0.01	0.08	0	F13	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
T2	384.2	1	3.7	10.34	0	F14	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
T3	880.33	20.86	188.3	308.42	0.02	F15	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
Z1	34.76	0.43	3.54	13.21	0.01	F16	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
Z2	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	F17	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
EST1	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	F18	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
EST2	0.78	8.33	0.01	0.01	10.54	F19	0.43	5.08	0.14	0.01	8.91
PE1	0.51	0.04	0.07	0.29	0.07	DC1	101.47	267.05	136.11	62.56	1.12
PE2	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	FR1	2.9	0.17	0.05	0.17	0.06
H1	87.2	217.57	653.63	214.25	0.29	FR2	15.76	0.07	0.06	0.12	0
H2	3.3	24.95	0.91	6.65	5.93	FR13	217.79	305.69	123.05	40.08	0.9
H3	0.1	16.83	1.02	5.2	15.03	FR3	89.28	390.3	234.2	63.64	1.21
H4	0.72	13.55	1.97	5.44	5.04	FR4	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
H5	1.02	0.14	1.38	6.86	0.06	FR5	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
H6	11.79	0.38	0.7	9.19	0.03	FR6	5.41	0.01	0.05	0.1	0
H7	3.72	0.09	13.66	39.17	0.01	FR7	432.07	0.83	3.03	15.38	0
H9	0.25	0.28	0.93	2.66	0.24	FR8	149.6	0.97	3.78	6.71	0.01
PED1	0.06	0.01	0.01	0.08	0.14	FR9	10.35	0.11	0.65	0.85	0.01
PED2	0.01	4476.67	75.99	0.01	58.9	FR10	169.77	10.37	31.64	64.27	0.05
Se1	0.06	0.01	0.02	0.07	0.13	FR11	2.15	0.03	1.01	2.2	0.01
Se2	0.01	0.01	0.01	0.08	0.5	FR12	0.01	0.02	0.16	0.26	0.12
Se3	0.11	0.02	0.25	1.09	0.06	FR14	0.48	0.01	0.04	0.17	0.02
PF1	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	S1	6.03	52.09	21.42	14.15	1.89
PF2	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	S2	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
F1	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	S3	0.06	1.47	0.11	0.15	8.65
F2	0.01	0.02	0.05	0.32	0.33	S4	6.22	0.11	1.36	2.4	0.01
F3	0.01	0.01	0.01	0.05	0.5	S5	0.04	2.33	0.01	0.01	46.6
F4	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	S6	0.01	1.14	0.01	0.01	57
F5	0.01	0.01	0.01	0.02	0.5	S7	0.01	0.06	0.04	0.13	1.2
F6	0.01	0.01	0.01	0.04	0.5	S8	0.02	0.03	0.01	0.03	1
F7	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5	S9	0.01	1.11	0.01	0.15	55.5
F8	0.18	0.01	0.07	0.16	0.04	S10	0.01	0.28	0.03	0.03	7
F9	0.82	0.01	0.04	0.14	0.01	S11	89.64	386.09	24.14	164.82	3.39
F10	0.01	0.02	0.1	0.01	0.18	S12	0.01	0.01	0.01	0.01	0.5
F11	4.46	0.01	0.01	0.01	0	S13	261.79	18.55	87.09	99.86	0.05
F12	0.03	0.02	0.05	0.3	0.25	S14	49.85	14.27	16.61	71.32	0.21

### **Descriptores cualitativos evaluados en gulupa**

Los descriptores cualitativos (**Anexo 2.2.1**) presentaron una distribución dicotómica. Sus porcentajes de frecuencia no evidenciaron que haya diferencias entre las localidades, ni entre las repeticiones, manteniéndose constantes para cada una de las accesiones. Se observaron diferencias principalmente entre las accesiones nativas con presencia de antocianinas en las estípulas, zarcillos, tallo, sépalos y en los filamentos florales (BUN 016, 025, 033, y 037), baja ramificación (BUN016), hojas coriáceas y de color verde más oscuro (BUN036, BUN037, BUN038), forma de la semilla elíptica para la mayoría de accesiones y semielíptica para las accesiones nativas BUN 037, y 009 así como el color más claro de la semilla en las accesiones nativas BUN 022, 032, 036 y 040.

### **Descriptores cualitativos y cuantitativos evaluados simultáneamente**

Para discriminar las accesiones de acuerdo a su respuesta frente a los descriptores cualitativos y cuantitativos simultáneamente se definieron 6 grupos o clúster de acuerdo con la metodología *Ward-MLM*, con la matriz de distancias de Gower, y con los criterios de pseudoF y pseudot<sup>2</sup> (**Anexo 2.6**).

El grupo 1 (G1), está conformado por 16 accesiones que corresponden con los orígenes cultivado y custodiado. Los demás grupos están conformados por las accesiones nativas. Este grupo presenta el ciclo más corto (DC1=264 días), menor tiempo para alcanzar la segunda línea del tutorado (T3= 163 días), así como algunos de los más altos valores de áreas foliares, florales, rendimiento por planta, mayor tamaño de flor, fruto y semilla (**Figura 2, Tabla 4, Anexo 2.7**).

El grupo 2 (G2), está conformado por 3 accesiones BUN 027, 035 y 046 que se caracterizan por presentar mayores diámetros y menores longitudes en zarcillos (Z2=0.13cm, Z1=19cm), pedúnculos foliares (PE2=0.7cm, PE1=2.8cm), pedúnculos florales (PF2=0.17cm, PF1= 0.7 cm) y mayor acidez total titulable (FR12=4.13) (**Figura 2, Tabla 4, Anexo 2.7**).

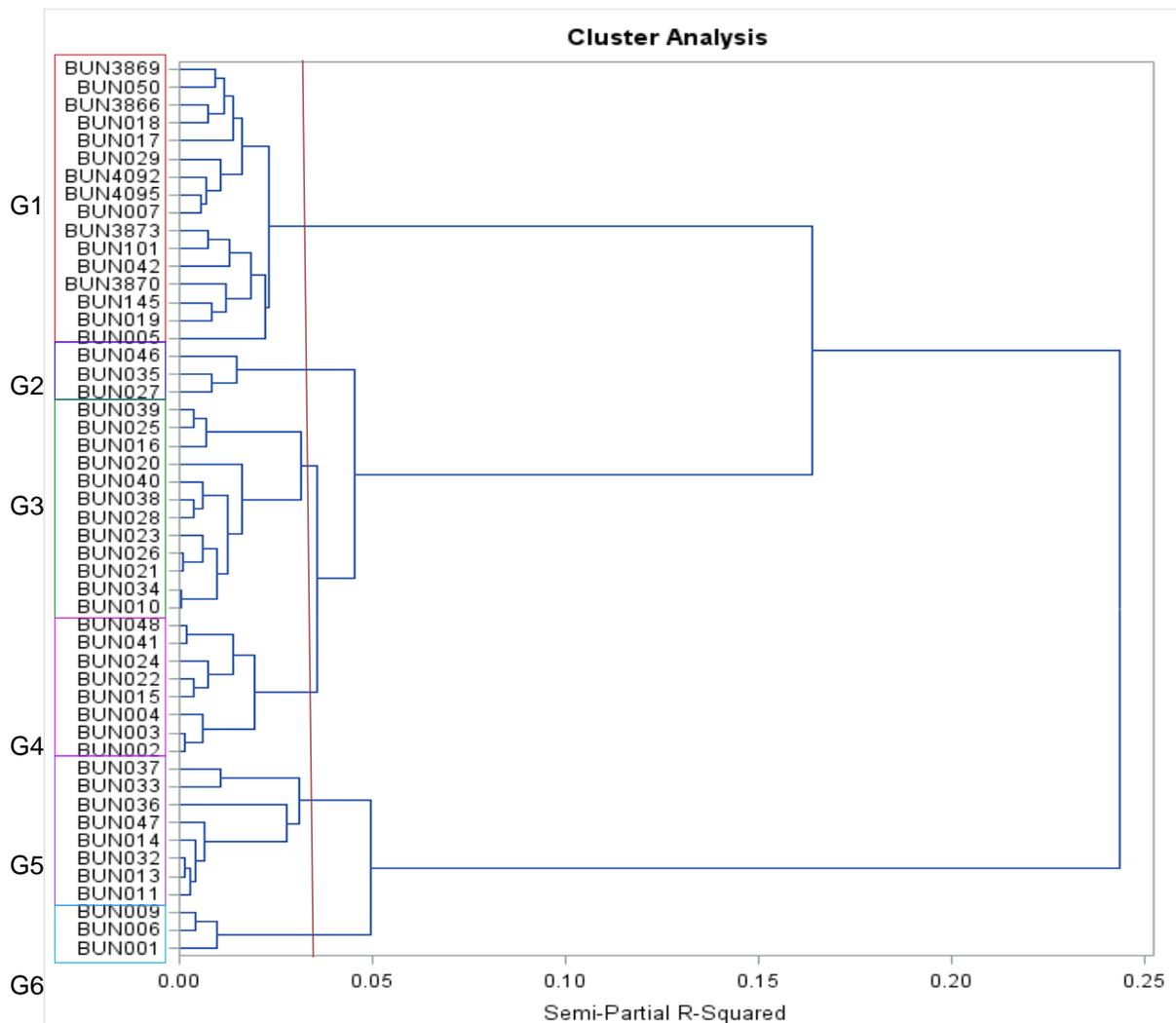
El grupo 3 (G3), está conformado por 12 accesiones BUN 010, 016, 020, 021, 023, 025, 026, 028, 034, 038, 039 y 040; se caracterizó por presentar la mayor duración del ciclo (DC1=316 días) y con mayor número de frutos por planta (FR10=60 frutos/planta) y en el caso de BUN016 y 026 baja ramificación (**Figura 2, Tabla 4, Anexo 2.7**).

El grupo 4 está conformado por 8 accesiones: BUN 002, 003, 004, 015, 022, 024, 041 y 048, que se caracterizaron por presentar mayor diámetro y distancia de entrenudos, mayores grados Brix (FR11=16), pero un menor número de frutos por planta (FR10=47frutos) (**Figura 2, Tabla 4, Anexo 2.7**) y algunas accesiones BUN 003, 015 y 041 con baja ramificación.

El grupo 5 está conformado por 8 accesiones: BUN 011, 013, 014, 032, 033, 036, 037 y 047 que se caracterizaron por presentar mayor número de semillas por fruto (FR3=186 semillas) y los mayores rendimientos en términos de kilogramo por planta (FR14

=2.88kg/planta), además por presentar uno de los mayores ángulos de divergencia entre los vértices de la semilla ( $S11=111^\circ$ ), lo cual está asociado a la forma semielíptica de la accesión BUN009 y BUN 037 (**Figura 2, Tabla 4, Anexo 2.7**).

Finalmente, el grupo 6, está conformado por tres accesiones BUN 001, 006 y 009. Al igual que el primer grupo presentaron los mayores valores de área, volumen y dimensión lineal en tallo, hoja, flor, fruto y semilla; pero al contrario del primer grupo, requirió más tiempo para alcanzar la segunda línea del tutorado ( $T3=212$  días). Adicionalmente presenta mayor número de foveas en la semilla ( $S1=74$ ), mayor porcentaje de germinación ( $S14=54\%$ ), viabilidad ( $S13=92\%$ ) y mayor peso fresco de cien semillas ( $S7=2.1$ g) (**Figura 2, Tabla 4, Anexo 2.7**).



**Figura 2.** Dendrograma de agrupación de las accesiones de *Passiflora edulis* f. *edulis* evaluadas. Los códigos corresponden a los números de las entradas o accesiones en la colección Biología Universidad Nacional de Colombia. Se presentan 6 grupos G1 a G6. La escala del eje x corresponde a la distancia entre accesiones con base al algoritmo de Gower. La línea roja indica la distancia entre los clúster para esta agrupación (0.0375).

De acuerdo con la metodología Ward-MLM la mayor distancia entre clúster (**Tabla 4**) está entre los grupos 2 y 6 (16.65) y 3 con 6 (14.53), mientras que los grupos más semejantes son 3 y 4 (6.21); 2 y 3(8) y 2 con 4(8.95). Por otro lado, las distancias intraclúster (**Tabla 4**), fueron mayores dentro de los clúster 5 (3.8) y 6 (3.2) y más pequeñas para el grupo 3(2.1) y 4 (2.2).

**Tabla 4.** Distancia entre los seis clúster de gulupa formados por la metodología Ward-MLM. G1=16 accesiones, G2=3 accesiones, G3=12 accesiones, G4=8 accesiones, G5=8 accesiones y G6=3 accesiones. En la diagonal en color azul se presenta la distancia intraclúster. P value=0.012.

Distancia Between Clúster						
Clúster	1	2	3	4	5	6
1	2.2	12.36	11.2	10.65	12.08	12.48
2		2.9	8.22	8.95	12.62	16.65
3			2.1	6.21	11.46	14.53
4				2.2	10.15	13.36
5					3.8	10.78
6						3.2

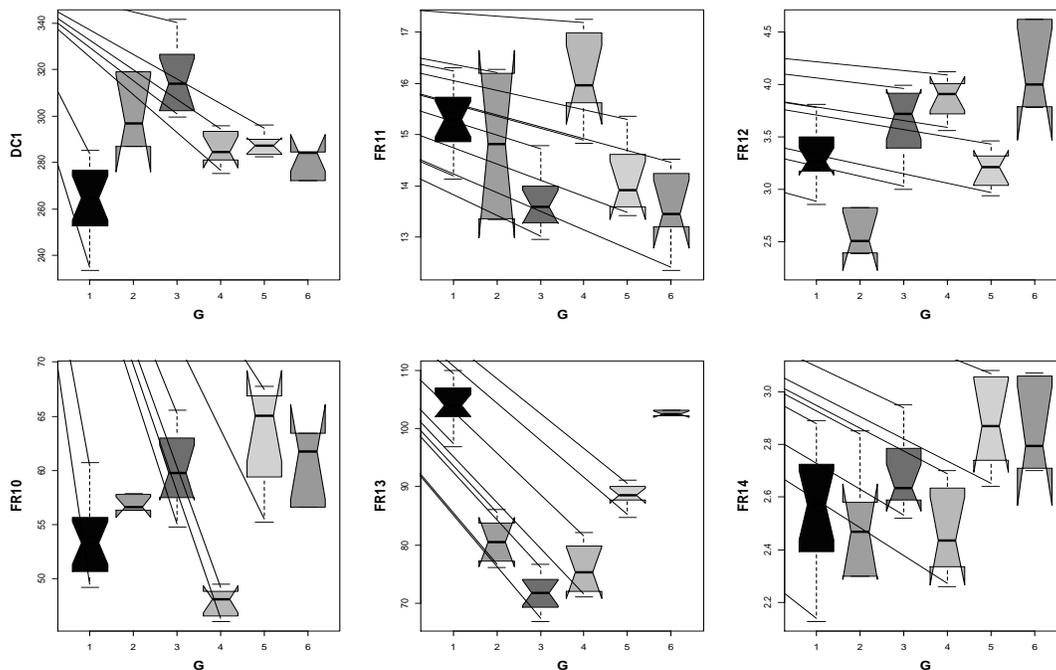
Para confirmar la estructura de los grupos se realizó un escalamiento multidimensional (**Figura 3**) que utiliza como criterio de ajuste el *stress* (Kruskal), este valor corresponde con el promedio de las desviaciones entre las distancias de Gower. De manera que cuanto más grande es el *stress* peor es el ajuste. Guisande *et al.*(2014), propone que con valores superiores a 0.2 no se recomienda esta metodología, pero en nuestro caso, el valor de *stress* obtenido es de 0.09, es decir del 9%, lo que lo clasifica con un ajuste medio, lo que significa que con los parámetros morfológicos y agronómicos empleados se pueden establecer diferencias entre los grupos, implicando que algunas variables diferencian más entre los grupos que otras.

En la estructura de los clúster se puede apreciar que los grupos 1 y 6 son los que presentan más similaridad entre las accesiones que los componen y se pueden diferenciar mejor, y por lo tanto se diferencian mucho más como clúster de los demás grupos. Mientras que los grupos 2, 3, 4, y 5 para el total de los descriptores cualitativos y cuantitativos presentan mayor similaridad entre sí (**Figura 3A**). Sin embargo, las distancias intraclúster fueron mayores entre las accesiones del grupo 5 y 6. (**Tabla 4**)

El método de escalamiento multidimensional también discrimina entre las accesiones evidenciando que las accesiones BUN 001, 006 y 009, pertenecientes al grupo 6 son las que más se diferencian del resto de accesiones, así como las accesiones del grupo 1. Mientras que los grupos 3 y 4 son los que comparten muchas características y comportamientos agronómicos similares y por esta razón las distancias son menores tanto en la representación gráfica (**Figura 3B**) como numérica (**Tabla 4**).



Evaluando las variables más relacionadas con el rendimiento (**Figura 4**), se puede apreciar que la duración del primer ciclo (DC1) presentó diferencias altamente significativas ( $Pvalue < 0.0001$ ) entre los grupos, donde el grupo 1 presentó la menor duración del ciclo y el grupo 3 requirió más tiempo. Los grados Brix (FR11) presentaron diferencias significativas ( $Pvalue = 0.012$ ) entre los grupos; el grupo 4 presentó el promedio más alto, el grupo 2 contiene las accesiones con grados Brix más variable y el grupo 6 los más bajos grados Brix. Mientras que la acidez titulable (FR12) con diferencias significativas entre los grupos ( $Pvalue = 0.03$ ), evidenció para el grupo 6 la mayor concentración de ácidos, lo cual es congruente con el más bajo nivel de grados Brix obtenido por este mismo grupo y el grupo 2 presentó la más baja concentración de ácidos. El volumen del fruto (FR13) evidenció diferencias altamente significativas ( $Pvalue < 0.0001$ ) entre los grupos. Los grupos 1 y 6 presentaron el mayor volumen de fruto, seguidos por el grupo 5, mientras que para esta variable los grupos 2, 3 y 4 presentaron promedios más cercanos entre sí. El rendimiento evaluado por kilogramos de fruta por planta (FR14) presentó diferencias significativas ( $Pvalue = 0.003$ ) entre los grupos, siendo los grupos 5 y 6 los que mayor rendimiento presentaron ( $FR14 = 88.5\text{cm}^3$ ), y el grupo 4 el que menor rendimiento alcanzó, estos resultados se complementan con la variable cantidad de frutos por planta (FR10), donde los grupos 5 y 6 presentaron el mayor número de frutos y el grupo 4 el menor número de frutos y de manera congruente el menor rendimiento (FR14)



**Figura 4.** Boxplot de las principales variables asociadas al rendimiento del cultivo de *Passiflora edulis* f. *edulis*. Los grupos fueron formados por la metodología WardMLM. G1=16 accesiones, G2=3 accesiones, G3=12 accesiones, G4=8 accesiones, G5=8 accesiones y G6=3 accesiones. Se ilustran las variables: Duración del primer ciclo (DC1), grados Brix (FR11), ácida total titulable (FR12), número de frutos por planta (FR10), volumen del fruto (FR13) y kilogramos de fruta por planta (FR14).

## Discusión

La evaluación de las accesiones en dos ambientes contrastantes climáticamente, permite explorar la variabilidad en la expresión genotípica y fenotípica en la especie, identificando que hay una amplia variabilidad en la expresión de las características aun por explorar, lo cual se hace evidente a través de los amplios coeficientes de variación, desviaciones estándar y sus niveles de significancia. Hay una amplia variabilidad entre las accesiones, como resultado de los procesos adaptativos a diferentes ambientes en relación con el carácter poligénico de la mayoría de las características evaluadas y su plasticidad en la expresión (Ocampo, 2005; Ocampo *et al.*, 2010). La especie está aún en proceso de domesticación (Ortiz *et al.*, 2012) y por lo tanto es importante conocer la mayor cantidad de características que puedan ser empleadas en los procesos de selección y mejoramiento.

Por otro lado, la incorporación al estudio de accesiones cultivadas, custodiadas y nativas, permitió evaluar la diversidad de lo que se está cultivando, la posible redundancia en las accesiones que hacen parte de los bancos de germoplasma y la amplia diversidad que aún está por explorar, a pesar de que no exhiba las mejores fenologías que los agricultores buscan. La fuente primaria para la resistencia a la mayoría de enfermedades residen en las poblaciones silvestres (Junqueira *et al.*, 2004). Dado el cambio climático es necesario proveer de cultivos que tengan la capacidad para adaptarse a nuevas zonas de cultivo con nuevas variantes agroclimáticas y que respondan a los requerimientos de productividad. En el presente estudio se evaluó justamente una nueva zona agroclimática para el cultivo de gulupa, como lo fue Susacón. Los resultados demostraron que algunas accesiones presentaron mejor desempeño o capacidad adaptativa para esta nueva localidad que en términos generales presentó mayor déficit hídrico. Durante el primer ciclo del cultivo de gulupa, la localidad de Pasca presentó una precipitación mensual promedio de 92mm, con temperatura promedio máxima de 19.87°C y mínima de 12.16°C; mientras que Susacón presentó una precipitación mensual promedio de 68mm, con temperatura promedio máxima de 16.12°C y mínima de 8.19°C.

Estos resultados hacen evidente la necesidad de evaluar nuevas zonas de cultivo. Al comparar las localidades de Pasca (1800 msnm) y Susacón (2500 msnm), se encontró que en general las condiciones ambientales de Pasca favorecen el desarrollo de la especie por: requerir un menor tiempo para alcanzar la altura del tutorado, ciclo de desarrollo más rápido, área foliar superior, mayor peso y volumen del fruto, pero menor cantidad de frutos con respecto a Susacón. Resultados similares fueron obtenidos por Franco *et al.* (2014) y Silva (2018) reportando que las bajas altitudes favorecen la calidad de los frutos. Hipotéticamente, las plantas por condiciones ambientales focalizan más sus esfuerzos en el incremento del tamaño del componente vegetativo, mientras que las condiciones de mayor sequía como las de Susacón, favorecen el número de frutos en detrimento de su tamaño. Lo que representó un mayor rendimiento para la localidad de Susacón. Esta relación negativa con el rendimiento de la planta conduce a pensar que las plantas no traslocan la productividad metabólica a la producción de frutos de manera proporcional, sino que favorece el crecimiento de los frutos en detrimento de la cantidad de frutos; lo cual se vio reflejado en la producción entre las dos localidades.

También se presentaron variaciones como respuesta a las diferencias ambientales existentes entre las zonas, así como variaciones debidas a su componente genético, dentro de las cuales se resaltan algunas características del tallo, hoja, fruto y semilla. Se observó que los diámetros longitudinal y transversal de los frutos fueron menores a los reportados en la literatura (Pinzón *et al.*, 2006; Fischer *et al.*, 2009; Ocampo *et al.*, 2012; Jiménez *et al.*, 2012) con valores máximos de 8cm; mientras que en nuestro estudio el máximo valor alcanzado fue de 6cm. Igual se observa en las dimensiones de la semilla, Ocampo *et al.* (2012), reportan un rango de 3 a 6 mm, en tanto que en nuestro estudio el rango encontrado va de 1.4 a 4,3 mm. Estas características han sido altamente heredables en diversos cultivos; sin embargo, hay que anotar el efecto ambiental que se ejerce sobre estas características (Ocampo, 2005; Fischer *et al.*, 2009; Ocampo *et al.*, 2010; Lima *et al.*, 2017).

Con base en los datos morfológicos y agronómicos obtenidos y asociados a los análisis estadísticos que se han empleado para los procesos de agrupación de genotipos y de acuerdo a su distancia medida a partir de los algoritmos de Gower, se encontró que las accesiones cultivadas y custodiadas conservan altos niveles de similaridad, resultado del proceso de selección que estrecharon su base genética (Morton 1987; Ocampo y Urrea 2012; Ortiz *et al.*, 2012). Mientras que las accesiones nativas se agrupan en 5 clústers que varían de acuerdo a sus desempeños agronómicos y a su expresión fenotípica, con lo cual se espera ampliar la base genética del cultivo para iniciar futuros programas de mejoramiento que apunten a ampliar su diversidad como estrategia de respuesta frente a las plagas y enfermedades.

Esta metodología de discriminación Ward MLM permitió el análisis simultáneo de las variables cualitativas y cuantitativas. Como resultado se diferenciaron 6 clúster, reconociendo así una adecuada discriminación de los grupos que se identifican con alguna característica de interés y por otro lado confirmando la homogeneidad del cultivo actual de gulupa en el país. Este procedimiento se ha usado para evaluar la variabilidad en diferentes cultivos como maíz (Gutiérrez *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2005; Ortiz *et al.*, 2012), rábano de semillas oleaginosas (Padilha *et al.*, 2005), tomate (Gonçalves *et al.*, 2009), snap bean (Barbé *et al.*, 2010), pimienta (Sudré *et al.*, 2010) y en *P. edulis* f. *flavicarpa* (De Lima *et al.*, 2014).

En términos generales, las principales variaciones fenotípicas observadas entre las accesiones corresponden a las características de flor y fruto, lo cual está de acuerdo a lo observado por Ocampo (2012) en gulupa y Lima *et al.*, (2017) en maracuyá. Adicionalmente, algunas accesiones mostraron variaciones en la forma de la semilla, distancia de entrenudos, área foliar y dureza de la hoja. Esta última característica podría ser de interés en la búsqueda de accesiones con mejor respuesta frente a la afección por plagas o enfermedades que ingresan a través de las hojas, como fue presentado para el caso del maracuyá por Costa (2016) correlacionando positivamente el grosor de la hoja con la resistencia a *Cowpea aphid-borne mosaic virus* (CABMV).

De acuerdo a los grupos obtenidos en el presente trabajo (**Figura 2, Anexo 2.7**), en el grupo 1 se incluyen los materiales cultivados y custodiados los cuales exhiben las mejores

respuestas en cuanto al rendimiento agronómico, con frutos de mayor tamaño, mayores grados Brix, mayor tasa de crecimiento y menor duración de ciclo, lo cual es el resultado de 20 años de domesticación del cultivo (Ortiz *et al.*, 2012) y procesos de selección fenotípica que se ha llevado a cabo en nuestro país. Mientras que los grupos nominados aquí nativos ofrecen mayor diversidad morfológica y mayor producción de frutos, aunque estos sean de menor tamaño.

El grupo 2 (**Anexo 2.7**) evidenció un mayor crecimiento de las estructuras vegetativas como el diámetro de los zarcillos y de los pedúnculos y por el contrario presentó menores longitudes en estas estructuras, lo cual podría corresponder con un proceso adaptativo en el que las plantas invierten su energía en sostenimiento forjando estructuras más robustas de soporte; así mismo en el grupo 3 (**Anexo 2.7**) se evidenció que algunos genotipos toman más tiempo en el desarrollo de sus estructuras y en este caso particular se traduce en un mayor rendimiento por planta. Y en el caso de las accesiones BUN016 y 026 menor ramificación y mayor distancia de entrenudos.

En el grupo 4 (**Anexo 2.7**) se encuentran las accesiones que contienen dos características de interés para el agricultor, alto nivel de grados Brix superior a lo reportado por Pinzón *et al.*, (2006), Ocampo *et al.* (2012) y Flórez *et al.* (2012). Y mayor distancia de entrenudos, porque esta se asocia con la baja ramificación que exhiben las accesiones BUN 003, 015 y 041, lo que se traduce en la reducción del número de ramas y por ende en la reducción de las labores de poda, que implica el trabajo de mano de obra; así como mayor exposición de las hojas a la radiación solar para el proceso de la fotosíntesis.

En el grupo 5 (**Anexo 2.7**) se destacó la presencia de dos accesiones BUN036 y BUN037 con una forma diferente en la semilla, lo cual puede ser evidencia de dos fenómenos, uno el proceso de domesticación que aún no finaliza y evidencia cambios fenotípicos en la semilla y dos la alta probabilidad de hibridación de las poblaciones nativas con otras especies de pasifloras, lo cual es reportado para un sin número de especies (Escobar, 1988; Bruckner y Otoni, 1999; Da cruz, 2016). Por otro lado, este grupo se caracterizó por presentar uno de los más altos rendimientos por planta, aunque el volumen del fruto alcanzado por estas accesiones es bajo ( $FR13=88.5\text{cm}^3$ ).

Las tres accesiones del grupo 6 (**Anexo 2.7**), presentaron el comportamiento ideal en términos de productividad. La mayor área en hojas y tallos puede representar mayor productividad en biocompuestos como resultado de los procesos fotosintéticos y por lo tanto mayor acumulación de biomasa. El incremento en tamaño de las estructuras florales como los filamentos filiformes y dentiformes pueden optimizar el proceso de fecundación cruzada por parte de los diferentes grupos de polinizadores como lo presentó Kishore *et al.* (2010); Ángel *et al.*, (2011); Rendón *et al.*, (2013); Arias *et al.* (2014) para *P. edulis* y Piedade *et al.* (2010) para *P. cincinnata*. En este mismo sentido, en el grupo 6 se identificó un mayor tamaño y número de foveas en la semilla lo cual se relacionó positivamente de acuerdo a los datos de correlación con un mayor porcentaje de germinación. El incremento en el número de foveas puede estar asociado al incremento de la superficie de exposición al agua y por lo tanto permitir en mayor medida su ingreso a través del pericarpo favoreciendo la imbibición y por lo tanto la germinación de la semilla.

La mayoría de las distancias entre los clúster (**Tabla 4**), formados son superiores a 10, lo cual indica que la mayoría de los grupos se discriminan muy bien entre sí. Esto se corrobora con la distancia intraclúster que al ser menor de 3 para la mayoría de estas revela que las diferencias entre las accesiones de un mismo grupo son pequeñas. También se determina que algunos descriptores como las medidas de diámetro del tallo, estípulas y peciolo, así como el área foliar y su peso fresco y seco, la presencia de antocianinas en partes vegetativas y reproductivas no resultan discriminantes y se comparten sus valores entre accesiones de diferentes grupos. Estos descriptores también resultaron menos informativos en la variabilidad intraespecífica de las pasifloras de acuerdo a Da Fonseca *et al.* (2017).

El escalamiento multidimensional (**Figura 3**), corroboró la información de distancia entre e intra grupos confirmando que el método MLM permitió la mejor organización de los grupos, así mismo, el valor de *stress* confirma que no todas las variables son útiles en los procesos de clasificación y discriminación de la diversidad de las especies. Esta metodología es un proceso complejo que trabaja de manera conjunta el mayor número de descriptores para establecer posibles relaciones entre estas y de una manera más adecuada organizar las accesiones en los grupos o clúster con mayor similaridad. Por su parte, la evaluación de los descriptores con mayor factor de inflación de la varianza (VIF) para explicar la variabilidad de las accesiones de acuerdo con los componentes principales, permitió determinar que la agrupación en clúster mantiene coherencia con el desempeño agronómico de la especie y por lo tanto es útil esta clasificación para organizar futuros programas de mejoramiento.

**AGRADECIMIENTOS:** A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Ecofisiología, nutrición mineral y manejo integrado de plagas y enfermedades en aguacate, curuba, gulupa y tomate de árbol orientados hacia su manejo agronómico, como materia prima para el desarrollo de productos de interés comercial” liderado por L. M. Melgarejo de la “Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales RIFRUTBIO”, CONTRATO RC No. 0459-2013.

A Doña Carolina Castillo Agricultora del municipio de pasca y a Don Rafael Hernández agricultor del municipio de Susacón.

A Christian Bayona por el préstamo de equipos para la evaluación ecofisiológica

**BIBLIOGRAFIA**

- AGRONET, 2011. Ministerio de Agricultura y Desarrollo rural de Colombia. Analisis- Estadísticas El maracuyá, La gulupa, La granadilla, La curuba, La badea, La cholupa. [www.agronet.gov.co](http://www.agronet.gov.co)
- ANGEL, C.; NATES, G.; OSPINA, R.; MELO, C.; AMAYA, M. 2011. Biología floral y reproductiva de la gulupa *Passiflora edulis* Sims f. *edulis*. *Caldasia* 33(2):433-451.
- ARIAS, J.C.; OCAMPO, J.A.; URREA, R. 2014. La polinización nativa en el maracuyá (*passiflora edulis* f. *flavicarpa* degener) como un servicio reproductivo y ecosistémico. *Agronomía Mesoamericana* 25(1):73-83
- BRUCKNER, C.H.; OTONI, W.C. 1999. Hibridação em maracujá. In: Borém, A. (Ed.), Hibridação artificial de plantas. UFV, Viçosa: 379-399.
- CASTRO A.; KORYTKOWSKI CH.; EBRATT E.; BROCHERO H. 2013. Dasiops luzestelae: una especie nueva del género Dasiops Rondani (Diptera:Lonchaeidae) asociada a cultivos de pasifloras en Colombia. *Agronomía Colombiana* 31(2), 253-256.
- CASTRO, J. A.; NEVES, C. G.; JESUS, O. N.; OLIVEIRA, E. J. Definition of morphoagronomic descriptors for the characterization of yellow passion fruit. *Scientia Horticulturae*, v. 145, p. 17-22, 2012.
- CEPASS. 2016. Corporación Centro de Investigación para la Gestión Tecnológica de Passiflora del Departamento-Huila. Boletín del Consejo Nacional de Pasifloras. Reunión trimestral Bogotá-Colombia.
- CERQUEIRA-SILVA, C.; ONILDO, J.; SANTOS, E.; CORREA, R.; SOUZA A. 2014. Genetic breeding and perspectives in molecular and genetics studies. In: *International Journal of molecular sciences*. (15)14122-14152.
- COSTA, S.2016. Anatomia foliar e diversidade genética em *Passiflora* spp. (Passifloraceae l.) resistentes a *Cowpea Aphid-Borne Mosaic Virus* (CABMV). universidade Federal da Bahia Departamento de Biologia Geral Progr. de Pós-graduação em Genética e Biodiversidade.
- CROCHEMORE, M. L.; MOLINARI, H. B.; STENZEL, M.N. 2003. Agromorphological characterization of passion fruit (*Passiflora* spp.) germplasm. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 25:5-10
- DA CRUZ, A. 2016. Parâmetros genéticos e estudo de adaptabilidade, estabilidade em híbridos de maracujazeiro-amarelo. Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais.
- DA FONSECA, V.; GELAPE F.; VILELA, N.; BARTH, M.; PIRES, N. 2017. Morphoagronomic and molecular characterization of ornamental passion fruit cultivars. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, v.52, n.10, p.849-860.
- DE LIMA, F. H.; VIANA, A. P.; TAVARES, R.; CLOVIANE, J.; FREITAS, O.; OLIVEIRA J.; LIMA D. 2014. Measurement of genetic diversity in progenies of sour passion fruit by Ward MLM methodology: a strategy for heterotic group formation. *Cienc.Agrotec. Lavrs* 38(3)240-246.
- ESCOBAR, L. 1988. *Passifloraceae*. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Nativas. Bogotá-Colombia. 138 p.
- FAGNE, E.; SOUZA, D.; TOLEDO, M.; GALAPE, F.; BORGES, L.; BARBOSA A.; NIETSCH S. 2014. Avaliação do desempenho agrônomo de três genótipos de maracujazeiro-azedo sob cultivo irrigado no norte de Minas Gerais. FEPEG, Forum Ensino, pesquisa, extensao, gestao. Unimontes Brasil. 31p.
- FISCHER, G.; CASIERRA-POSADA, F.; PIEDRAHITA, W. 2009. Ecofisiología de las especies de pasifloráceas cultivadas en Colombia. En: *Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba*. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.

- FLÓREZ, L.M.; PEREZ L.V.; MELGAREJO, L.M.; HERNÁNDEZ, S. 2012. Caracterización fisicoquímica, fisiológica y bioquímica del fruto de gulupa (*Passiflora edulis* Sims), como indicadores para el punto óptimo de cosecha. En: MELGAREJO, L.M. 2012. Ecofisiología del cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims.) Universidad Nacional de Colombia. Produmedios. 144p.
- FRANCO, 1998. Classifying genetic resources by categorical and continuous variables. *Crop Science* 38(6):1688-1696.
- FRANCO, G.; CARTAGENA, J.; CORREA, G. 2014. Análisis de crecimiento del fruto de gulupa (*Passiflora edulis* Sims), en las condiciones ecológicas del bosque húmedo montano bajo de Colombia. *Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient.* 17(2): 391-400.
- GOODMAN, M.; PATERNIANI, E. 1969. The races of maize III Choices appropriate characters for racial classification. *Economic Botany* 23:265-273.
- GOWER, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*. 27(4):857-871.
- GUISANDE C. (2014) RWizard Software. <http://www.ipez.es/RWizard>. University of Vigo. Spain
- GUSQUI, L.; RECALDE, M.; LOPEZ, X. 2008. Determinación de curvas de absorción de microelementos durante el primer año de desarrollo del cultivo de maracuyá en Santo Domingo de los Tsachilas-Ecuador. TSA-FIQU.
- ISAACS, M. 2009. Mercados nacionales e internacionales de las frutas pasifloráceas. En: Cultivo, Poscosecha y Comercialización de las Passifloráceas en Colombia: Maracuyá, Granadilla, Gulupa y Curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas. Bogotá. 358 p.
- JIMENEZ, Y.; CARRANZA, C.; RODRIGUEZ, M. 2009. Manejo integrado del cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims). Miranda, D.; Fischer Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- JIMÉNEZ, Y.; CARRANZA, C.; RODRÍGUEZ, M. 2012. Gulupa (*Passiflora edulis* Sims). Fischer, G. eds. 2012. Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá.
- JUNQUEIRA, N. T. ; ICUMA, I. M. ; VERAS, M. C.; OLIVEIRA, M. A.; DO SANTOS, J. R. 2013. Cultura do Desempenho agrônômico de cultivares maracujazeiro. *SciTechnol, Rio Verde*, 6,(3): 178-183.
- JUNQUEIRA, N.T.; LAGE, D.A.; BRAGA, M.F.; PEIXOTO, J.R.; BORGES, T.A.; ANDRADE, S. R. 2006. Reação a doenças e produtividade de um clone de maracujazeiro-azedo propagado por estaquia e enxertia em estacas herbáceas de *Passiflora* silvestre. *Revista Brasileira de fruticultura* 28(1):831-836.
- JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F.; FALEIRO, F.G.; PEIXOTO, J.R.; BERNACCI, L.C. 2004. Potencial de especies silvestres de maracujazeiro como fonte de resistência a doenças. In: Faleiro, F.G.; Junqueira, N.T.V.; Braga, M.F. (Eds.). Maracujá: germoplasma e melhoramento genético. Planaltina: Embrapa Cerrados, p.80-108.
- KISHORE, K.; PATHAK, K.A.; SHUKLA, R.; BHARALI, R. 2010. Studies on floral biology of passion fruit (*Passiflora* spp.). *Pakistan Journal of Botany* 42: 21-29.
- LENZA, J.B.; VALENTE, J.P.; RONCATTO, G.; CHIG, L.A. 2009. Índice de pegamento e precocidade de mudas da variedade FB200 enxertada em diferentes especies silvestres e comerciais de maracujazeiro. *Revista Brasileira de fruticultura* 31(3):831-836.
- LIMA, R.; PIO, A.; DUARTE, E.; AZEVEDO, E.; HIGINO, F.; SANTOS, C. 2017. Contribution of production and seed variables to the genetic divergence in passion fruit under different nutrient availabilities. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, v.52, n.8, p.607-614, ago.

- LOBO, M.; MEDINA, C. 2009. Recursos genéticos de pasifloras en Colombia. En: Cultivo poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- MAPA. Ministerio de Agricultura y pesquisas Proteção de cultivares. Disponível em: <http://www.agricultura.gov.br/vegetal/registros8autorizacoes/protacao-cultivares>. consultado: octubre 2014
- MOREIRA, P. 2009. Comportamiento agronómico de cinco poblaciones de maracuyá amarillo (*P. edulis flavicarpa* Degener), procedentes del Valle del río Portoviejo. Tesis pregrado Ingeniero Agrónomo. Universidad Técnica de Manabí, Facultad de Ingeniería Agronómica. Santa Ana- Manabí-Ecuador. 54p.
- OCAMPO J.; MARIN, C.; LOPEZ, C.; CASAS, A. 2012. Manejo del cultivo de la gulupa. Ocampo, J.; Wyckhuys, K. Editores. Tecnología para el cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis* Sims) en Colombia. Centro de Bio-sistemas de las Universidad Jorge Tadeo Lozano, Centro Internacional de Agricultura Tropical –CIAT y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia. Bogotá. 68p
- OCAMPO, J. 2005. Las frutas de la pasión en Colombia: diversidad potencial como recurso genético. CIAT Cali Colombia.
- OCAMPO, J. 2007. Study of the genetic diversity of genus *Passiflora* L. and its distribution in Colombia. Thesis Ph.D., Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques – SupAgro Montpellier (France). 268 pp.
- OCAMPO, J.; MARIN, C.; POSADA, P.; LOPEZ, N.; SOLANO, R. 2012 Establecimiento y zonas productoras del cultivo de la gulupa. En: Ocampo, J. y Wyckhuys, K. 2012. Tecnología para el cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis* Sims) en Colombia. 1era edición. Centro de Bio-sistemas de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia. Bogotá. 68p.
- OCAMPO, J.; WYCKHUYS, K. 2012. Tecnología para el cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis* Sims) en Colombia. Centro de Bio-sistemas de las Universidad Jorge Tadeo Lozano, Centro Internacional de Agricultura Tropical-CIAT y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia. Bogotá. 68p.
- OCAMPO, J.; WYCKHUYS, K., SALAZAR, M., SOLANO, R.; URREA, R., FONSECA, M., Y POSADA, P. 2010. Restaurando la rentabilidad del maracuyá, la granadilla y la gulupa en Colombia por medio de mejoramiento genético participativo. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.
- ONILDO NUNES, O.; DE OLIVEIRA, J.; GELAPE, F.; SOARES, F.; GIRARDI, E. 2017. Illustrated morpho-agronomic descriptors for *Passiflora* spp 1st edition *Embrapa. Brasília, DF*. 122 p.
- ORTIZ, D.C.; BOHÓRQUEZ, A.; DUQUE, M.C.; TOHME, J.; CUÉLLAR, D.; VÁSQUEZ, T.M. 2012. Evaluating purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims f. *edulis*) genetic variability in individuals from commercial plantations in Colombia. *Genetic Resource and Crop Evolution* 59, 1089–1099.
- PAIVA, VIANA, AZEVEDO, OLIVEIRA, OLIVERA-SILVA, DE OLIVEIRA. 2014. Genetic variability assessment in the genus *Passiflora* by SSR markers
- PEREIRA T.; PEREIRA H.; ALVES F.; SABINO W.; ARAÚJO M.; KIDELMAN A. 2016. Caracterização agrônômica, quantidade e qualidade do maracujá-azedo na região da Serra De Cuité. Anais do Congresso Nordeste de Biólogos - Vol. 6: Congrebio. Rede Brasileira de Informações Biológicas – Rebibio [www.rebibio.net](http://www.rebibio.net).
- PIEPADE, K.; MEDEIROS, K.; PINHEIRO, F.; PITOMBEIRA, S.; ARAÚJO, E.; BORGES, I. 2010. Biología reproductiva de *Passiflora cincinnata* Mast. (*Passifloraceae*) na região de petrolina (Pernambuco, Brazil). *Oecol. Aust.*, 14(1): 115-127,
- PINZÓN, I.; FISCHER, G.; CORREDOR, G. 2006. Determinación de los estados de madurez del fruto de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims.). *Agronomía Colombiana*. 25 (1) 83-95.

- PINZÓN, I.; FISCHER, G.; CORREDOR, G. 2006. Determinación de los estados de madurez del fruto de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims.). Agronomía Colombiana. 25 (1) 83-95.
- PIRAGAUTA, G. T. 2013. Pasifloras: un exótico mercado para Colombia y el mundo. La Nación.(<http://www.lanacion.com.co/index.php/economica/item/225962-pasifloras-un-exotico-mercado-para-colombia-y-el-mundo> [consultado](#): 21 Noviembre 2016.
- RENDON J.S.; OCAMPO, J.; URREA R. 2013. Estudio sobre polinización y biología floral en *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims, como base para el premejoramiento genético. Acta Agronómica. 62(3)232-241.
- RONCATTO, G.; KAMEL, T.; SARAIVA, L. 2014. Avaliacao de cultivares de maracuja-amarelo enxertadas em diferentes especies de maracuzeiro no estado do acre. Resultados de Pesquisas em EMBRAPA. 5273-5276.
- SILVA K. 2018. Desempenho de híbridos brs de maracujazeiros em diferentes altitudes: caracterização agrônômica, ecofisiologia e alelopatia. Universidade Federal Do Espírito Santo Centro de Ciências Agrárias e Engenharias Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal.
- TANGARIFE, M.; CAETANO, C.; POSADA, C. 2009. Caracterización morfológica de especies del genero pasiflora de Colombia. Acta agronómica. 58 (3) 117-125.
- VILLACIS, L., J. VEGA, M. GRUM AND G. COPPENS. 1998. Caracterización morfológica de passifloras andinas del Ecuador. TANGARIFE, M.; CAETANO, C.; POSADA, C. 2009. Caracterización morfológica de especies del genero pasiflora de Colombia. Acta agronómica. 58 (3) 117-125.
- WEBER, D.; ELOY, J.; GIOVANAZ, M.; FACHINELLO, J.; NACHTIGAL, J. 2015. Densidade de plantio e produção do maracujazeiro-azedo no Sul Do Brasil. Rev. Bras. Frutic., Jaboticabal - SP, 38 (1) 099-106.

## Capítulo 3

### Variabilidad en la respuesta ecofisiológica de accesiones de *Passiflora edulis f. edulis*, bajo dos ambientes contrastantes

#### Abstract

Were characterized 8 gulupa's cultivated accessions, 8 germplasm bank of Agrosavia accessions and 34 nativa accessions that were collected in 11 Colombian departments. The ecophysiological characterization was carried out in two climatically contrasting locations, Pasca (Cundinamarca, 1800 masl) and Susacón (Boyacá, 2500 masl). The results show statistically significant differences between the two localities and between the groups of accessions. The main variations between the accessions are associated with nativa accessions, which presented a better physiological performance than the cultivated and guarded accessions which exhibit similar behaviors among themselves. Some nativa accessions show better hydric status analyzed through the leaf water potential at noon ( $\psi_{12:00}$  hours) and in prealba ( $\psi_{4:00}$  h), the transpiration rate (E), the stomatal conductance (gs), and the efficient use of extrinsic water (WUEe) and intrinsic water (WUEi), as well as showed better performance evaluated through the photosynthetic rate or net assimilation of CO<sub>2</sub> (A), and the parameters derived from the photosynthetic response curves to light, such as Maximum photosynthesis (A<sub>max</sub>), plant response to saturation by light (PARsat), Respiratory rate in darkness (Rd), point of compensation for light (Pcl) and apparent quantum yield ( $\phi$ ). The differential behavior between the nativa accessions in relation to the cultivated and guarded ones was maintained in relation to the photosynthetic maximum quantum efficiency of the PSII (Fv / Fm), as well as in the content of chlorophyll pigments a, b, totals and carotenoids. The variables that influence the genetic variability of the accessions by principal components, multidimensional scaling and variance inflation factor estimation (VIF) were selected, identifying that the parameters  $\psi_{12}$ , E, WUEe model in both localities, while that A<sub>max</sub>,  $\phi$ , Fv / Fm and Chlb only in Pasca, and PARsat, DPV and carotenoids only in Susacón.

**Keywords:** Gulupa, gas exchange, chlorophyll fluorescence, water status

#### Resumen

Se caracterizaron 8 accesiones de gulupa cultivada, 8 accesiones del banco de germoplasma custodiado por Agrosavia y 34 accesiones nativas que fueron colectadas en 11 departamentos colombianos. La caracterización ecofisiológica se realizó en dos localidades climáticamente contrastantes, Pasca (Cundinamarca. 1800 msnm) y Susacón (Boyacá. 2500 msnm). Los resultados presentan diferencias estadísticamente significativas entre las dos localidades y entre los grupos de accesiones. Las principales variaciones entre las accesiones están asociadas a las accesiones nativas, que presentaron un mejor desempeño fisiológico que las accesiones cultivadas y custodiadas las cuales ostentan comportamientos similares entre sí. Algunas accesiones nativas exhiben mejor estatus hídrico analizado a través del potencial hídrico foliar al medio día ( $\psi_{12:00}$  horas) y en prealba ( $\psi_{4:00}$  h), la tasa de

transpiración (E), la conductancia estomática (gs), y el uso eficiente del agua extrínseco (WUEe) e intrínseco (WUEi); así como evidenciaron mejor desempeño evaluado a través de la tasa fotosintética o asimilación neta de CO<sub>2</sub> (A), y los parámetros derivados de las curvas de respuesta fotosintética a la luz, como son Fotosíntesis máxima (A<sub>max</sub>), respuesta de la planta ante saturación por luz (PAR<sub>sat</sub>), Tasa respiratoria en oscuridad (R<sub>d</sub>), punto de compensación por luz (P<sub>cl</sub>) y rendimiento cuántico aparente (φ). El comportamiento diferencial entre las accesiones nativas en relación con las cultivadas y custodiadas se mantuvo también en relación con la eficiencia cuántica fotosintética del PSII (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>), así como en el contenido de clorofila a, b y totales. Se seleccionaron las variables que más influyen en la variabilidad genética de las accesiones por componentes principales, escalamiento multidimensional y estimación de los factores de inflación de la varianza (VIF), identificando que los parámetros  $\psi_{12}$ , E, WUEe modelan en ambas localidades; mientras que A<sub>max</sub>, φ, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> y Chlb solo en Pasca, y PAR<sub>sat</sub>, solo en Susacón.

**Palabras clave:** Gulupa, intercambio de gases, fluorescencia de clorofila, estatus hídrico

### Introducción

*Passiflora edulis* Sims f. *edulis* (ICN, 2006; Angulo, 2009) es conocida por su nombre común como gulupa. Pertenece a la familia Passifloraceae y es considerada en Colombia como un producto agrícola promisorio especialmente para su exportación (Fischer *et al.*, 2009; Lobo y Medina, 2009; Jiménez, *et al.*, 2012). Por lo cual, requiere de mayor número de estudios encaminados a conocer su potencial ecofisiológico para el desarrollo de programas de mejoramiento.



La ecofisiología evalúa la interacción de la planta (genotipo) y su medio ambiente, esta respuesta depende del grado de adaptabilidad de los organismos (componente genético) y de su plasticidad fenotípica (componente ambiental) (Lambers *et al.*, 1998). Por lo tanto, la ecofisiología permite caracterizar no solo las especies sino también los individuos, lo que permite especificar los umbrales de respuesta para la tipificación de individuos con mayor potencial en una determinada localidad resultando en una herramienta útil para procesos de selección.

El rendimiento ecofisiológico se puede evaluar a partir del estatus hídrico, del rendimiento fotosintético, de la fluorescencia de la clorofila y del contenido de pigmentos en la planta. El estatus hídrico se evalúa con parámetros como el potencial hídrico de la planta ( $\psi_{\text{planta}}$ ) en relación con la del suelo ( $\psi_{\text{suelo}}$ ) y la atmósfera ( $\psi_{\text{atmósfera}}$ ), la conductancia estomática ( $g_s$ ), la tasa de transpiración ( $E$ ), y el uso eficiente del agua extrínseco ( $WUE_e$ ) e intrínseco ( $WUE_i$ ), en relación con factores como la temperatura ( $T$ ), la humedad relativa ( $HR$ ) y el déficit de presión de vapor  $DPV$ . El desempeño fotosintético se evalúa con parámetros como el contenido de pigmentos, la eficiencia fotoquímica del PSII  $F_v/F_m$ , la tasa fotosintética o asimilación neta ( $A$ ), la respiración en oscuridad ( $R_d$ ), el valor máximo de fotosíntesis ( $A_{\text{max}}$ ) a condiciones de luz saturante, el punto de saturación por luz, el punto de compensación lumínico ( $PCL$ ), el rendimiento cuántico aparente ( $\phi$ ), en relación con factores como la PAR, temperatura, humedad relativa, entre otros. Parámetros que en conjunto permiten determinar el grado de fijación del  $CO_2$ , el rendimiento cuántico de los fotosistemas, el uso eficiente del agua y el grado con el que factores ambientales como la humedad relativa y la temperatura los moldean (Foyer *et al.*, 2009).

El potencial hídrico ( $\Psi$ ), comprende el trabajo necesario para llevar el agua ligada al nivel del potencial del agua pura, a una misma temperatura y presión atmosférica; indica la energía con la cual el agua está siendo retenida en un tejido o en el suelo. A nivel celular éste potencial está determinado por el potencial osmótico y el de presión (Reigosa *et al.*, 2003, Solarte *et al.*, 2010).

La tasa fotosintética ( $A$ ) y transpiratoria ( $E$ ), son estimadores del proceso fotosintético, del intercambio de gases  $CO_2$ ,  $O_2$  y vapor de agua, de la concentración de  $CO_2$ , de la fijación del  $CO_2$  como azúcar, del uso eficiente del agua extrínseco e intrínseco; parámetros que son dependientes de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), de la temperatura, la humedad relativa ( $HR$ ), la concentración de carbono interno foliar (Reigosa *et al.*, 2003), así como del genotipo. La fluorescencia de la clorofila, permite una aproximación al desempeño fotosintético a nivel del PSII, ésta se evalúa a partir de parámetros como el rendimiento cuántico máximo del PSII ( $F_v/F_m$ ), indicando cuánta luz está entrando a los fotosistemas por tanto da una idea del estado fotosintético de la planta (Maxwell y Johnson, 2000).

Estudios ecofisiológicos se han llevado a cabo en gulupa generando información en tres dimensiones: La primera, información ambiental para el establecimiento del cultivo de gulupa, en términos de altitud, humedad relativa, precipitación, temperatura, déficit de presión de vapor y luminosidad (Lüdders, 2003 y Fischer *et al.*, 2009), suelo (Fischer *et al.*, 2009; Galindo *et al.*, 2010; Ortiz, *et al.*, 2012) y agroecología (Ocampo *et al.*, 2012); factores ambientales que determinan una mayor o menor productividad en el cultivo. La

segunda, la dimensión ecológica en relación con los procesos de polinización, dado que esta especie es altamente autoincompatible y requiere de sus polinizadores (Ángel *et al.*, 2011; Rendón *et al.*, 2013). La tercera dimensión implica la evaluación del comportamiento intrínseco de las plantas frente a los diversos factores ambientales, bióticos o abióticos, en relación con procesos metabólicos cuantificables como los relacionados con la fotosíntesis, la transpiración y el estado hídrico (Pérez y Melgarejo 2012; 2015; ICA, 2011) identificando locaciones donde las condiciones favorecen la producción de frutos con tamaño, peso y calidad adecuados, y en varios casos la interacción con patógenos como *Fusarium oxysporum* (Cruz *et al.*, 2012).

En la presente investigación se evaluó la respuesta ecofisiológica de accesiones de gulupa procedentes de tres orígenes diferentes: 1. Cultivadas comercialmente, 2. Custodiadas en el banco de germoplasma de Agrosavia y 3. Nativas, para establecer el estatus hídrico, el rendimiento fotosintético y su relación con el contenido de pigmentos; evaluándose en dos localidades contrastantes (Pasca-Cundinamarca y Susacón-Boyacá).

## **Materiales y métodos**

### **Material vegetal y caracterización de las zonas de estudio**

Se evaluaron 50 accesiones de gulupa. 34 accesiones fueron colectadas en bordes de camino y huertas en los departamentos de Cundinamarca, Antioquia, Boyacá, Huila, Cauca, Quindío, Risaralda, Tolima, Santander, Norte de Santander, Nariño y Putumayo; las cuales fueron denominadas en la presente investigación como “nativas”. Adicionalmente se incluyeron 8 accesiones procedentes del banco de germoplasma de AGROSAVIA-La Selva que se denominaron como accesiones custodiadas y 8 accesiones procedentes de cultivos comerciales (**Anexo 3.3.1**).

Todas las accesiones fueron sembradas bajo la densidad comercial de 2,5 m entre plantas y 2m entre surcos, en espaldera sencilla con doble alambre, a 1m y 2m de altura, respectivamente; en un diseño completamente aleatorizado, con 6 repeticiones por accesión, en dos zonas agroecológicas: finca “Carolina” localizada en las coordenadas 4°18,671´N; 74° 20,116´W a 1800 msnm en la vía Fusagasugá-Pasca-Cundinamarca, con temperatura promedio de 18°C, máxima 24°C y mínima de 10°C, Humedad relativa 85%, y la finca “Cartago” localizada a 6°143´,N 72°41,563´W a 2500 msnm en la vía Susacón-Soatá, con temperatura promedio de 14°C, máxima 20°C y mínima de 6°C, Humedad relativa 75%.

Previo a las siembras se realizó análisis fisicoquímico del suelo, de acuerdo a la metodología propuesta por el laboratorio de suelos de la Universidad ECCI, a fin de determinar los macro y micronutrientes presentes y sus respectivas trazas, y hacer las correcciones necesarias para mantenimiento de condiciones nutritivas óptimas. Las plantas fueron regadas cada tercer día para mantener en condiciones de no déficit hídrico. Las variables ambientales humedad relativa, radiación, precipitación, temperaturas máximas y mínimas se registraron con estación meteorológica marca COLTEIN Ltda, tomando registro cada 15 minutos.

### Evaluación Ecofisiológica

Los parámetros ecofisiológicos fueron registrados en la fase reproductiva de fructificación, en 6 plantas de cada accesión (réplica biológica), con 3 réplicas técnicas, en plantas de 9 a 10 meses de edad, completamente sanas y en hojas maduras de ramas terciarias.

El potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ) se midió a medio día (12:00 h) y en prealba (4:00 h) debido a que entre estas horas el contenido de agua en las hojas es contrastante por la pérdida de agua por transpiración al medio día y por la pérdida mínima en prealba (Sellin 1999). Este potencial fue medido con la bomba de Schöllander modelo 1000 (PMS Instruments Co, Albany, Oregon, EE.UU). El potencial hídrico del suelo fue medido con tensiómetro y el atmosférico con la fórmula  $\Psi_{atm} (MPa) = 0.4608 * (T \text{ grados Kelvin}) * \ln(HR/100)$  (Solarte *et al.*, 2010)

El déficit de presión de vapor (DPV) se calculó como la diferencia en la presión de vapor de saturación y la presión de vapor del momento de muestreo (Solarte *et al.*, 2010).

Se realizaron curvas de respuesta fotosintética a la luz evaluando el comportamiento fotosintético en el rango de 8:00 h a 13:00 h, con control de temperatura a 25°C, CO<sub>2</sub> de 380ppm, humedad relativa 60% y radiaciones de 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 100, 50, 25 y 0  $\mu\text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$ . con el analizador de gases IRGA Licor 6400. Las curvas fueron ajustadas por regresión bajo el modelo hiperbólico de Michaelis Menten (Givnish *et al.* 2004; Solarte *et al.*, 2010) basado en la ecuación para la fotosíntesis neta:  $A = [(A_{max} * PFD) / (K + PFD)] - R_d$ . Donde  $A_{max}$  es la tasa fotosintética a saturación por luz, K es la constante de saturación por luz definida como la mitad de la densidad de flujo fotónico saturante (PFD) donde a partir de esta se calcula el punto de saturación por luz, y  $R_d$  es la tasa de respiración. El punto de compensación lumínico ( $P_{cl}$ ) fue determinado como  $P_{cl} = (K * R_d) / (A_{max} - R_d)$  y el rendimiento cuántico aparente ( $\phi$ ) fue calculado como la pendiente de la regresión lineal (Solarte *et al.*, 2010).

El uso eficiente del agua extrínseco se determinó como la relación entre la tasa fotosintética y la de transpiración  $WUE_e = A/E$ , que permite determinar el balance entre la pérdida de agua y la fijación de CO<sub>2</sub>, por lo tanto, evidencia el uso de estrategias para la conservación del agua en la planta. Y la eficiencia intrínseca del uso del agua determinado por la relación entre la conductancia estomática y la tasa fotosintética  $WUE_i = A/g_s$  (Poni *et al.*, 2009). Ambas formas de medir el WUE tienen las mismas unidades, pero la diferencia fundamental es que la eficiencia de la transpiración depende de la planta y de las condiciones ambientales, de forma que un mismo grado de apertura estomática puede traducirse en una tasa de transpiración muy diferente si la humedad ambiental varía; mientras que la eficiencia intrínseca mide diferencias relacionadas con la capacidad de la hoja para regular la fotosíntesis y la conductancia estomática, y son independientes de las condiciones atmosféricas en el momento de la medida (Medrano *et al.*, 2007).

La eficiencia máxima potencial del PSII ( $F_v/F_m$ ) se determinó en las mismas hojas utilizadas para intercambio gaseoso, con fluorómetro no modulado HANDY PEA

(England), en prealba (3-4:00h de la madrugada). La fluorescencia variable ( $F_v$ ) corresponde a la diferencia entre la fluorescencia mínima ( $F_o$ ) en la oscuridad que corresponde al rendimiento de la fluorescencia cuando todos los centros de reacción están abiertos después de un periodo de oscuridad prolongado (desde las 18:00h hasta las 4:00 h) y la fluorescencia máxima ( $F_m$ ) en la oscuridad que corresponde al rendimiento de la fluorescencia cuando todos los centros de reacción están cerrados.  $F_v/F_m$  es una medida de la eficiencia en la cual la luz absorbida por el PSII es usado para fotoquímica cuando todos los centros de reacción están abiertos (Brooks y Niyogi 2011), y por tanto, es una medida potencial del desempeño fotosintético del PSII o de la eficiencia fotosintética (Solarte *et al.*, 2010).

El contenido de pigmentos se evaluó en discos ( $\theta=1.5\text{cm}$ ) de hojas maduras del tercio medio de la planta, para cada accesión de cada localidad, usando la técnica de extracción de pigmentos con acetona al 80% y medida de absorbancia a  $\lambda=663,647$  y  $470\text{nm}$  según la metodología propuesta por Lichtenthaler (1987) y adecuada por Solarte *et al.*(2010).

### **Análisis estadístico**

Las plantas fueron sembradas en un diseño completamente aleatorizado, con 50 tratamientos (accesiones) y 6 repeticiones biológicas (plantas sembradas por cada accesión) y 3 réplicas técnicas para cada medición (Hojas evaluadas por planta), en dos unidades experimentales (localidades).

Los análisis estadísticos se realizaron en el software libre R-Wizard (Guisande, *et al.*, 2014), los cuales comprendieron estadística descriptiva, con los supuestos de normalidad con los test de Shapiro wilk y Lilliefors, bajo el modelo estadístico ( $X_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ ), y el supuesto de homocedasticidad. Comprobados los supuestos de los datos se procedió a seleccionar las variables que más influyen en la variabilidad de las accesiones y poder explicar su variabilidad en la respuesta ecofisiológica, para esto se empleó la metodología de Dongyu Lin *et al.*, (2011) que consiste en la reducción de los factores de inflación de la varianza (VIF), la determinación de la correlación entre las variables explicativas y la identificación de su colinearidad. Una vez seleccionadas las variables sin estructura de dependencia entre sí, se estableció el comportamiento de cada grupo de accesiones frente a las mismas mediante un análisis de componentes principales y escalamiento multidimensional para cada localidad y grupo de accesiones según su origen.

El total de parámetros ecofisiológicos fue analizado usando la metodología Ward-MLM, para finalizar con el agrupamiento de las accesiones más similares, este procedimiento fue llevado a cabo en el programa SAS versión 9.4 (SAS Institute, 2000). Se construyó una matriz de distancias para los clúster de Ward, con el algoritmo de Gower (1971) y se definió el número de grupos con los criterios de pseudo F y pseudo  $t^2$  (SAS Institute, 2000).

## **Resultados**

### **Caracterización de la zona de estudio**

A partir del análisis de suelos (**Anexo2**), se observó que la acidez de los suelos en Pasca (pH 5,2) y Susacón (pH 7,4), estaban por fuera de los umbrales superior e inferior de pH

de acuerdo a lo reportado (Fischer *et al.*, 2009, Jiménez *et al* 2009, Galindo y Gómez 2010). Esta característica se asocia con el tipo de suelo. La localidad de Pasca cuenta con un suelo ideal para el cultivo, clasificado de acuerdo al triángulo de clasificación de suelos de la USDA con textura franco arenosa con porcentajes de arcilla, limo y arena de 4,4%, 35,6% y 6%, respectivamente; mientras que el suelo de la localidad de Susacón presenta porcentajes de 20.9%, 41,9% y 37.2% respectivamente, categorizándolo como franco. Por otro lado, la altitud reportada como umbral máximo fue de 2000msnm (Galindo y González 2010) y 2200 (Fischer *et al.*, 2009); en este estudio se colectaron accesiones nativas hasta los 2700msnm y por esto se seleccionó una zona de estudio con una altitud de 2500msnm en la localidad de Susacón.

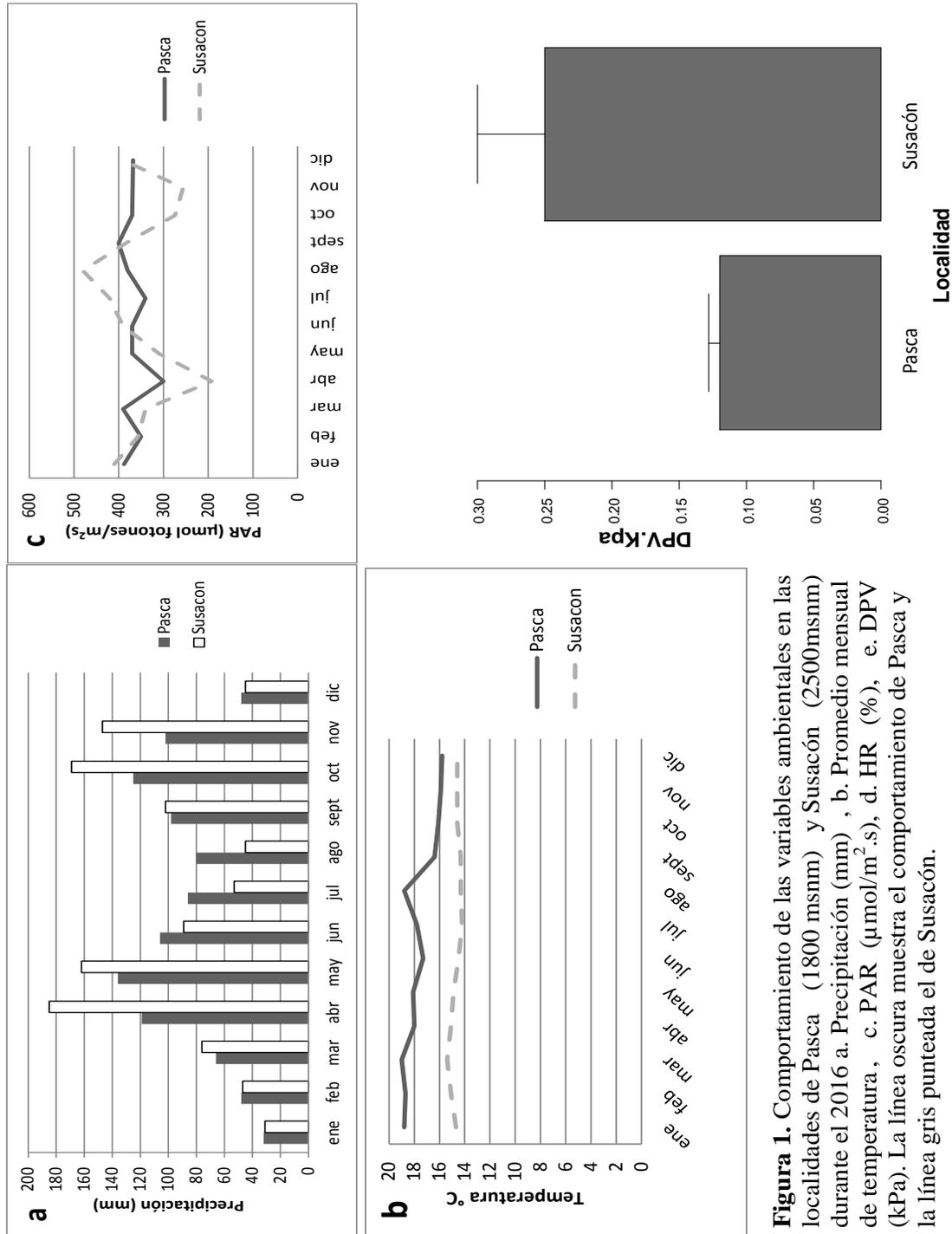
El registro de los parámetros ambientales durante el 2016 (**Figura 1**), evidencia las variaciones ambientales en las dos localidades evaluadas (Pasca 1800 msnm, Susacón 2500 msnm). La precipitación fue significativamente mayor en la localidad de Susacón con respecto a la de Pasca, presentando para ambas un comportamiento bimodal. Pasca presenta máximos de precipitación entre abril y mayo (119 y 136mm) y octubre-noviembre (125 y 102mm) y Susacón presenta entre abril- mayo valores de precipitación superiores (185 y 162mm) al igual que en los meses de octubre-noviembre (169 y 147mm). Mientras que los registros de menor precipitación se evidencian para Susacón y Pasca en el mes de enero con valores similares de 31 y 32mm, respectivamente (**Figura 1a**). Pasca presenta rangos de temperatura promedio mensual entre 15,8 y 19°C, con un promedio anual de 18°C; mientras que el rango de temperatura es más bajo para la localidad de Susacón con temperaturas entre 15,2 y 10,4°C y un promedio anual de 13,1°C (**Figura 1b**).

Por otra parte, Pasca presenta un rango de PAR más estrecho con valores entre 300 y 400  $\mu\text{moles de fotones/m}^2\cdot\text{s}$ , mientras que el rango para Susacón es más amplio con valores que oscilan entre 192 y 480  $\mu\text{moles de fotones/m}^2\cdot\text{s}$ . La mayor radiación se presenta para Pasca en septiembre (400  $\mu\text{moles de fotones/m}^2\cdot\text{s}$ ) y en agosto para Susacón (480  $\mu\text{moles de fotones/m}^2\cdot\text{s}$ ). La mayor radiación fotosintéticamente activa (PAR) se presentó entre las 9:00 h y las 12:00 h para ambas localidades, exhibiendo valores promedio de PAR de 850  $\mu\text{moles de fotones/m}^2\cdot\text{s}$  en Susacón y 910  $\mu\text{moles de fotones/m}^2\cdot\text{s}$  en Pasca (**Figura 1c**).

El porcentaje de humedad relativa fluctuó entre 78 y 98% en Pasca y fue menor en Susacón oscilando entre 60 y 87% (**Figura 1d**). Las variaciones de temperatura y humedad relativa que se relacionan directamente con el déficit de presión de vapor (DPV), evidenciaron un mayor déficit promedio en Susacón (0.27 kPa) y menor déficit en Pasca (0.12kPa) (**Figura 1e**).

Se evaluaron plantas en estado de fructificación ya que durante este periodo los requerimientos nutricionales y el estatus hídrico son más exigentes y están directamente relacionados con la productividad de las plantas y con el comportamiento ecofisiológico en respuesta a unas determinadas condiciones ambientales. Los parámetros: Potencial hídrico al medio día ( $\Psi_{12}$ ), WUEi y Clorofila b, presentaron un modelo de distribución normal (*Pvalue* >0.05); mientras que los parámetros Potencial hídrico en prealba ( $\Psi_4$ ), temperatura, A, E, gs, WUEe, Rd, Amax, punto de saturación por luz (PARsat), PCl,  $\phi$ , Fv/Fm, Clorofila a, clorofilas totales y carotenoides no presentaron una distribución

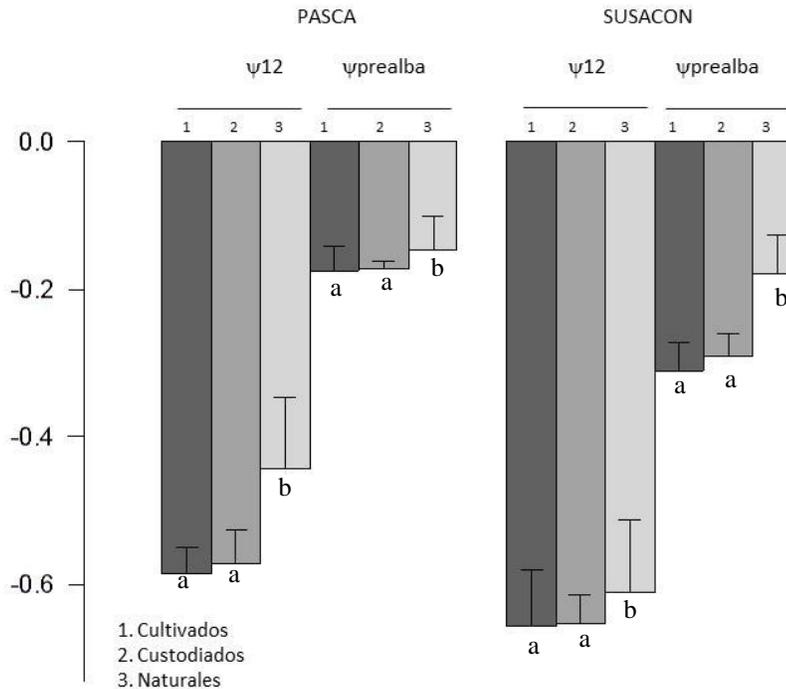
normal ( $Pvalue < 0.01$ ) y por tanto se realizaron comparaciones múltiples no paramétricas de Tukey.



**Figura 1.** Comportamiento de las variables ambientales en las localidades de Pasca (1800 msnm) y Susacón (2500msnm) durante el 2016 a. Precipitación (mm), b. Promedio mensual de temperatura, c. PAR ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ ), d. HR (%), e. DPV (kPa). La línea oscura muestra el comportamiento de Pasca y la línea gris punteada el de Susacón.

## Potencial Hídrico

El potencial hídrico (**Figura 2**), presentó diferencias estadísticamente significativas entre localidades y entre grupos de accesiones ( $Pvalue < 0.0001$ ), evidenciándose que fue más negativo en la localidad de Susacón que en Pasca, tanto en la medición realizada a medio día ( $\psi_{12}$ ) como en prealba. Así mismo, se presentó un comportamiento diferencial significativo ( $Pvalue < 0.0001$ ) entre las accesiones cultivadas (1) y custodiadas (2) con potenciales más negativos en comparación con las accesiones nativas (3), de acuerdo a los contrastes de medias de Tukey.



**Figura 2.** Potencial hídrico foliar de las plantas de gulupa (*P.edulis f edulis*) según su origen y sembrada en cada zona de cultivo (Pasca 1800 msnm, Susacón 2500 msnm).  $\psi_{4:00}$  h  $\psi_{12:00}$  h, corresponden a los potenciales hídricos medidos en prealba y medio día, respectivamente.  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$ ,  $n_{custodiadas}=8$ .  $Pvalue < 0.0001$ . a y b contrastes de medias de Tukey.

Las accesiones que presentaron valores menos negativos de potencial hídrico foliar (**Anexo 3.3.1**), en la evaluación al medio día (12:00 h), en Pasca ( $\Psi < -0,25$ ) fueron BUN 024, 006 y 020, y en Susacón ( $\Psi < -0,42$ ) fueron BUN 006, 024 y 016. En prealba (3- 4:00 h) se presentaron con potenciales menos negativos ( $\Psi < -0,08$ ) en Pasca las accesiones BUN 026, 011, 037 y en Susacón ( $\Psi = -0,1$ ) las accesiones BUN 001, 006, 024 y 036.

El potencial hídrico del suelo y de la atmósfera para Pasca y Susacón (**Tabla 1**), evidencian las diferenciales condiciones hídricas a las cuales son expuestas las plantas, principalmente a medio día. Para establecer el potencial hídrico atmosférico se tuvieron en

cuenta los promedios de temperatura y humedad relativa de los días de muestreo, estos datos son presentados entre paréntesis en la **Tabla 1**.

**Tabla 1.** Potencial hídrico del suelo y atmosférico, en las localidades de Pasca y Susacón, evaluadas a medio día y en prealba. Los valores entre paréntesis corresponden al promedio de temperatura en grados kelvin/humedad relativa.  $\pm$  Desviación estándar.

	Pasca (1800 msnm)		Susacón (2500 msnm)	
	$\psi$ 12:00 h	$\Psi$ 4:00 h	$\psi$ 12:00 h	$\Psi$ 4:00 h
$\psi$ suelo(MPa)	-0.01 $\pm$ 0.003	-0.01 $\pm$ 0.002	-0.02 $\pm$ 0.001	-0.01 $\pm$ 0.002
$\psi$ atmosférico(MPa)	-36.9 (292/76)	-15.5 (288/89)	-67.8 (288/60)	-27.5 (283/81)

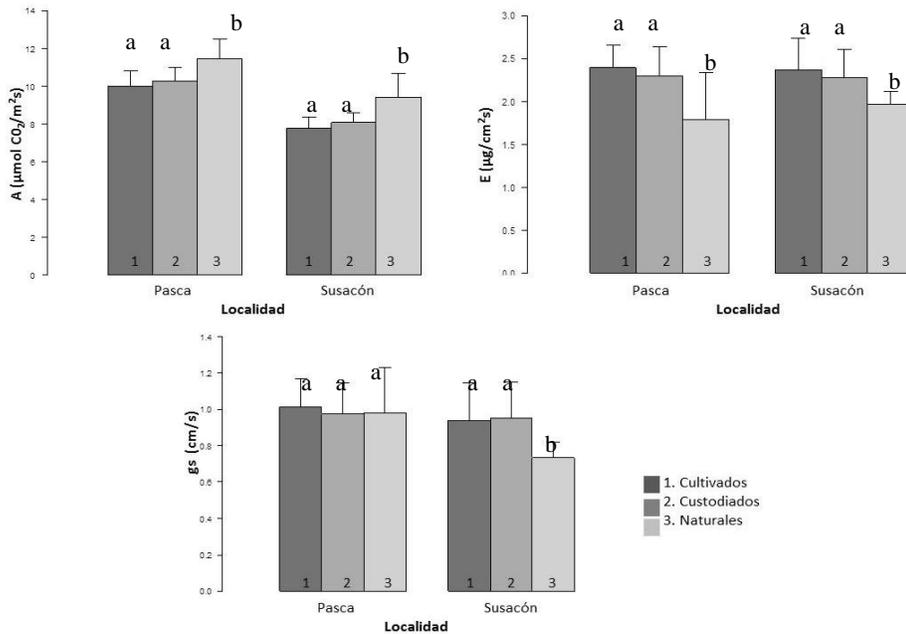
### Intercambio de gases

La tasa fotosintética promedio (A) (**Figura 3**), presenta diferencias significativas entre las localidades ( $Pvalue < 0.0001$ ) y entre las accesiones agrupadas según su origen ( $Pvalue < 0.0001$ ). Las accesiones nativas en ambas localidades presentan tasas fotosintéticas mayores. Mientras que las tasas transpiratorias no mostraron diferencias significativas entre localidades ( $Pvalue 0.08$ ), pero sí entre los grupos de accesiones evaluados ( $Pvalue < 0.0001$ ), identificándose tasas transpiratorias menores en las accesiones nativas en comparación con las accesiones cultivadas y custodiadas. Diferencias que se corroboran con los contrastes de medias de Tukey.

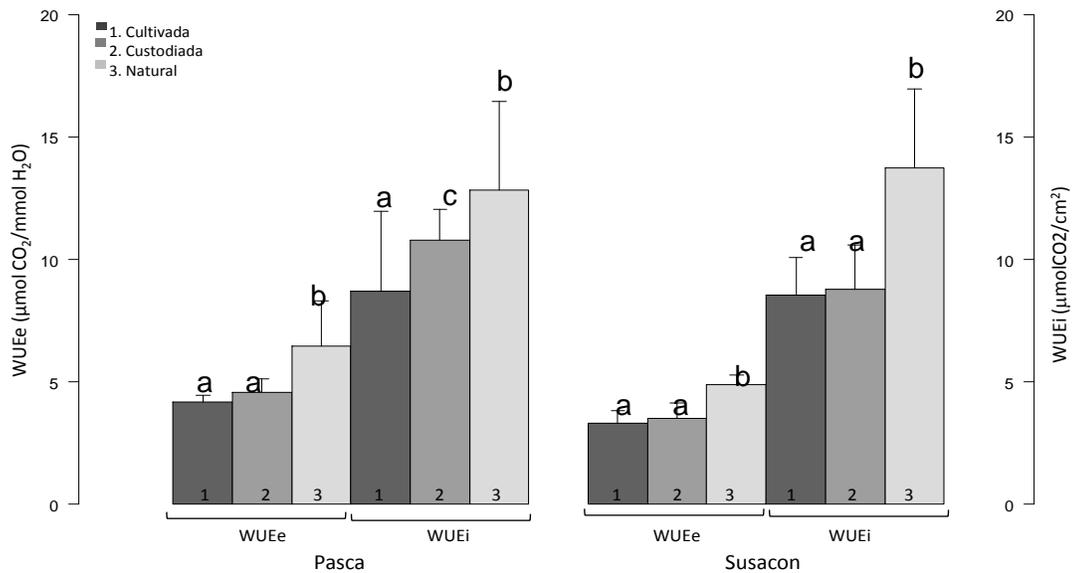
La conductancia estomática no mostró diferencias significativas entre las localidades ( $Pvalue 0.07$ ), pero si entre los grupos de accesiones ( $Pvalue 0.02$ ). La conductancia estomática fue relativamente homogénea en las accesiones sembradas en la localidad de Pasca, pero fue significativamente menor en las accesiones nativas en la localidad de Susacón.

Con los valores de las tasas fotosintéticas, transpiratorias y conductancia estomática se calcularon los respectivos usos eficientes del agua extrínseco e intrínseco (**Figura 4**), evidenciándose diferencias significativas entre las localidades evaluadas ( $Pvalue 0.01$ ) y entre los grupos de las accesiones ( $Pvalue < 0.001$ ). Presentando un mejor uso eficiente del agua extrínseco e intrínseco las accesiones nativas en relación con las cultivadas y custodiadas, y correspondido con los contrastes de medias de Tukey.

Al evaluar el desempeño de las accesiones para el intercambio de gases se identifican algunas accesiones con mejores comportamientos fotosintéticos e hídricos para cada una de las zonas de cultivo. De esta manera, se identificó que las accesiones nativas de manera general presentan un buen desempeño en el intercambio gaseoso para las dos localidades, así como un eficiente uso del agua extrínseco e intrínseco (**Anexo 3.3**).



**Figura 3.** Tasa fotosintética (A), tasa transpiratoria (E)  $Pvalue < 0.0001$  y conductancia estomática (gs)  $0.02 > Pvalue < 0.07$ , valores promedio evaluados en las accesiones de *P. edulis f. edulis*, agrupadas según su origen en las dos localidades evaluadas (Pasca 1800 msnm, Susacón 2500 msnm).  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$ ,  $n_{custodiadas}=8$ . 1=accesiones cultivadas, 2=accesiones custodiadas, 3=accesiones nativas. a y b contrastes de medias de Tukey.



**Figura 4.** Uso eficiente del agua extrínseco e intrínseco en las accesiones de gulupa *P. edulis f. edulis*, según su origen y zona de cultivo.  $Pvalue=0.01$ ;  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$ ,  $n_{custodiadas}=8$ . a y b contrastes de medias de Tukey.

### Curvas de respuesta fotosintética a la luz

Se evaluó la respuesta fotosintética de las accesiones de gulupa en las dos localidades cultivadas, encontrando diferencias significativas en el desempeño fotosintético en ambas localidades, especialmente con respecto al punto de compensación por la luz ( $I_c$ ) en el cual la absorción de  $CO_2$  para fotosíntesis es igual a la producción de  $CO_2$  para la respiración, ( $Pvalue < 0.0001$ ), que alcanza un valor promedio de 30,5 en la localidad de Pasca, (**Tabla 2**), con valores máximos y mínimos de 43,16-12,3  $\mu m^{-2} s^{-1}$ , y un promedio de 15,1 en la localidad de Susacón, con máximos y mínimos de 35,1-9,07. Valores similares fueron obtenidos para gulupa por Pérez y Melgarejo (2012), quienes reportan valores máximos de 39  $\mu m^{-2} s^{-1}$ , pero no son valores típicos reportados para plantas C3, Taiz y Zeiger (2006) reportan valores de  $I_c$  entre un rango de 10-30  $\mu m^{-2} s^{-1}$ . Este amplio rango en el punto de compensación puede representar una adaptación básica en la gulupa que les permitiría adaptarse a diferentes intensidades lumínicas. Las diferencias también fueron significativas entre los  $I_c$  de los grupos de accesiones evaluados ( $Pvalue = 0.004$ ).

La fotosíntesis máxima ( $A_{max}$ ) en respuestas al punto de saturación por luz mostró diferencias significativas entre grupos de accesiones ( $Pvalue < 0.001$ ) pero no entre localidades ( $Pvalue = 0.76$ ). La  $A_{max}$  alcanzó en la localidad de Pasca un promedio de 18,6  $\mu mol CO_2 / m^2 s$  (**Tabla 2**), con valores máximos y mínimos entre 26,2-11,7  $\mu mol CO_2 / m^2 s$ ; mientras en Susacón alcanzó un valor promedio de 17,04  $\mu mol CO_2 / m^2 s$  con valores máximos y mínimos de 21,9-10,8  $\mu mol CO_2 / m^2 s$ . En general, se observa que las accesiones nativas presentan valor  $A_{max}$  más altos, mientras que las accesiones cultivadas y custodiadas presentan valores similares entre sí.

El punto de saturación por luz ( $PAR_{sat}$ ) en el que se presentará  $A_{max}$ , mostró diferencias altamente significativas entre accesiones ( $P < 0.0001$ ), y significativas entre localidades ( $Pvalue = 0.002$ ). En la localidad de Pasca las plantas obtuvieron un promedio de 450,3  $\mu mol$  fotones/ $m^2 s$  (**Tabla 2**), con valores máximos y mínimos de 610,2-336,1  $\mu mol$  fotones/ $m^2 s$ ; mientras que el promedio en Susacón fue de 588,5  $\mu mol$  fotones/ $m^2 s$ , con valores máximos y mínimos de 716,9-510,3  $\mu mol$  fotones/ $m^2 s$ . Los valores de  $PAR_{sat}$  fueron mayores en las accesiones nativas pero sólo en la localidad de Susacón, seguido por las accesiones cultivadas y custodiadas, mientras que en la localidad de Pasca los valores fueron mayores para las accesiones custodiadas y cultivadas y valores más bajos en las accesiones nativas.

La tasa respiratoria en oscuridad ( $R_d$ ) promedio, presentó diferencias significativas entre las accesiones ( $Pvalue < 0.001$ ) pero no entre localidades ( $Pvalue = 0.11$ ). En la localidad de Pasca la tasa promedio fue de 1,38  $\mu mol CO_2 / m^2 s$  (**Tabla 2**), con valores máximo y mínimo de 3,21-0,12  $\mu mol CO_2 / m^2 s$ , y el promedio en la localidad de Susacón fue de 1,62  $\mu mol CO_2 / m^2 s$ , con valores máximos y mínimos de  $\mu mol CO_2 / m^2 s$ . La tasa respiratoria es mayor en las accesiones en la localidad de Susacón, en donde las accesiones cultivadas y custodiadas presentan tasas superiores que las accesiones nativas. Mientras que en la localidad de Pasca, se presenta la situación inversa, las accesiones nativas

presentan las tasas de respiración más altas mientras que las cultivadas y custodiadas las más bajas.

El rendimiento cuántico aparente ( $\phi$ ) que corresponde al número de fotones absorbidos requeridos para fijar una mol de  $\text{CO}_2$  presentó diferencias significativas entre las localidades ( $P\text{value} < 0.001$ ) y entre los grupos de accesiones ( $P\text{value} < 0.005$ ). El  $\phi$  aparente fue mayor en la localidad de Susacón con un valor promedio de 0.043 mol  $\text{CO}_2$ /mol de fotones (**Tabla 2**), mientras que en la localidad de Pasca fue de 0.035 mol  $\text{CO}_2$ /mol de fotones. Los valores máximo y mínimo para las localidades de Susacón y Pasca son de 0,067-0,023  $\mu\text{molCO}_2$ /mol de fotones y 0,049-0,021  $\mu\text{molCO}_2$ /mol de fotones, respectivamente.

En términos generales, para ambas localidades los parámetros de respuesta fotosintética a la luz mostraron que las accesiones cultivadas y custodiadas presentan comportamientos similares entre si y diferentes con las accesiones nativas, lo cual es corroborado con los contrastes de medias de Tukey (**Tabla 2**).

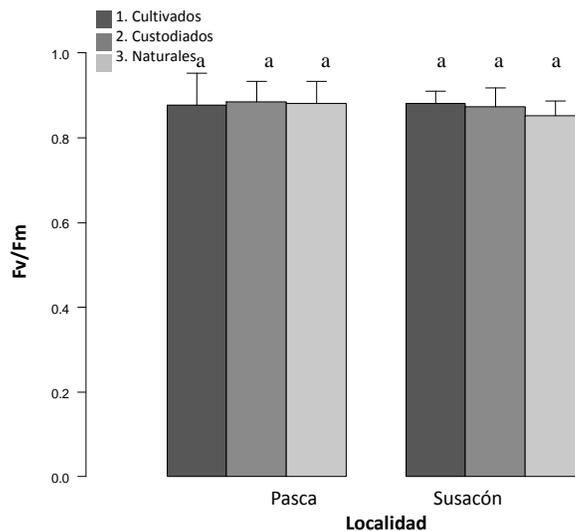
**Tabla 2.** Parámetros derivados de curvas de respuesta fotosintética a la luz, de accesiones de gulupa *P. edulis f edulis*, en las dos localidades cultivadas Pasca 1800 msnm, Susacón 2500 msnm.  $A_{\text{max}}$ =Tasa fotosintética máxima bajo condición de punto de saturación por luz,  $\text{PAR}_{\text{sat}}$ = punto de saturación por luz,  $R_d$ = respiración en oscuridad,  $I_c$ = punto de compensación por luz,  $\phi$ = rendimiento cuántico aparente, es decir, indica el número de fotones absorbidos para fijar una mol de  $\text{CO}_2$ .  $\pm$ desviación estándar.  $n_{\text{nativas}}=34$ ,  $n_{\text{cultivadas}}=8$   $n_{\text{custodiadas}}=8$ . \*=valores máximos obtenidos para cada uno de los parámetros.

Accesión	origen	Pasca					Susacón				
		Amax	PARsat	Rd	Ic	$\phi$	Amax	PARsat	Rd	Ic	$\phi$
BUN005	Cultivado	13.9 $\pm$ 1.23	420.3 $\pm$ 5.6	1.32 $\pm$ 0.6	39.68 $\pm$ 1.2	0.031 $\pm$ 0.01	16.09 $\pm$ 1.2	576.12 $\pm$ 1.3	2.57 $\pm$ 0.9	14.3 $\pm$ 0.9	0.048 $\pm$ 0.001
BUN007	Cultivado	14.7 $\pm$ 2.36	440.7 $\pm$ 8.5	1.52 $\pm$ 0.4	34.18 $\pm$ 3.2	0.035 $\pm$ 0.01	17.74 $\pm$ 1.1	618.81 $\pm$ 3.6	2.27 $\pm$ 0.6	17.1 $\pm$ 0.3	0.035 $\pm$ 0.003
BUN017	Cultivado	14.8 $\pm$ 1.25	426.5 $\pm$ 3.6	1.51 $\pm$ 0.5	37.89 $\pm$ 1.5	0.051 $\pm$ 0.01	16.25 $\pm$ 1.3	550.57 $\pm$ 2.5	1.97 $\pm$ 0.8	14.23 $\pm$ 0.8	*0.063 $\pm$ 0.001
BUN018	Cultivado	14.7 $\pm$ 0.9	416.9 $\pm$ 2.5	2.11 $\pm$ 0.1	24.26 $\pm$ 1.6	0.029 $\pm$ 0.01	15.05 $\pm$ 1.6	544.62 $\pm$ 3.8	1.47 $\pm$ 0.1	21.3 $\pm$ 1.1	0.032 $\pm$ 0.003
BUN028	Cultivado	15.2 $\pm$ 0.6	410.3 $\pm$ 7.2	1.71 $\pm$ 0.1	29.94 $\pm$ 2.5	0.033 $\pm$ 0.001	15.08 $\pm$ 1.5	542.51 $\pm$ 3.5	1.96 $\pm$ 0.2	*35.1 $\pm$ 0.9	0.035 $\pm$ 0.002
BUN029	Cultivado	15.3 $\pm$ 0.4	420.2 $\pm$ 5.6	2.13 $\pm$ 0.1	32.88 $\pm$ 1.6	0.037 $\pm$ 0.02	16.37 $\pm$ 1.5	562.68 $\pm$ 4.6	1.84 $\pm$ 0.1	18.13 $\pm$ 0.9	0.035 $\pm$ 0.009
BUN042	Cultivado	15.5 $\pm$ 1.12	428.3 $\pm$ 2.9	1.63 $\pm$ 0.3	28.93 $\pm$ 1.8	0.033 $\pm$ 0.01	15.15 $\pm$ 2.1	546.58 $\pm$ 6.2	1.95 $\pm$ 0.3	21.5 $\pm$ 0.5	*0.066 $\pm$ 0.001
BUN050	Cultivado	15.8 $\pm$ 1.1	420.2 $\pm$ 2.6	1.64 $\pm$ 0.3	38.55 $\pm$ 2.5	0.029 $\pm$ 0.01	15.05 $\pm$ 2.2	544.5 $\pm$ 1.6	2.48 $\pm$ 0.2	15.4 $\pm$ 0.4	0.039 $\pm$ 0.006
BUN101	Custodiado	14.8 $\pm$ 0.9	418.7 $\pm$ 2.7	1.62 $\pm$ 0.5	30.53 $\pm$ 1.6	0.031 $\pm$ 0.01	15.23 $\pm$ 2.6	560.32 $\pm$ 2.1	1.76 $\pm$ 0.2	12.52 $\pm$ 1.2	0.039 $\pm$ 0.001
BUN145	Custodiado	15.2 $\pm$ 0.8	406.8 $\pm$ 4.8	1.83 $\pm$ 0.1	32.48 $\pm$ 2.4	0.032 $\pm$ 0.02	17.23 $\pm$ 2.1	556.92 $\pm$ 1.8	2.19 $\pm$ 0.3	25.2 $\pm$ 1.1	0.034 $\pm$ 0.004
BUN3866	Custodiado	15.9 $\pm$ 0.7	410.9 $\pm$ 4.9	1.55 $\pm$ 0.3	29.08 $\pm$ 2.6	0.036 $\pm$ 0.01	17.25 $\pm$ 1.1	578.65 $\pm$ 2.6	1.64 $\pm$ 0.5	21.7 $\pm$ 0.9	0.032 $\pm$ 0.004
BUN3869	Custodiado	15.2 $\pm$ 1.2	412.2 $\pm$ 4.2	1.76 $\pm$ 0.5	35.19 $\pm$ 1.8	0.021 $\pm$ 0.01	17.1 $\pm$ 0.9	540.23 $\pm$ 2.2	2.56 $\pm$ 0.3	24.1 $\pm$ 0.8	0.039 $\pm$ 0.008
BUN3870	Custodiado	14.1 $\pm$ 1.3	408.4 $\pm$ 2.6	1.52 $\pm$ 0.6	32.22 $\pm$ 1.6	0.023 $\pm$ 0.01	18.52 $\pm$ 1.1	568.52 $\pm$ 3.1	2.37 $\pm$ 0.5	17.3 $\pm$ 0.5	0.036 $\pm$ 0.005
BUN3873	Custodiado	13.5 $\pm$ 1.1	416.8 $\pm$ 2.7	2.13 $\pm$ 0.5	36.17 $\pm$ 2.5	0.031 $\pm$ 0.009	15.09 $\pm$ 0.9	540.32 $\pm$ 5.1	0.96 $\pm$ 0.4	15.23 $\pm$ 0.9	0.051 $\pm$ 0.009
BUN4092	Custodiado	15.4 $\pm$ 1.1	414.3 $\pm$ 4.9	1.73 $\pm$ 0.5	32.92 $\pm$ 1.6	0.041 $\pm$ 0.009	14.89 $\pm$ 1.1	568.1 $\pm$ 1.2	*2.65 $\pm$ 0.6	12.2 $\pm$ 1.1	0.047 $\pm$ 0.004
BUN4095	Custodiado	15.5 $\pm$ 1.2	420.5 $\pm$ 1.8	1.74 $\pm$ 0.2	29.05 $\pm$ 2.4	0.044 $\pm$ 0.009	14.94 $\pm$ 1.3	282.16 $\pm$ 2.3	1.66 $\pm$ 0.4	21.3 $\pm$ 1.1	0.052 $\pm$ 0.006

BUN001	Nativa	*21.4±0.8	416.8 ±1.9	0.19±0.2	24.62±1.9	*0.053±0.007	17.75±1.1	650.67±2.3	1.36±0.6	10.14±0.9	*0.059±0.005
BUN002	Nativa	14.8±0.9	466.6±6.1	2.12±0.5	32.3±0.9	0.036±0.003	16.64±2.1	592.14±2.1	1.45±0.7	18.23±0.5	0.041±0.004
BUN003	Nativa	19.6±0.7	470.6±4.7	1.53±0.9	24.34±1.1	0.042±0.004	17.18±1.1	574.65±2.2	1.48±0.6	9.65±0.6	0.052±0.001
BUN004	Nativa	15.5±1.3	356.4±6.1	1.14±0.2	*12.28±0.9	0.041±0.006	10.84±1.3	*510.32±2.1	0.96±0.1	13.1±0.9	0.053±0.003
BUN006	Nativa	*17.5±1.3	362.6±1.9	0.56±0.5	38.05±0.1	*0.054±0.003	*19.21±2.3	544.79±2.2	0.98±0.8	9.32±0.8	*0.066±0.001
BUN009	Nativa	*19.4±1.2	410.7±2.6	0.32±0.5	27.57±0.9	*0.056±0.001	*19.54±1.1	558.02±2.3	*0.54±0.6	9.14±0.9	*0.067±0.006
BUN010	Nativa	*19.6±1.1	598.6±3.4	1.75±0.6	27.62±0.9	*0.055±0.003	15.62±1.3	554.7±2.3	1.94±0.8	17.25±0.8	*0.064±0.002
BUN011	Nativa	*17.2±0.7	472.2±2.1	1.43±0.6	29.83±0.8	0.021±0.008	15.75±1.1	578.56±2.5	1.67±0.3	11.16±0.9	0.053±0.003
BUN013	Nativa	15.2±0.9	508.8±2.2	1.12±0.2	38.57±1.2	0.036±0.001	16.22±2.5	544.61±1.6	2.48±0.1	10.91±1.1	0.048±0.005
BUN014	Nativa	11.7±1.1	350.6±1.8	0.19±0.5	18.45±0.9	0.031±0.003	17.82±2.2	556.42±1.3	1.28±0.3	10.94±1.2	0.056±0.007
BUN015	Nativa	12.9±0.9	*610.2±1.1	0.88±0.3	24.67±2.1	0.033±0.007	15.86±2.1	582.46±1.5	1.89±0.4	13.25±2.1	0.057±0.009
BUN016	Nativa	*26.1±1.2	608.11±5.4	1.83±0.1	26.11±2.2	0.035±0.004	16.5±1.3	556.63±1.3	1.59±0.3	22.3±1.1	0.036±0.007
BUN020	Nativa	*23.9±1.2	370.1±6.1	*3.21±0.6	24.94±2.1	0.034±0.005	16.92±1.6	562.56±2.6	1.53±0.2	19.14±2.1	0.034±0.005
BUN021	Nativa	*24.1±1.1	438.6±4.7	1.14±0.6	40.57±2.3	0.039±0.007	18.02±2.6	610.23±2.7	2.58±0.3	12.2±1.1	0.041±0.004
BUN022	Nativa	*21.4±1.1	416.6±1.5	0.28±0.5	*43.16±3.5	*0.054±0.005	*19.74±1.8	628.01±2.9	0.76±0.1	9.47±0.8	0.052±0.006
BUN023	Nativa	*19.2±0.9	478.5±2.6	1.73±0.6	20.23±1.1	0.034±0.003	15.73±0.9	644.7±2.5	0.86±0.3	10.08±0.9	0.043±0.004
BUN024	Nativa	*21.6±0.9	472.3±2.6	*0.12±0.5	25.55±2.1	0.051±0.001	*19.75±0.1	670.99±2.3	0.54±0.4	12.74±0.9	0.054±0.003
BUN025	Nativa	*20.6±0.9	440.6±1.1	1.95±0.1	42.41±2.6	0.037±0.007	15.7±1.1	630.01±2.9	1.91±0.3	11.87±0.8	0.048±0.001
BUN026	Nativa	*19.5±1.1	378.2±3.6	1.36±0.3	41.07±2.6	0.034±0.003	15.8±0.8	616.12±2.3	1.9±0.2	13.05±0.9	0.041±0.002
BUN027	Nativa	*20.2±2.1	570.6±3.3	1.38±0.1	34.13±1.3	0.033±0.004	17.79±0.6	678.23±2.4	2.52±0.7	10.85±0.8	0.028±0.006
BUN028	Nativa	17.8±2.2	570.3±3.7	1.57±0.5	35.21±3.1	0.031±0.002	16.03±0.5	538.21±2.3	2.24±0.9	15.23±0.5	0.029±0.004
BUN032	Nativa	*20.9±1.1	600.2±6.7	1.29±0.6	13.17±1.5	0.032±0.005	18.88±1.2	618.99±2.6	0.85±0.8	19.9±0.6	0.031±0.006
BUN033	Nativa	*22.4±0.9	454.1±1.1	1.73±0.6	35.27±3.2	0.036±0.006	17.79±1.2	*716.97±2.7	2.62±0.6	18.6±0.9	0.032±0.005
BUN034	Nativa	*24.1±2.8	440.6±1.2	1.12±0.1	26.04±2.1	0.041±0.005	16.18±1.1	710.6±3.1	0.91±0.4	12.2±0.7	0.03±0.004
BUN035	Nativa	*26.2±2.3	572.8±3.2	2.15±0.4	33.38±2.1	0.036±0.0002	17.74±1.9	698.1±0.9	2.45±0.6	23.6±1.2	0.029±0.001
BUN036	Nativa	*22.7±1.5	478.6±2.5	1.16±0.4	30.26±3.2	0.035±0.005	16.6±0.9	612.74±1.3	1.24±0.4	14.3±0.8	0.029±0.006
BUN037	Nativa	18.5±1.1	514.6±2.6	0.52±0.7	33.58±2.6	*0.058±0.002	*19.27±0.7	686.62±0.7	0.97±0.3	9.51±0.9	0.057±0.003
BUN038	Nativa	*21.3±1.1	438.12±3.3	0.33±0.6	24.01±1.8	*0.055±0.006	*19.56±0.6	420.61±1.3	0.73±0.1	*9.07±0.3	0.052±0.004
BUN039	Nativa	*19.1±0.9	354.7±1.3	1.68±0.3	35.68±1.1	0.032±0.006	*20.02±1.1	550.69±2.3	2.06±0.2	15.21±0.9	0.049±0.006
BUN040	Nativa	18.6±0.7	478.7±1.2	1.53±0.4	32.14±2.3	0.042±0.001	15.73±0.9	678.45±2.6	1.27±0.3	10.89±0.5	0.046±0.004
BUN041	Nativa	*23.14±1.6	440.6±1.2	2.11±0.5	15.91±1.8	0.032±0.005	16.88±0.3	656.83±2.5	0.54±0.4	19.4±0.4	0.051±0.001
BUN046	Nativa	*25.7±2.1	556.5±2.5	0.38±0.8	16.01±0.9	*0.052±0.007	*19.73±0.7	512.26±1.2	0.95±0.9	9.73±0.6	0.053±0.002
BUN047	Nativa	*22.5±1.2	*336.1±3.2	0.21±0.4	29.53±2.2	*0.052±0.002	*21.94±1.1	518.54±2.3	0.57±0.4	10.14±0.7	0.055±0.004
BUN048	Nativa	*22.5±1.2	456.4±2.5	1.93±0.6	40.56±3.2	0.049±0.004	*19.12±1.3	618.74±1.6	1.23±0.6	19.9±0.5	0.054±0.006

### Fluorescencia de la clorofila

La eficiencia cuántica fotosintética máxima del fotosistema II (Fv/Fm) evaluada en las dos localidades y en las accesiones agrupadas según su origen (**Figura 5**), evidenció que no existen diferencias significativas entre localidades ( $Pvalue=0.56$ ), ni entre grupos de accesiones ( $Pvalue=0.53$ ).



**Figura 5.** Rendimiento cuántico máximo potencial del PSII (Fv/Fm) de las accesiones de gulupa *P. edulis f. edulis*, según su origen y zona de cultivo.  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$ ,  $n_{custodiadas}=8$ . a= contrastes de medias de Tukey.

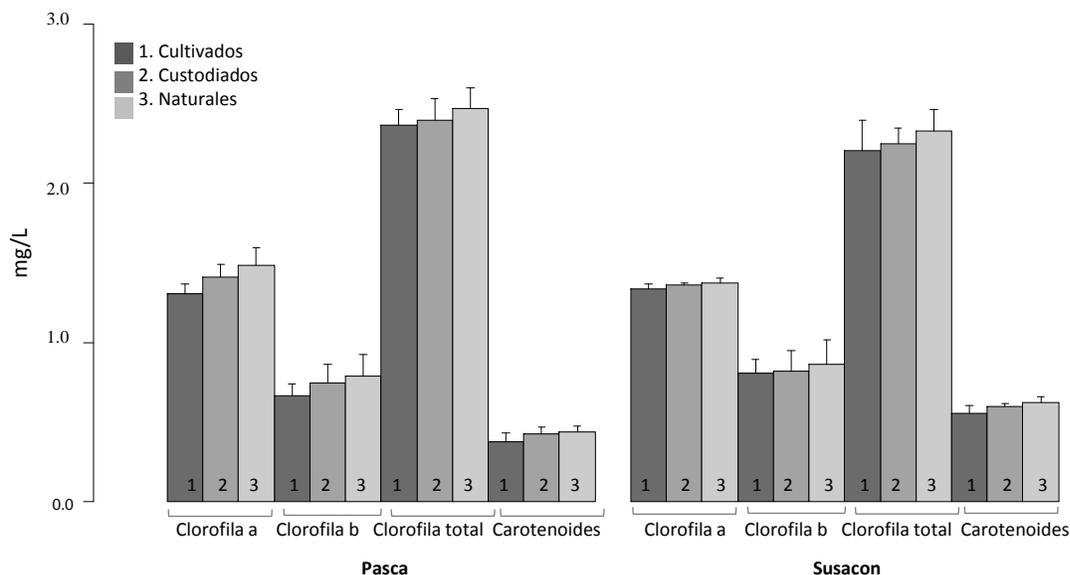
Al evaluar la Fv/Fm se identificó la accesión BUN007 con un valor de Fv/Fm de 0.71 en la localidad de Susacón, las demás accesiones presentaron valores de Fv/Fm cercanos a 0.83 como se reporta en literatura. Los valores promedio de Fv/Fm para Pasca fue de 0.88 y en Susacón 0.87 (**Anexo 3.5**).

### Pigmentos: Clorofilas y Carotenoides

En términos generales las concentraciones de clorofila b y carotenoides fueron mayores en las accesiones de gulupas que crecieron en la localidad de Susacón (**Figura 6**), mientras que las concentraciones de clorofila a y clorofilas totales fueron mayores en las accesiones de gulupas en la localidad de Pasca.

Igualmente se observó que la clorofila a, presentó diferencias significativas entre las accesiones agrupadas según su origen ( $Pvalue<0.0001$ ) y entre las localidades ( $Pvalue=0.02$ ). La clorofila b, mostró diferencias significativas entre grupos de accesiones ( $Pvalue=0.006$ ) pero no entre localidades ( $Pvalue=0.07$ ). Las clorofilas totales y los

carotenoides totales presentaron diferencias significativas entre grupos de accesiones y entre localidades ( $Pvalue=0.001$ ).



**Figura 6.** Contenido de clorofila a, b y carotenoides para las accesiones de gulupa según su origen y la zona de cultivo.  $P\ value < 0.05$ .  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$ ,  $n_{custodiadas}=8$ .

El contenido de clorofila a fue mayor en las accesiones sembradas en Pasca (**Figura 6, Anexo 3.6**), destacándose las accesiones BUN 3873, 006, 009, 021, 023, 024 y 039 por alcanzar valores superiores a 1.6mg/L de extracto. Mientras que en Susacón las accesiones BUN 003, 021, 024, 027, 028 y 039 alcanzaron concentraciones de 1.42 mg/L. Las concentraciones de clorofila a en Pasca estuvieron entre 1.22-1.64 mg/L mientras en Susacón fue de 1.28-1.44 mg/L.

El contenido de clorofila b fue mayor en Susacón con una concentración promedio de 0.84 mg/L, con valores máximos y mínimos de 1.1-0.6 mg/L. Mientras que en Pasca la concentración promedio fue de 0.74 mg/L, con valores máximos y mínimos de 0.98-0.48 mg/L. Las accesiones que presentaron mayores concentraciones fueron BUN 040 en Pasca y BUN009 y 024 en Susacón.

El contenido de clorofilas totales fue mayor en la localidad de Pasca con una concentración promedio de 2.44 mg/L, con valores máximos y mínimos de 2.78-2.24 mg/L. Mientras que en Susacón la concentración promedio fue de 2.3 mg/L, con valores máximos y mínimos de 2.28-1.8 mg/L. Las accesiones BUN010, 038 y 041 en Pasca y BUN 028 en Susacón presentaron las mayores concentraciones de clorofilas totales.

Los carotenoides presentaron una concentración promedio mayor en Susacón con 0.60 mg/L y con valores máximos y mínimos de 0.72-0.5 mg/L. Mientras que en Pasca la concentración promedio fue de 0.42 mg/L con valores máximos y mínimos de 0.52-0.34 mg/L. Se destacan por presentar las mayores concentraciones de carotenoides las accesiones BUN 3869, 026, 032, 035 y 046 en Pasca, y BUN035 y 046 en Susacón.

Se seleccionaron las variables que más influyeron en la variabilidad de las accesiones y se eliminaron las variables que presentaron valores de colinearidad mayores a 4 de acuerdo con lo recomendado por Guisande *et al.*, (2014). De manera que de los 17 parámetros ecofisiológicos evaluados, 10 explican en mayor medida la variabilidad encontrada en las accesiones de gulupa en las dos localidades estudiadas (**Anexo 3.7**). Los resultados de los VIF dieron a conocer que para las plantas de ambas localidades el  $\psi_{12}$ , E y el WUEe fueron explicativas, todas están relacionadas con el estatus hídrico de las zonas. Los parámetros de Amax,  $\phi$  aparente, Fv/Fm y clorofila b fueron explicativos solo para Pasca, mientras que PAR saturante, carotenoides totales y DPV fueron discriminantes para las plantas de Susacón.

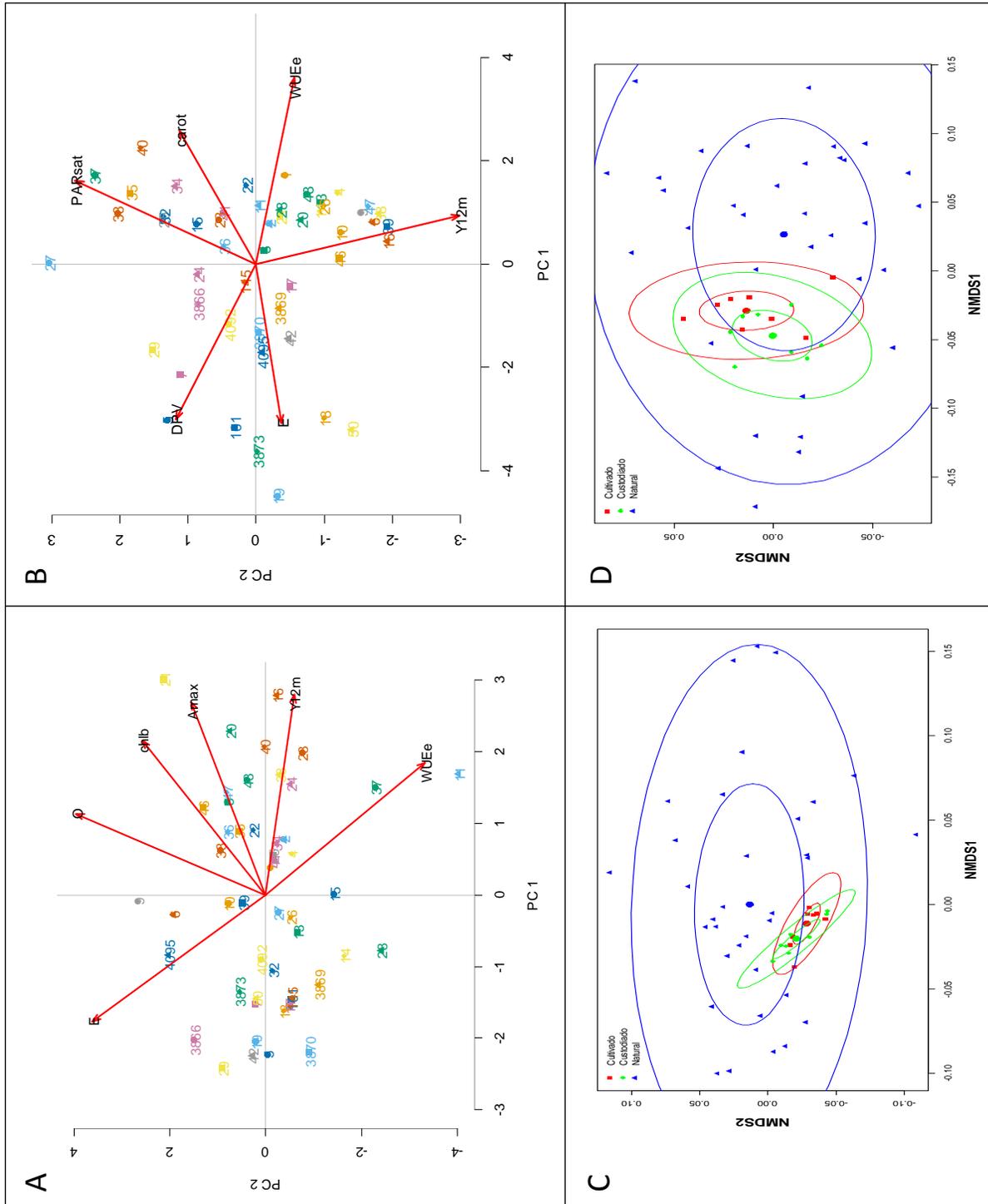
El análisis de componentes principales (**Figura 8**), explicó el 77% y el 86% de la variabilidad para las plantas de las localidades de Pasca y Susacón, respectivamente, identificando qué parámetros varían más en cada localidad y que por lo tanto resultan más informativos en procesos de selección. En los análisis de escalamiento multidimensional se puede apreciar que el desempeño ecofisiológico de las accesiones cultivadas y custodiadas es uniforme y por lo tanto es evidente la agrupación de estos grupos de accesiones, mientras que las accesiones nativas exhiben un desempeño ecofisiológico variado para ambas localidades y por lo tanto se propone que desde el punto de vista ecofisiológico las accesiones nativas ostentan una amplia gama de respuestas que podrían favorecer sus procesos de aclimatación y adaptación, y por lo tanto favorecer su respuesta frente al estrés biótico y abiótico.

Con base en los parámetros ecofisiológicos obtenidos para cada localidad y de acuerdo a su distancia medida a partir del algoritmo de Gower, se establecieron 3 grupos para la localidad de Pasca y 3 grupos para la localidad de Susacón (**Figura 9**).

En cuanto a la conformación de los grupos para cada localidad. En la localidad de Pasca se encuentra que el grupo 1 está conformado por 9 accesiones todas ellas de origen nativa; en el grupo 2, se encuentran 30 accesiones constituidas por accesiones nativas, cultivadas y todas las custodiadas; y en el grupo 3 hay 11 accesiones de las cuales 10 son nativas y una cultivada. Por otra parte, en la localidad de Susacón, el grupo 1 está conformado por 13 accesiones de las cuales 8 son nativas, 4 son custodiadas y 1 es cultivada; el grupo 2 está conformado por 11 accesiones todas de origen nativa y el grupo 3 por 26 accesiones constituidas por accesiones nativas, cultivadas y todas las custodiadas.

En términos generales para las dos localidades las accesiones cultivadas y custodiadas conforman grupos con poca diferenciación entre sí, lo cual es un indicador de su mayor

homogeneidad que las accesiones nativas. Sin embargo, no hay una asociación específica entre los grupos formados y el comportamiento de los parámetros ecofisiológicos. Es probable que el efecto del tamaño de muestra afecte la identificación de esta estructura, debido a que se contó con datos de 34 accesiones nativas y sólo 8 de las accesiones cultivadas y 8 custodiadas.



**Figura 8.** Análisis multivariado de parámetros seleccionados sin estructura de dependencia entre sí. A. Componentes principales expresando la variación acumulada en plantas de Pasca del PC1(45%) y PC2(32%). B. Componentes principales en plantas de Susacón expresando la variación acumulada del PC1 (53%) y PC2 (33%). En números se identifica el código de la accesión C. Escalamiento multidimensional para las plantas de la localidad de Pasca (1800 msnm). D. Escalamiento multidimensional para las plantas de la localidad de Susacón (2500 msnm). verde=accesiones cultivadas, Rojo=custodiadas y azul=nativas.



## Discusión de Resultados

La selección de los ambientes para la evaluación de las accesiones fue adecuada dadas las condiciones diferenciales a las que se aclimataron las plantas. Susacón (2500 msnm), comparado con Pasca (1800 msnm), presenta mayor precipitación y bajas temperaturas, con mayor déficit hídrico el cual podría estar asociado a la dinámica de los vientos, a las características del suelo con alto contenido de arenas y limos, y a los amplios rangos de radiación que podría aumentar la evaporación del agua del suelo. Mientras que Pasca presenta humedad constante a lo largo de año, como consecuencia de su cercanía al Páramo de Sumapaz y a la gran cantidad de fuentes hídricas con los que cuenta la zona y por lo tanto un ambiente atmosférico con menor déficit de presión de vapor. En este estudio se incluyó una zona con buen contenido hídrico (Pasca) y una por el contrario con baja disponibilidad del recurso (Susacón) a fin de identificar el comportamiento particular y grupal (según origen) de las accesiones de *P. edulis f edulis* evaluadas. Se encontró que el potencial hídrico foliar en hora del medio día, que se registra cuando la radiación fotosintéticamente activa es mayor, tuvo registros más negativos para las accesiones sembradas en Susacón, al igual que el potencial hídrico atmosférico y del suelo, lo cual es congruente con las condiciones de humedad y radiación de la zona; sin embargo, es de resaltar que algunas de las accesiones nativas presentaron valores menos negativos (BUN006, 009, 016, 020 y 024 ), lo que indica que experimentan una mejor respuesta fisiológica al déficit de humedad en este ambiente, en comparación con las accesiones cultivadas y custodiadas que presentan valores más negativos tanto en Pasca como en Susacón.

Se observó a través de la medida del potencial hídrico en prealba que las plantas no presentan ninguna característica de estrés y que además recuperan su estatus hídrico durante la noche y los valores son menos negativos, asociado a la disminución de la temperatura y de la transpiración durante la noche (Sellin 1999); sin embargo, se evidencia que hay condiciones más limitantes frente al recurso hídrico en la localidad de Susacón ya que alcanza valores más negativos en prealba que en la localidad de Pasca. De igual forma, la correspondencia entre los potenciales hídricos en prealba y medio día, permiten identificar que las accesiones nativas exhiben mejor respuesta a estas condiciones en comparación con los demás grupos cultivado y custodiado.

Al comparar estos resultados con la tasa transpiratoria y la conductancia estomática se observó que no se presentaron variaciones significativas entre las localidades. El grado de apertura de los estomas frente a la disponibilidad de agua no se vio afectado como se esperaba para la localidad de Susacón, ya que la respuesta no fue proporcional a las condiciones de déficit hídrico que se presentan en la zona, bajo las cuales se esperaba un incremento en la evaporación y el consecuente cierre estomático para conservar el agua en los tejidos.

De acuerdo a Mediavilla y Escudero (2004), Foyer *et al* (2009) y Silva (2018), el mantenimiento de los estomas abiertos depende de la hidratación de la hoja, del umbral de

potencial hídrico al cual cierran los estomas las plantas y es una característica que varía entre las especies, pero también entre los genotipos de una misma especie de acuerdo a lo que encontramos en esta evaluación. En este sentido, se logra identificar que las variaciones más significativas en estos parámetros se presentaron entre las accesiones nativas con respecto a los otros dos grupos. Según (Christmann *et al.*, 2007), el proceso de cierre de estomas responde a una señal que viene de las raíces y por lo tanto depende del contenido de agua del suelo, pero también se ve afectada por el déficit de presión de vapor atmosférico. Para ambas localidades las accesiones nativas presentaron mejor respuesta hídrica exhibiendo potenciales hídricos menos negativos, tasa transpiratoria y grado de apertura estomática menor. Valores similares han sido observados en *P. edulis* f *edulis* bajo otras condiciones agroecológicas y de gradiente altitudinal para plantas de gulupa de cultivo comercial, con tasas de transpiración entre 0.5 a 3.2 mmol/m<sup>2</sup>s (Pérez y Melgarejo, 2012; Pérez y Melgarejo 2015) y *P. edulis* f *flavicarpa* (maracuyá) con tasas de 0.2 a 2.8 mmol/m<sup>2</sup>s (Romero, 2013), donde además se establece como un parámetro con alta sensibilidad, ideal en modelamiento agroecológico.

Por otra parte, la tasa fotosintética presentó un promedio mayor en la localidad de Pasca que en Susacón, lo cual es congruente con las respuestas de transpiración y apertura estomática, ya que el incremento en la apertura de los estomas permite el intercambio de gases entre ellos el CO<sub>2</sub>, que es la materia prima dentro del proceso fotosintético, de manera que entre mayor sea la apertura estomática, se incrementaría también la tasa fotosintética y transpiratoria. Sin embargo, al comparar la respuesta entre las accesiones, valores menores de conductancia y transpiración presentan valores más altos de tasa fotosintética, esto es mucho más evidente en las accesiones nativas, las cuales presentan los menores valores de transpiración y conductancia estomática, pero las mayores tasas fotosintéticas en comparación con los otros dos grupos de accesiones cultivado y custodiado. Los datos obtenidos fueron coherentes con el comportamiento de una planta tipo C3 (Taiz y Zeiger 2006), así como con otras pasifloras como *P. ligularis* (Fernández *et al.*, 2014), con híbridos de *P. edulis* (Silva, 2018) y con gulupa de cultivos comerciales (Melgarejo y Pérez 2015).

El cierre o apertura de los estomas es una estrategia de las plantas que les permite la regulación del flujo de agua y de CO<sub>2</sub>, de manera que si permanecen cerrados perderá menos agua, pero también ingresará menos CO<sub>2</sub> reduciendo la tasa fotosintética. La apertura de estomas a menor déficit de presión de vapor es un mecanismo que la planta utiliza para evitar la pérdida de agua debido a un menor gradiente de presión de vapor entre el estoma y el aire atmosférico; así mismo, al estar los estomas abiertos, éstos permiten la entrada de CO<sub>2</sub>. Este mecanismo mejora la eficiencia en el uso del agua, debido a que la planta pierde poca agua sin afectar la entrada de CO<sub>2</sub> (Gil, 2006a; Medrano *et al.*, 2007; Tominaga *et al.*, 2018). Las concentraciones de CO<sub>2</sub> pueden promover más la fotosíntesis, y el aumento de las temperaturas pueden acelerar el proceso de madurez, aunque afecte la biología de la reproducción (Ocampo *et al.*, 2012).

En esta investigación se encontró que las accesiones de gulupa presentan un eficiente desempeño hídrico sin afectar la tasa fotosintética neta, su adaptación a ambientes secos

como el de Susacón se hace evidente, lo cual convierte a este cultivo como promisorio para ser incluido en programas de rotación de cultivos en zonas con déficit hídrico. Jones (1992), Medrano *et al* (2007), señalaron que los estomas de muchas especies se cierran en respuesta a la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja. La magnitud de esta respuesta depende de las especies (Gaudio *et al.*, 2012), las condiciones de crecimiento y, en particular, el estado hídrico. La respuesta es menor a altas temperaturas o en plantas estresadas. Por otro lado, Schulze (1986), Medrano *et al* (2007) y Tominaga *et al.* (2018) es sus investigaciones, indicaron que el estoma responde directamente a la humedad del aire y al funcionamiento radical y del mesófilo, debido a condiciones internas, y que la respuesta del estoma a la humedad es una propiedad de la epidermis y está relacionada con su estado estable de turgencia, turgencia epidérmica que resulta de un balance hídrico entre la cantidad de agua recibida por el mesófilo y la cantidad de agua perdida por la epidermis (Souza, *et al.*, 2018).

Pérez y Melgarejo (2012), reportaron para el cultivo de gulupa, *P. edulis f edulis*, en el municipio de Granada-Cundinamarca que durante el periodo de fructificación, la tasa transpiratoria y fotosintética promedio fue de  $2\text{mmolH}_2\text{O}/\text{m}^2.\text{s}$  y  $6\ \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2.\text{s}$ , respectivamente, durante el periodo de mayor radiación del día (9:00-13:00 h). Valores similares de tasa de transpiración se observaron para las plantas de gulupa en Pasca y Susacón con valores promedio de  $1.95$  y  $2.06\ \text{mmolH}_2\text{O}/\text{m}^2.\text{s}$ , respectivamente. Mientras que las tasas fotosintéticas promedio observadas en el presente estudio fueron superiores con valores de  $10\ \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2.\text{s}$  en las plantas de Pasca y  $8.8\ \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2.\text{s}$  en las de Susacón. Implicando que las plantas son capaces de presentar un incremento en la tasa fotosintética, incluso con un incremento en el cierre estomático bajo condiciones de menor humedad ambiental y del suelo. De acuerdo a Fischer *et al.*, (2009), la provisión de un ambiente que ofrezca un mínimo de estrés es una condición que genera un mejor comportamiento en las plantas. De acuerdo a los resultados, se observa que el  $\text{CO}_2$  se difunde a favor del gradiente de concentración, por lo tanto, si los estomas están parcialmente cerrados impidiendo su entrada, y las tasas fotosintéticas son buenas, implica que la gulupa podría generar mecanismos adaptativos para mantener las concentraciones de  $\text{CO}_2$  interno sin que se difunda y con alta disponibilidad para mantener los procesos fotosintéticos.

Por otra parte, al evaluar el uso eficiente del agua extrínseco e intrínseco (WUEe y WUEi), se observa una mejor regulación hídrica en las plantas de la localidad de Pasca con valores promedio de WUEe ( $5.3\ \mu\text{molCO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ ) y WUEi ( $11.5\ \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2.\text{s}$ ); mientras que para las plantas de la localidad de Susacón, los valores promedio de WUEe fueron de  $4.3\ \mu\text{molCO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$  y de WUEi de  $11.3\ \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2.\text{s}$ . Entre mayor es la apertura estomática, y la tasa de transpiración se reduce el uso eficiente del agua intrínseco y extrínseco (Medrano *et al*, 2007), debido a que se incrementa la pérdida de agua a través de los estomas. La eficiencia extrínseca e intrínseca del uso del agua fue significativamente mayor en las accesiones nativas derivado de su comportamiento fotosintético, transpiratorio y de conductancia estomática, seguido de las accesiones custodiadas y cultivadas. 1

Al comparar los parámetros de estatus hídrico entre las accesiones evaluadas, se identificó que las accesiones BUN 006 y 024 presentaron un potencial hídrico foliar menos negativo tanto bajo condiciones de Pasca como de Susacón, de manera diferencial la accesión BUN016 presentó un potencial menos negativo en Susacón y la accesión BUN020 solo en Pasca. En el uso eficiente del agua tanto WUE<sub>e</sub> como WUE<sub>i</sub> se destacan las accesiones BUN 001,011,037,038 y 046 en Pasca y las accesiones BUN 006, 009, 010, 011, 013, 022,023, 026, 046 y 047 en Susacón.

Las curvas de saturación lumínica evidencian que el punto de compensación lumínico de las plantas de Pasca son aproximadamente el doble que el de las plantas crecidas bajo condiciones de Susacón. Lo que se relaciona con mayor A<sub>max</sub> pero con un rendimiento cuántico aparente menor; es decir, las plantas reciben una mayor cantidad de *quants* de energía en Pasca pero esto no se balancea con una adecuada relación de los productos fotoquímicos formados en las reacciones de “luz”. Valores de saturación lumínica obtenidos por Pérez y Melgarejo (2012) en plantas en estado de fructificación, en el municipio de Granada, reportan un A<sub>max</sub> de 10 μmolCO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>.s, mientras que en Pasca fue de 18 μmolCO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>.s y en Susacón de 17 μmolCO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>.s, la PAR<sub>sat</sub> de las plantas de cultivos comerciales en Granada fue de 236,9 μmol foton/m<sup>2</sup>.s mientras que el valor promedio obtenido en Pasca fueron de 450 μmol foton/m<sup>2</sup>.s y en Susacón de 588 μmol foton/m<sup>2</sup>.s. La R<sub>d</sub> reportada en las plantas de Granada fue de 1.83 μmolCO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>.s, mientras en el presente estudio se obtuvieron menores valores, siendo para Pasca de 1.38 μmolCO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>.s y para Susacón de 1.62 μmolCO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>.s. Estos valores en conjunto indican que las plantas de Susacón responden eficientemente a mayor radiación saturante, que se correlaciona con mayor rendimiento cuántico aparente el cual está muy probablemente relacionado con el desempeño de los fotosistemas.

Los valores de eficiencia máxima fotoquímica del PSII F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> se reporta en plantas sanas, sin ningún tipo de estrés, en valores de 0.83 (Maxwell y Johnson 2000; Brooks y Nigoyi 2011) por debajo del cual indica que las plantas están en estrés. Los resultados obtenidos indican que dicha eficiencia del fotosistema II no se ve alterada en ninguna de las plantas de las localidades de estudio, tampoco se encontraron diferencias estadísticas que permitan establecer que haya alguna diferencia entre los grupos de accesiones nativas, custodiadas o cultivadas.

Las plantas, en algunos casos, como estrategia liberan en forma de calor exceso de energía, proceso en el cual están involucrados los pigmentos como lo carotenoides (Maxwell, y Johnson, 2000; Novo et al.,2013), esto explicaría por qué el contenido de carotenoides fue mayor en todas las accesiones sembradas en la localidad de Susacón, donde la PAR fue mayor, siendo una posible estrategia protectora de los fotosistemas. En este sentido, también se explicaría la mayor concentración de clorofila b para todas las accesiones en esta localidad, ya que este pigmento complementa el espectro de absorción de la clorofila a por diferencia en presencia de grupo funcional, ampliando el rango de longitudes de ondas de la luz absorbida, máxime cuando la concentración de clorofilas a fue menor en todas las accesiones cultivadas en esta localidad. De manera que las radiaciones diferenciales entre Pasca y Susacón repercuten en la respuesta adaptativa de las plantas y por ende en la concentración de pigmentos. Márquez (1976), Novo (2013), proponen que desde siempre

las plantas se adaptan a las condiciones ambientales como sucede en los procesos de domesticación y evolucionan en la interacción genotipo-ambiente.

Las accesiones, por otra parte, exhibieron diferencias significativas entre sí en ambas localidades en cuanto a la concentración de pigmentos. La mayor concentración de pigmentos se observó en las accesiones nativas con respecto a los otros dos grupos custodiadas y cultivadas, esto se relaciona directamente con los valores significativamente más altos de tasa fotosintética neta y de Amax. Lo que hace suponer que entre las accesiones nativas hay genotipos que pueden adaptarse más fácilmente a determinadas condiciones ambientales y por lo tanto presentar rendimientos ecofisiológicos mejores.

Por otra parte, para la selección de las variables que más influyen en la variabilidad de las accesiones y poder explicar su variabilidad en la respuesta ecofisiológica mediante los factores de inflación de la varianza VIF, se encontró que 10 parámetros ecofisiológicos (Anexo 3.7) explican en mayor medida la variabilidad encontrada en las accesiones. Estos resultados evidencian que dadas las condiciones ambientales en cada localidad las plantas generaron mecanismos de aclimatación y se identificaron procesos adaptativos, como la respuesta a una determinada condición lumínica y a un estatus hídrico, que les permitieron a las plantas responder a las condiciones del medio. Se evidenció que las accesiones custodiadas y cultivadas presentaron comportamientos ecofisiológicos más similares, que las accesiones nativas.

Al analizar los resultados de los parámetros asociados al estatus hídrico se identifican las accesiones que presentan una óptima respuesta en ambas localidades como son las accesiones BUN001, 006, 009, 011, 020, 024, 041, 046, 047; mientras que diferencialmente las accesiones BUN 017,028, 034,035,037 y 038 presentaron un buen comportamiento en Pasca, y las accesiones BUN010, 013, 022, 023 y 026 en Susacón. Por otro lado, en parámetros como tasa fotosintética, Amax y  $\phi$  aparente, se destacaron algunas accesiones para las dos localidades como son BUN001,006, 009, 010, 017, 022, 024, 037, 038, 046 y 047; mientras que de manera particular las accesiones BUN 011, 027, 032 y 036 presentaron una mayor eficiencia fotosintética en Pasca. Cabe resaltar que los valores de Amax de las accesiones nativas en Pasca son significativamente mayores ( $P < 0.0001$ ) que los de los otros grupos de accesiones; mientras que las accesiones BUN 039,042 y 048 presentaron un óptimo rendimiento fotosintético en Susacón.

Los análisis de clúster realizados para cada localidad separan las accesiones estudiadas en tres grupos, siendo común para ambas localidades que las accesiones cultivadas y custodiadas presenten mayor similitud entre sí que las accesiones nativas, de manera que la suma de los parámetros ecofisiológicos es útil en los procesos de segregación de accesiones para el uso en programas de mejoramiento y evidencia la amplitud en la respuesta ecofisiológica de las accesiones nativas con respecto a las otras dos.

## Conclusion

En la presente investigación se trabajó en dos importantes aspectos que se deben contemplar actualmente para todos los cultivos como consecuencia del cambio climático. Por un lado la pérdida de accesiones nativas que no han sido introducidas en bancos de germoplasma y que por efectos ambientales pueden estar desapareciendo de sus actuales nichos ecológicos, y por otra, la generación nativa de nuevos ambientes que por efectos del cambio se contemplan ahora como nuevas zonas adecuadas para la implementación de los cultivos como en el caso de gulupa. Se han realizado estudios para evaluar la variabilidad en algunos parámetros ecofisiológicos como fotosíntesis neta, transpiración y atributos nutricionales, en numerosas especie incluyendo las passifloras; sin embargo, no se han tenido en cuenta estos atributos en los programas de mejoramiento. En el presente estudio, reconocemos la importancia de estos parámetros y con base en variaciones ambientales suministradas por ambientes contrastantes logramos determinar qué accesiones presentan mejores desempeños de acuerdo a las condiciones de cada localidad.

De los parámetros ecofisiológicos evaluados resultan mas informativos para ser empleados en procesos de selección el  $\psi_{12}$ , E, WUEe, Amax,  $\phi$ , y Chlb y punto de saturación por luz PARsat, gracias a estos se logró identificar que las accesiones BUN 001, 006, 009,010, 011,017, 022, 024, 037, 038, 046 y 047 manifiestan un buen estatus hídrico así como mejores rendimientos fotosintéticos para ambas localidades.

**AGRADECIMIENTOS:** A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Ecofisiología, nutrición mineral y manejo integrado de plagas y enfermedades en aguacate, curuba, gulupa y tomate de árbol orientados hacia su manejo agronómico, como materia prima para el desarrollo de productos de interés comercial” liderado por LM Melgarejo de la “Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales-RIFRUTBIO”, CONTRATO RC No. 0459-2013.

**BIBLIOGRAFÍA**

- ANGEL, C.; NATES, G.; OSPINA, R.; MELO, C.; AMAYA, M. (2011). Biología floral y reproductiva de la gulupa *Passiflora edulis* Sims f. *edulis*. *Caldasia* 33(2):433-451.
- BROOKS MD., NIYOGI KK. 2011. Use of a pulse-amplitude modulated chlorophyll fluorometer to study the efficiency of photosynthesis in arabidopsis plants. R. Paul Jarvis (ed), Chloroplasts research in arabidopsis: methods and protocols, vol II, Methods in molecular biology. Vol 775:299-310
- CHRISTMANN A.; WEILER, E.; STEUDLE, E.; GRILL, E. (2007). A hydraulic signal in root to shoot signaling of water shortage. *The plant Journal*. 52:167-174.
- CRUZ, M.; HOYOS, L.; MELGAREJO, L.M. (2012). Respuesta fisiológica de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims) frente al ataque por *Fusarium* spp. Capítulo 5. En: Melgarejo, L.M. ed. 2012. Ecofisiología del cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims). Produmedios. Universidad Nacional de Colombia. Colombia. 144p.
- DA FONSECA, K. (2017). Validação de descritores, caracterização e diversidade genética de cultivares de espécies comerciais e silvestres de maracujazeiro. Tese de doutorado em Agronomia. Universidade de Brasília Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária.
- DAVIS, C.E.; HYDE, J.E.; BANGDIWALA, S.I.; NELSON, J.J. (1986). Un ejemplo de las dependencias entre las variables en una regresión logística condicional. Modern Statistical Methods in Chronic Disease Epidemiology, Eds SH Moolgavkar y RL Prentice, págs: 140-147. Nueva York: Wiley.
- DONGYU, L.; DEAN P. F.; LYLE, H. U. (2011). VIF-Regression: un algoritmo de regresión rápida para datos grandes. *Revista de la Asociación Americana de Estadística*, 106(493): 232-247.
- FISCHER, G.; CASIERRA, P.F.; PIEDRAHITA, W. (2009). Ecofisiología de las especies pasifloráceas cultivadas en Colombia. Libro de resúmenes Cultivo, Poscosecha y comercialización de las Pasifloráceas en Colombia: Maracuyá, Granadilla, Gulupa y Curuba. Ed. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- FOYER, CH.; BLOOM, A.J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G. (2009). Photorespiratory metabolism: genes mutants, energetics, and redox signaling. *Annual Review of Plant Biology* 60:455-484.
- GALINDO J.; PACHECO, J.; GÓMEZ S. (2010). Gulupa (*Passiflora edulis* Sims.) Producción y Manejo Poscosecha. Corredor Tecnológico Agroindustrial, CCB, SENA, Universidad Nacional de Colombia, Agrosavia, MEGA. Editorial Produmedios.
- GALINDO, P.; GOMEZ, J.R.; SANCHEZ, S. (2010). Gulupa *Passiflora edulis* Sims, Producción y manejo poscosecha. Corredor Tecnológico Agroindustrial. Cámara de Comercio de Bogotá.

- GAUDIO, M.; DA LUZ C.; DOS SANTOS, M.; PIMENTEL, M.; MOURA, D.; FALQUETO, A. 2012. Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll a fluorescence transient. *Scientia Horticulturae* 142:49–56
- GIL, J.A.; RODRÍGUEZ, R.; JASSO, D.; ZERMEÑO, A. (2006). Stomatal Resistance, Transpiration and Water Potential in *Aloe vera* M. under Different Environmental Conditions. *Terra Latinoamericana* 24: 355-365.
- GISANDE, *et al.*, (2014) R Wizard. [www.ipez](http://www.ipez.org) R wizard.
- GIVNISH, T.J.; MONTGOMERY, R.A.; GOLDSTEIN, G. (2004). Adaptative radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole plant compensations points. *American Journal of Botany*. 91:228-246.
- HEYWOOD, D.H.; DULLOO, M.E. (2005). *In Situ* Conservation of Wild Plant Species: a critical Global Review of Best Practices. *IpgrI Technical Bulletin* 11. IpgrI, Rome, Italy. 174 p.
- ICA. Instituto Colombiano Agropecuario (2011). Manejo de problemas fitosanitarios del cultivo de gulupa (*Passiflora edulis* Sims.) en condiciones de Ola invernal. Produmedios. Bogotá, D.C. Colombia. 31p.
- ICN. Instituto de Ciencias Nativas. (2006). Reporte clasificación taxonómica gulupa (*Passiflora edulis* Sims.). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- JIMÉNEZ, Y.; CARRANZA, C.; RODRÍGUEZ, M. (2009). Manejo Integrado del cultivo de la Gulupa (*Passiflora edulis* Sims), libro de resúmenes Cultivo de Poscosecha y comercialización de las Pasifloráceas en Colombia: Maracuyá, Granadilla, Gulupa y Curuba. Ed. Unibiblos. Universidad Nacional de Colombia. Págs: 159-189.
- JIMÉNEZ, Y.; CARRANZA, C.; RODRÍGUEZ, M. (2012). Gulupa (*Passiflora edulis* Sims.). Fischer, G. eds. 2012. Manual para el cultivo de frutales en el trópico. Produmedios, Bogotá.
- JONES, H. (1992). Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental. *Plant Physiology*. Second edition. Cambridge. University Press. New York, NY, USA.
- LAMBERS, H.; CHAPIN F.S.; PONS T.L. (1998). *Plant physiological Ecology* Springer Verlag, New York 540p.
- LICHTENTHALER, H.K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. Academic press, Inc. 148:350-382.
- LOBO, M.; MEDINA, C. (2009). Recursos genéticos de pasifloras en Colombia. En: Cultivo poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- LÜDDERS, P. (2003). Granadilla (*Passiflora edulis* Sims.) a multiple useful tropical fruit. *Erwerbs-Obstbau* 45:186-191.

- MÁRQUEZ, S.F. (1976). El problema de la interacción genético ambiental en genotecnia vegetal. Ed Patena A.C. Universidad Autónoma, Chapingo, México. 113p.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. (2000). Chlorophyll fluorescence. A practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51(345): 659-668.
- MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* 187:281-294.
- MEDRANO, H.; BOTA, J.; CIFRE, J.; FLEXAS, J.; RIBAS, M.; GULÍAS, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas*. (43): 63-84
- MIRANDA, D.; CARRANZA, C. (2010). Caracterización de los sistemas de producción de pasifloráceas en zonas productoras de Colombia. Memorias Primer Congreso Latinoamericano de Pasifloras. CEPASS- ASOHOFRUCOL. págs:27-59.
- NOVO, G.; TAVARES, J.; MELO, I.; BACARIN, M.; MOURA, D. (2013) Photosynthetic characteristics and quality of five passion fruit varieties under field conditions. *Acta Physiol Plant* . 35:941–948
- NUNES, O.; DE OLIVEIRA, E.J.; SOARES, T.L.; GELAPE, F. (2015). Aplicação de descritores morfoagronômicos utilizados em ensaios de DHE de cultivares de maracujazeiro-azedo, *Passiflora edulis* Sims. Manual Prático. EMBRAPA, Brasília D.F. 33p.
- OCAMPO, J.; MARIN, C.; POSADA, P.; LOPEZ, N.; SOLANO, R. (2012). Establecimiento y zonas productoras del cultivo de la gulupa. En: Ocampo, J. y Wyckhuys, K. 2012. Tecnología para el cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis* Sims) en Colombia. 1era edición. Centro de Bio-sistemas de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, República de Colombia. Bogotá. 68p.
- ORTIZ, D.C.; Bohórquez, A.; Duque, M.C.; Tohme, J.; Cuéllar, D.; Vásquez, T.M. (2012). Evaluating purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims f. *edulis*) genetic variability in individuals from commercial plantations in Colombia. *Genetic Resource and Crop Evolution* 59: 1089–1099.
- PÉREZ, L.V.; MELGAREJO L.M. (2015). Photosynthetic performance and leaf water potential of gulupa (*passiflora edulis* sims, Passifloraceae) in the reproductive phase in three locations in the Colombian Andes. *Acta Biológica Colombiana* 20(1):183-194.
- PEREZ, L.V.; MELGAREJO, L.M. (2012). Caracterización ecofisiológica de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims) bajo tres condiciones ambientales en el departamento de Cundinamarca. Capítulo 1. En: Melgarejo, L.M. ed. 2012. Ecofisiología del cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims). Produmedios. Universidad Nacional de Colombia. Colombia. 144p.
- PONI, S.; BERNIZZONIA, F.; CIVARDI, S.; GATTI, M.; PORRO, D.; CAMIN, F. (2009). Performance and water use efficiency ( simple leaf Vs whole capopu) of well watered and

- half stressed Split root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy). *Agricultural, ecosystems and environment*. 129: 97-106.
- REIGOSA, M. ; PEDROL, N.; SANCHEZ, A. (2003). La ecofisiología vegetal: Una ciencia de síntesis. Thompson España. Págs:17-30.
- RENDON J.S.; OCAMPO, J.; URREA R. (2013). Estudio sobre polinización y biología floral en *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims, como base para el premejoramiento genético. *Acta Agronómica*. 62(3):232-241.
- ROMERO J.; TORRENTE, A.; OBREGÓN, N.; TORRES, A. (2013). Acople de un modelo de conductancia estomática, fotosíntesis y transpiración para el cultivo de maracuyá (*Passiflora edulis* Sims). *Acta Agronómica*. 62 (1):42-51.
- SELLIN, A. (1999). Does pre-dawn water potencial reflect conditions of equilibrium in plants and soil water status?. *Acta Ecológica*. 20:51-59.
- SOLARTE, M.E.; PÉREZ, L.V.; MELGAREJO, L.M. (2010). Ecofisiología Vegetal, en: Melgarejo 2010. Experimentos en Fisiología vegetal. Universidad Nacional de Colombia.
- TOMINAGA, J.; SHIMADA, H.; KAWAMITSU, Y. (2018). Direct measurement of intercellular CO<sub>2</sub> concentration in a gas-exchange system resolves overestimation using the standard method. *Journal of Experimental Botany*, 69:( 8 ):1981–1991.
- FOYER, CH.; BLOOM, A.J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G. (2009). Photorespiratory metabolism: genes mutants, energetics, and redox signaling. *Annual Review of Plan Biology* (60),455-484
- SILVA, K. (2018). Desempenho de híbridos BRS de maracujazeiros em diferentes altitudes: caracterização agrônômica, ecofisiologia e alelopatia. Universidade Federal Do Espírito Santo. Centro De Ciências Agrárias e Engenharias Programa De Pós-Graduação Em Produção Vegetal. Tesis doctoral em Produção Vegetal, na área de concentração de Biotecnologia e Ecofisiologia do Desenvolvimento de Plantas.
- SOUZA, P.; SILVA, K.; SOARES, T.; NUNES, O.; COELHO, M.; GIRARDI, E. (2018) Biometric, physiological and anatomical responses of *Passiflora* spp. to controlled water deficit. *Scientia Horticulturae* 229: 77–90.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. (2006) *Plant physiology*. Universitat Jaume. Col·lecció Ciències experimentals Num 10. Third edition. 1339p.

## Capítulo 4

### Diversidad genética de *Passiflora edulis* f. *edulis* a partir de SNPs derivados de GBS y su correlación con caracteres fenotípicos

#### Abstract

The genetic diversity of the species *Passiflora edulis* f. *edulis* (gulupa) has been reduced as a consequence of the selection processes of the commercially cultivated accessions, the loss of diversity reduces the capacity for adaptive response to biotic and abiotic stresses, and it is therefore useful to expand this diversity within breeding programs for the species. For this reason, the present investigation aimed to determine for first time the genetic diversity of the species through the joint evaluation of morphoagronomic, ecophysiological and molecular parameters (SNPs obtained by GBS), using for the study native accessions, genebank accessions and cultivated accessions. The results show the reduced diversity for the accessions of gulupa, however, it is highlighted that within the native accessions there is a higher percentage of heterozygosity, content of polymorphic information and genetic diversity, in comparison with the cultivated and genebank accessions. 966 SNPs were identified as informative for diversity studies and 8 of them presented a high correlation with some of the morphoagronomic and ecophysiological descriptors. As a result of population structure studies, three clusters are identified that can be considered as heterotic groups due to the high frequency of homozygosity for most of the intracluster loci, but variable among different clusters for the same loci.

**Key words:** Morphoagronomic descriptors, ecophysiological descriptors, genetic diversity, Ward-MLM, population structure

#### Resumen

La diversidad genética de la especie *Passiflora edulis* f. *edulis* (gulupa) se ha reducido como consecuencia de los procesos de selección de las accesiones cultivadas comercialmente, ésta pérdida de la diversidad reduce la capacidad de respuesta adaptativa frente al estrés biótico y abiótico, y por lo tanto resulta útil ampliar dicha diversidad dentro de los programas de mejoramiento para la especie. Por esta razón, la presente investigación determinó por primera vez la diversidad genética de la especie a través de la evaluación conjunta de parámetros morfoagronómicos, ecofisiológicos y moleculares (SNPs obtenidos por GBS), empleando para el estudio accesiones nativas, custodiadas y cultivadas. Los resultados evidencian la reducida diversidad para las accesiones de gulupa; sin embargo, se resalta que dentro de las accesiones nativas existe un mayor porcentaje de

heterocigosidad, contenido de información polimórfico y diversidad genética, en comparación con las accesiones cultivadas y custodiadas. Se identifican 966 SNPs como informativos para estudios de diversidad y 8 de ellos presentan alta correlación con algunos de los descriptores morfoagronómicos y ecofisiológicos. Como resultado de los estudios de estructura poblacional se identifican tres grupos (clúster) que pueden ser considerados como grupos heteróticos debido a la alta frecuencia de homocigosidad para la mayoría de los loci intraclúster, pero variable entre diferentes clúster para el mismo loci.

**Palabras clave:** Descriptores morfoagronómicos, descriptores ecofisiológicos, diversidad genética, Ward-MLM, estructura poblacional

## Introducción

*Pasiflora edulis* es originaria de la amazonia brasilera, de donde se dispersó por gran parte de Suramérica, constituyéndose Colombia como uno de los principales centros de diversificación (Cerqueira *et al.*, 2014). Por otro lado, se conoce que el cultivo de gulupa (*P. edulis* f. *edulis*) en Colombia cuenta con menos de 20 años de producción, originándose con material vegetal procedente de pocos viveros, y por tanto con una estrecha base genética (Ortiz, *et al.*, 2012).

Estudios de diversidad genética de gulupa derivados de ITS (*Internal Transcribed Spacer*) (Mäder *et al.*, 2010) de secuencias ortólogas de DNA (Laiou *et al.*, 2013; Almeida, 2011) de patrones de herencia organelar (Hansen *et al.*, 2007), de RAPDs (*Random Amplified Polymorphic DNA*) y de AFLPs (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) (Ocampo *et al.*, 2004; Junqueira *et al.* 2005; Cerqueira *et al.* 2010; 2012), de microsatélites (SSR) (Ocampo, 2007, Ortiz *et al.*, 2012, Tangarife *et al.*, 2009) y de RAM (*Random Amplified Microsatellite*) (Trujillo *et al.*, 2010), han determinado que la variabilidad en la especie en cultivos y bancos de germoplasma es baja lo cual frente a enfermedades, plagas y estreses abióticos la hace susceptible a desaparecer; además al ser la variabilidad genética baja se tienen pocas oportunidades de desarrollar un programa de mejoramiento con éxito si no se parte de una amplia base genética. Uno de los principales intereses en tener una amplia diversidad genética en una especie es la posibilidad de indagar materiales (plantas, poblaciones, accesiones) que presenten comportamiento idóneo frente a factores endógenos (rendimiento, calidad) y exógenos (plagas, enfermedades) (Goncalves *et al.*, 2014), así como respuestas de desempeño óptimo frente a condiciones ambientales (interacción Genotipo x Ambiente).

Actualmente para la evaluación de la diversidad se emplean las tecnologías de secuenciación de última generación, las cuales brindan una valiosa información de alta especificidad y calidad. El método de genotipificación basado en secuenciación (GBS), desarrollado por Elshire *et al.* 2011, consiste en la generación de bibliotecas generadas por la reducción de la complejidad del genoma con enzimas de restricción, que sensibles a la metilación evitan las regiones repetitivas y de baja copia, concentrándose en regiones codificantes. Las secuencias de DNA obtenidas comprenden regiones homólogas que están cercanas a los sitios de restricción y pueden ser comparadas y analizadas con diferentes

software bioinformáticos para identificar los polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) y la diversidad genética inter o intraespecífica.

Teniendo en cuenta lo anterior en este trabajo se reevaluó la diversidad de accesiones de poblaciones cultivadas, custodiadas en bancos de germoplasma y poblaciones nativas que no pertenecieran a cultivos, mediante la evaluación generada de los SNPs obtenidos a partir de tecnologías de última generación como GBS, y posteriormente se correlacionó esta información con descriptores fenotípicos (morfoagronómicos y ecofisiológicos) a fin de organizar grupos heteróticos con los cuales se pueda iniciar a futuro un programa de mejoramiento.

## **Materiales y Métodos**

### **Obtención de las accesiones de *Passiflora edulis f. edulis***

En la región andina colombiana (Departamentos de: Antioquia, Boyacá, Caldas, Cauca, Cundinamarca, Huila, Nariño, Putumayo, Quindío, Risaralda, Santander, Norte de Santander, y Tolima) se colectaron semillas de 56 accesiones de gulupa escapadas de domesticación (Chaparro, 2016) que se denominaron en este documento “nativas” las cuales fueron colectadas en bordes de carretera y huertos; 22 accesiones “cultivadas” comercialmente y 14 accesiones procedentes del banco de germoplasma de Agrosavia-La Selva, las cuales se denominaron “custodiadas”.

### **Extracción de DNA y secuenciación mediante GBS**

Las semillas de las respectivas 92 accesiones fueron tratadas con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 20% por 15 minutos, lavadas posteriormente con agua, y colocadas a germinar. Se colocó por bolsa negra de 1 Kg con suelo esterilizado, una semilla para un total de 12 semillas de cada accesión, bajo condiciones de invernadero (18°C, HR70%, fotoperiodo 12h/12h) y con condiciones óptimas de fertilización y humedad. Posteriormente se colectaron hojas de cada plántula, de 6 meses de edad, de manera individualizada y se conservaron en congelador a -80°C. Posteriormente se realizó extracción de DNA por cada plántula de acuerdo con el protocolo propuesto por Vega y Chacón (2011), para un total de 1104 extracciones (92 accesiones x 12 plántulas).

Se evaluó la calidad del DNA en gel de agarosa al 1%, por emisión de fluorescencia, e igualmente en NanoDrop® ND-1000. Se usó gradiente del fago lambda a tres diferentes concentraciones λ25ng, λ50ng y λ100ng y también se evaluó la calidad digestión con la enzima HindIII y valorar si se digería adecuadamente. Con las mejores extracciones, seleccionadas de acuerdo a la calidad, se realizó una mezcla de extractos de DNA para cada accesión nominado “DNA-mezcla” con una concentración de ADN genómico de 100ng, y se completó la capacidad de una placa de secuenciación, con tres controles positivo (DNA modelo del laboratorio) y negativo (Reactivos sin DNA).

Las DNA-mezcla (92, cada una correspondiente a la respectiva accesión) fueron enviadas al laboratorio “The Elshire Group Limited” (Nueva Zelanda) para ser secuenciadas por la

metodología de Genotyping by Sequencing (GBS), de acuerdo a la metodología propuesta por Elshire et al (2011) con modificaciones; se usaron 1,44 ng de adaptadores totales. Los ADN genómicos se restringieron con la enzima PstI la cual es sensible a la metilación e identifica una secuencia para corte con sitio de restricción 5' CTGCA/G 3', la biblioteca se amplificó con 18 ciclos de PCR. Se empleó el sistema sanger/illumina1.9 generando lecturas paired end de 150 bp. Durante el proceso de construcción de las librerías de GBS se empleó los bar codes combinatorios, lo que significa que las lecturas forward y reverse tienen bar codes; es decir, es la combinación de los dos bar codes la que proporciona la información necesaria para asignar una secuencia a un pozo individual en la placa de muestra.

### Demultiplexación y llamado de SNPs

La especie cuenta con estudios de transcriptómica *de novo* para la identificación de genes relacionados con la tolerancia al frío (Liu *et al.*, 2017), pero no existe un genoma de referencia para la especie *passiflora edulis* f. *edulis* ni tampoco para sus congéneres de la familia passifloraceae, por tanto, se hizo un alineamiento de secuencias de una forma de novo. Para esto, se evaluaron secuencias genotípicas de las accesiones buscando sitios que fueran polimórficos e informativos empleando el programa STACKS <http://creskolab.uoregon.edu/stacks/> Este software es una herramienta computacional diseñada para trabajar sin secuencia de referencia, pero con cualquier enzima de restricción, y con datos basados en GBS. STACKS es computacionalmente robusto, eficiente y flexible y puede ensamblar lecturas cortas de novo. El software puede manejar datos de miles de muestras e incorpora una base de datos MySQL y una interfaz web para una visualización, gestión y modificación eficiente de los datos.

Las lecturas o reads fueron demultiplexados y limpiados mediante la herramienta de stacks "process\_radtags", posteriormente los datos de cada accesión fueron agrupados y se identificaron los sitios nucleotídicos polimórficos (ustacks o pstacks mediante alineamiento o desalineamiento, respectivamente). Los loci que fueron de alta calidad cuyas secuencias no tenían discrepancias fueron agrupados y se construyeron los catálogos (cstacks). Los loci polimórficos dentro de estas secuencias de primera calidad para cada accesión fueron unidos entre los catálogos para determinar el estado alélico de cada locus en cada accesión (sstacks)(Catchen et al., 2013)

Usando el parámetro **t** se cortaron las secuencias catalogadas a una longitud de 80 pb. En otras palabras, se ajusta o corta la longitud final de lectura al valor 80(for *process\_radtags*) (Paris *et al* (2017). Se midió la cantidad de SNPs validados con **t**=90 y **t**=100 pero estos resultaron menos SNPs significativos.

La calidad de las lecturas fue chequeada con FastQC, para ello se estimó el número de sitios de corte GC y se visualizaron los datos cruzando las poblaciones de muestras usando el módulo "stacks populations" de muestras. Posteriormente, se establecieron los siguientes parámetros de acuerdo a lo propuesto por Catchen et al (2013), para agregar datos de otras secuencias sin completa homología con los fragmentos de los catálogos.

**m**= 3. Mínima cobertura de stacks 'stack depth'

**m** = 2. Número de errores permitidos entre stacks dentro de las accesiones (for *ustacks*).

**n** = 1. Número de errores permitido entre stacks entre accesiones (for *cstacks*).

Adicionalmente, se realizó un mayor filtrado utilizando los parámetros que tienen que ver con la frecuencia de SNPs, como:

**-p** = 10. Número mínimo de poblaciones en las que debe estar presente un locus para ser procesado (for *population*).

**-r** = 0.8. Porcentaje mínimo de individuos en una población requerida para procesar un locus para esa población (for *population*).

**--min\_maf** = 0.05. Especifica la menor frecuencia mínima de alelos requeridos para procesar un sitio de nucleótidos en un locus (for *population*).

De esta manera se determinó el número total de SNPs, los cuales fueron ordenados en un archivo .VCF para su análisis en STRUCTURE Versión 2.3.4 (Pritchard, et al., 2012). En adición, el número de transversiones y transiciones fue determinado.

### **Análisis de datos**

Se evaluó la Heterocigosidad Observada, el Contenido de Información Polimórfica (PIC), según Botstein *et al.* (1980), los coeficientes de similaridad de Dice y la Diversidad Genética según Weir (1996), con el programa PowerMarker (Liu y Mouse. 2005).

Para establecer el porcentaje de variación generado entre las accesiones de acuerdo a su origen (cultivado, custodiado y nativa), intra grupos de accesiones agrupados por origen y entre las accesiones se realizó un AMOVA, en la plataforma R.

La estructura genética de las accesiones de gulupa fue establecida mediante el programa STRUCTURE Versión 2.3.4 (Pritchard, *et al.*, 2012), programa empleado en genética de poblaciones para determinar el equilibrio de Hardy-Weinberg y con base en esto dividir las accesiones (genotipos) en diferentes clúster (Pritchard *et al.* 2000.; Falush *et al.* 2003; Londoño, 2011). Este mismo programa permite confirmar el número de poblaciones K, basado en un análisis bayesiano.

Se realizó un análisis de la estructura poblacional mediante Neighbor-Joining Tree, que agrupa los genotipos (accesiones) de acuerdo con el mayor número de SNPs que comparten entre sí, permitiendo determinar la distancia genética en sustituciones por nucleótido, esto se llevó a cabo a través del software Dar-Win. Finalmente se realizó un análisis de escalamiento multidimensional para ver la distribución de las accesiones.

### **Muestreo de datos fenotípicos**

Los descriptores morfoagronómicos y ecofisiológicos fueron evaluados en dos cultivos de gulupa conformados por 8 accesiones cultivadas comercialmente, 8 accesiones custodiadas en banco de germoplasma -Agrosavia y 34 accesiones nativas que fueron colectadas en los andes colombianos (**Anexo 4.1**). Los cultivos se localizaron en Pasca, finca “Carolina” ubicada en las coordenadas 4°18,671’N; 74° 20,116’W a 1800 msnm en la vía Fusagasugá-Pasca-Cundinamarca, con temperatura promedio de 18°C, máxima 24°C y mínima de 10°C, Humedad relativa 85% y la finca “Cartago” situada a 6°14,102’ N; 72°41,563’ W a 2500 msnm en la vía Susacón-Soata-Boyacá, con temperatura promedio de 14°C, máxima 20°C y mínima de 6°C, Humedad relativa 75%. Sembrados bajo

condiciones comerciales en espaldera sencilla con 6 plantas (réplicas biológicas) de cada accesión en cada localidad (50 accesiones en total y 300 plantas en cada localidad).

En total se evaluaron 29 descriptores morfoagronómicos cualitativos de tipo binario (**Anexo 4.2**) y 73 cuantitativos (**Anexo 4.3**), y en la etapa fenológica de fructificación para cada accesión (6 réplicas biológicas) y 17 descriptores ecofisiológicos que son: Potencial hídrico de las hojas al medio día ( $\psi_{12:00h}$ ) y en prealba ( $\psi_{4:00h}$ ), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (gs), uso eficiente del agua extrínseco (WUEe), uso eficiente del agua intrínseco (WUEi), tasa fotosintética neta (A), Fotosíntesis máxima (Amax), punto de saturación por luz (PARsat), respiración en oscuridad (Rd), punto de compensación por luz (Pcl), rendimiento cuántico máximo aparente ( $\phi$ ), eficiencia cuántica máxima del PSII (Fv/Fm) y contenido de pigmentos. Los parámetros ecofisiológicos fueron medidos de acuerdo a la metodología descrita en el capítulo 3 del presente documento.

Para la correlación de la información fenotípica (Descriptores morfoagronómicos y parámetros ecofisiológicos) (Crochemore *et al.*, 2003) y genotípica (SNPs), los resultados fueron analizados simultáneamente usando la metodología Ward-MLM descrita por Franco, (1998) y Paiva *et al.*, (2014), a fin de organizar las accesiones en clúster de mayor similitud, o grupos heteróticos con base en una matriz de distancias determinadas a partir del algoritmo de Gower (1971), para lo cual se empleó el programa SAS versión 9.4 (SAS Institute, 2000). Se construyó y se definió el número de grupos con los criterios de pseudo F y pseudo  $t^2$  (SAS Institute, 2000). Se llevó a cabo una correlación canónica para correlacionar las variables fenotípicas y genotípicas a fin de encontrar variables entre las cuales la correlación sea máxima, es decir canónicas y ver el comportamiento de estas en relación con los grupos heteróticos generados.

## Resultados

La calidad del DNA resultó adecuada para los procesos de genotipificación por GBS, de acuerdo a las evaluaciones de calidad realizadas (**Anexo 4**). En total se amplificaron 456'505.522 secuencias tanto forward como reverse. Con longitudes de secuencia que fluctuaron entre 129 a 150 para forward y entre 35 y 150 para reverse (**Anexo 4.5**). Indicando esto que las secuencias forward presentaron mejores valores de calidad para cada una de las bases con estimaciones de calidad entre el 31 y el 40 %, valores adecuados para procesos de genotipificación por GBS; mientras que en sentido reverse la calidad fluctuó entre 12 y 40% en las primeras posiciones de los reads (5-9) y superior al 22% para las demás posiciones pero con una amplia desviación estándar. Por otro lado, no se encontraron variaciones significativas entre el contenido de GC entre la secuenciación forward y reverse, presentando porcentajes de 47 y 46% respectivamente (**Anexo 4.5**).

Se evaluaron en total 92 accesiones de gulupa dando como resultado 29758 SNPs que posteriormente fueron filtrados con STACKS determinándose 3820 SNPs informativos, con una frecuencia de 67.23% de transiciones (A/G; C/T) y un 32.77% de transversiones

(A/C; A/T; C/G y T/G) (**Tabla 1**). Se eliminaron las accesiones GBS41, 57, 71 y 91 debido a la cantidad de datos faltantes en las secuencias.

SNP type	Number of SNPs	Frequency (%)
<b>Transition</b>		
A/G	1210	31.68
C/T	1358	35.55
Total	2568	67.23
<b>Transversion</b>		
A/C	294	7.7
A/T	368	9.63
C/G	278	7.28
T/G	312	8.17
Total	1252	32.77

**Tabla 1.** Número de SNPs y frecuencia de transiciones y transversiones presentes en gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis*).

Los 3820 SNPs se filtraron identificándose 966 SNPs como los más informativos para las accesiones evaluadas. Para estos SNPs se observó una heterocigosidad promedio de 0.26, un contenido de información polimórfica promedio de 0,42 y una diversidad genética promedio de 0,47. Solo 140 SNPs presentan una heterocigosidad superior a 0,5(50%), 347 SNPs un PIC superior a 0.5 y 437 SNPs una diversidad genética superior a 0.5 (**Anexo 4**).

Al evaluar la heterocigosidad, el contenido de información polimórfica (PIC) y la diversidad genética por los grupos de accesiones (**Tabla 2**) se observa un incremento significativo para los tres valores en las accesiones nativas y por el contrario una menor variabilidad para las accesiones cultivadas y custodiadas.

**Tabla 2.** Valores de heterocigosidad, diversidad genética y contenido de información polimórfica (PIC) para las accesiones de *P. edulis* f *edulis*, agrupadas de acuerdo a su origen. Los superíndices indican las diferencias de los grupos de acuerdo a la prueba de Tukey.

Accesiones x origen	Heterocigosidad	Diversidad genética	PIC
Nativas	0.45±0.53 <sup>a</sup>	0.78±0.54 <sup>a</sup>	0.75±0.12 <sup>a</sup>
Cultivadas	0.18±0.48 <sup>b</sup>	0.41±0.56 <sup>b</sup>	0.38±0.95 <sup>b</sup>
Custodiadas	0.22±0.87 <sup>b</sup>	0.43±0.47 <sup>b</sup>	0.41±0.87 <sup>b</sup>

### Estructura poblacional de *P. edulis* f *edulis* (gulupa) empleando 3200 SNPs

Las accesiones de gulupa fueron subdivididas en grupos usando el programa STRUCTURE. Se evaluó desde K=2 a 4. Los resultados de las tres evaluaciones no resultaron concordantes entre sí; sin embargo, permitió la organización de las accesiones de gulupa en 5 grupos (A-E) (**Figura 1**).

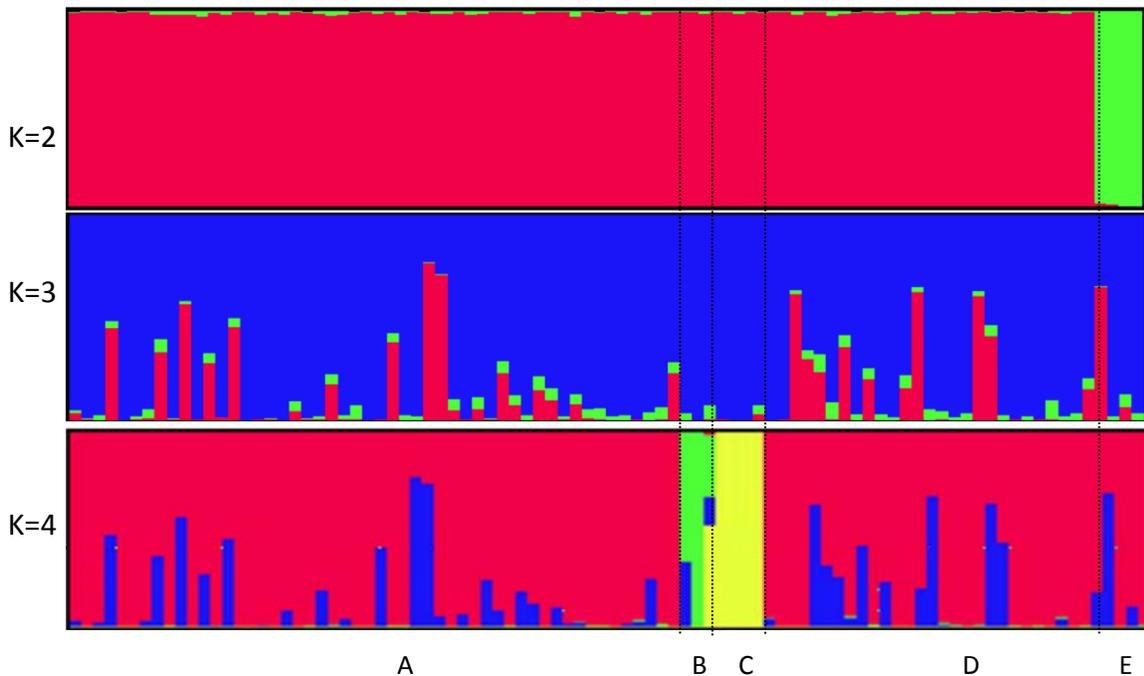
El grupo A está conformado por accesiones de las cuales en su mayoría corresponden a las accesiones nativas.

El grupo B está conformado por 2 accesiones GBS50 y GBS63, ambas accesiones procedentes del departamento del Quindío.

El grupo C está conformado por 5 accesiones, de las cuales 3 son de origen nativa (GBS 60, 62 y 54) y 2 son cultivadas (GBS 65, 66).

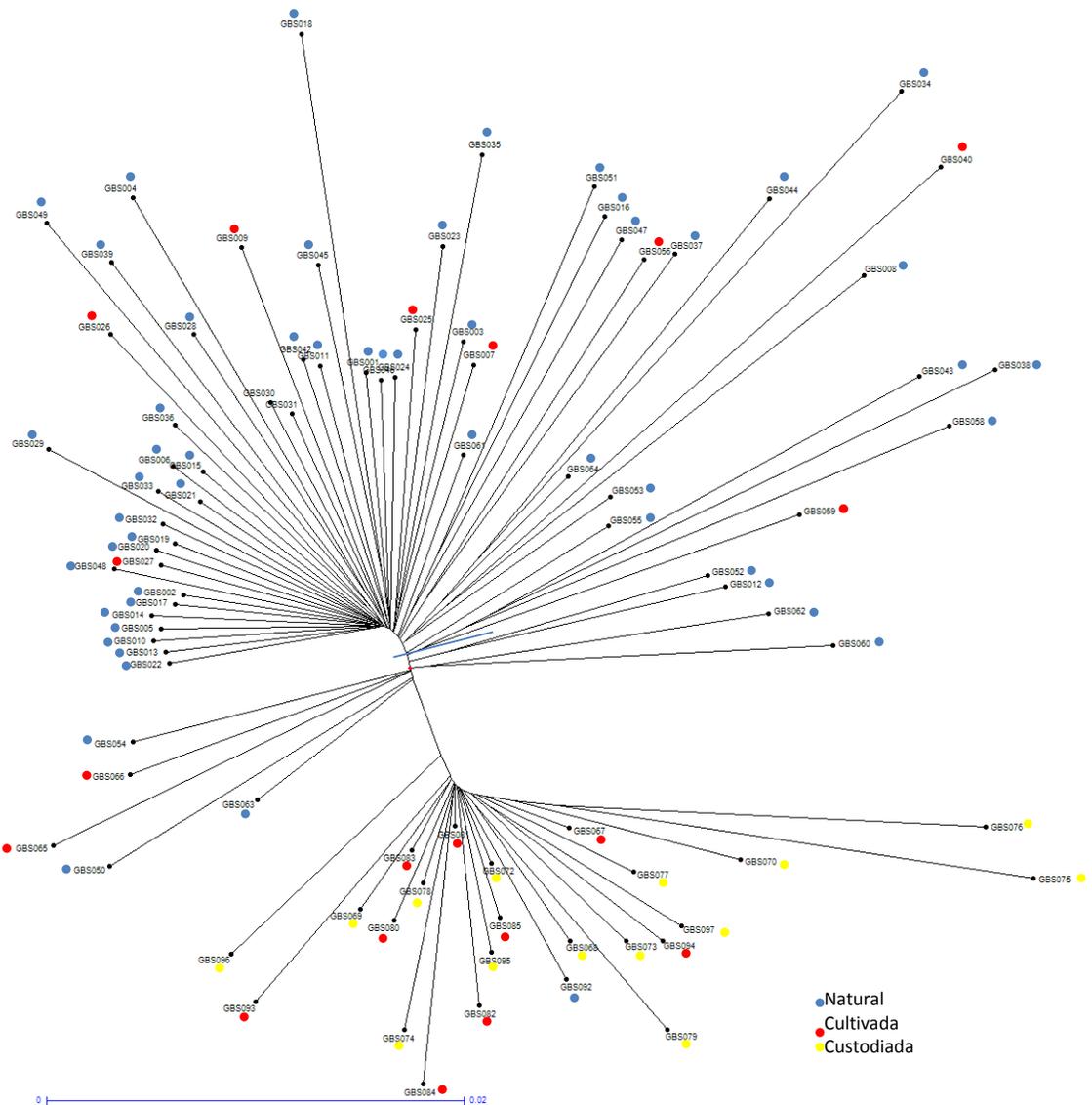
El grupo D está conformado principalmente por las accesiones cultivadas y custodiadas.

El grupo E está conformado por 4 accesiones de las cuales 3 son nativas y una cultivada, procedentes de la cordillera oriental de los departamentos de Santander y Norte de Santander.



**Figura 1. Análisis de la estructura poblacional con  $K = 2$  a  $K = 4$  en 92 accesiones de *P. edulis f. edulis*, gulupa, mostrando la subdivisión en 5 grupos (A-E).**

La estructura poblacional arrojada por STRUCTURE es congruente con el análisis de **Neighbor-Joining de DarWin** (Figura 2) en el cual se aprecia la formación de tres grupos, uno en la parte superior conformado principalmente por las accesiones nativas (86%) y unas pocas cultivadas (14%); un grupo diferenciado en la región inferior conformado por accesiones custodiadas y cultivadas y solo una accesión nativa; y un grupo intermedio conformado por accesiones nativas (GBS 50, 54, 60, 62 y 63) y cultivadas (GBS 65 y 66). De las cuales comparten un mismo nodo las accesiones nativas GBS 59 y 63 coincidiendo con un mismo origen geográfico (Quindío) y las accesiones cultivadas GBS 65 y 66 exhibiendo también un mismo origen geográfico (Caldas).



**Figura 2. Análisis de Neighbor-Joining obtenido a partir del software Darwin.** Se identifican las accesiones de *Passiflora edulis* f. *edulis* nativas con azul, las cultivadas con rojo y las custodiadas con amarillo.

Se evaluó la varianza molecular (AMOVA) entre grupos según su origen, dentro de las accesiones dentro de cada grupo y entre las accesiones (**Tabla 3**) por medio del programa GeneAlec (Peakall y Smouse, 2007). Los resultados indican que las agrupaciones por origen no fueron significativas (menores al 1%); mientras que la variación entre las accesiones dentro de cada grupo es mayor (7%), siendo la mayor variación explicada por las accesiones entre sí, independientes del grupo de origen, (92%). El grado de diferenciación genética entre grupos de accesiones según su origen ( $F_{ST}$ ) fue de 0.001, lo

cual de acuerdo a la escala de valores propuestos por Wright (1978) existe una baja diferenciación genética entre las accesiones organizadas por su origen.

**Tabla 3.** Análisis molecular de varianza (AMOVA), comparando las accesiones de *P. edulis* f *edulis* de acuerdo a su origen (Nativa, Custodiado y Cultivado) para 3820 SNPs.

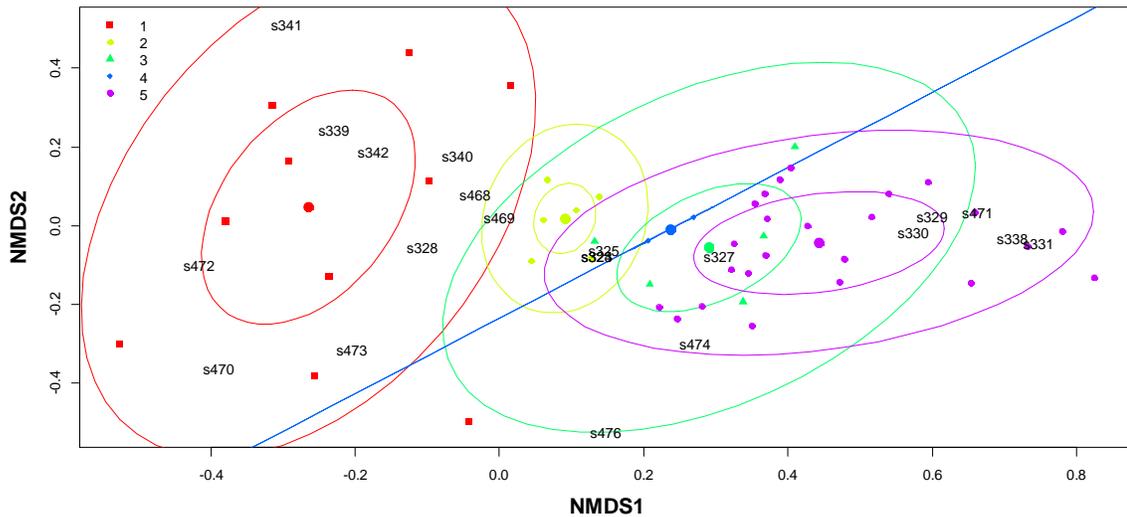
Fuente de variación	gl	Suma de Cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos por origen	2	0.786	0.060	0.93
Entre individuos entre grupos por origen	85	61.11	0.044	6.98
Entre individuos (accesiones)	87	55.00	0.597	92.09
TOTAL	174	116.902	0.701	100%

Igualmente, un análisis de varianza molecular se llevó a cabo con la agrupación de las accesiones de acuerdo con los resultados arrojados por STRUCTURE y por el análisis de Neighbor-Joining (**Tabla 4**), encontrando que las variaciones entre las accesiones agrupadas en los 5 grupos fueron significativos (72.15%), y que la variación entre las accesiones dentro de cada grupo es menor (8%); lo que indica que las accesiones organizadas en estos grupos presentan menos variaciones entre sí, mientras que la variación explicada por las accesiones entre si independientes de los grupos es baja (19.44%). Por otra parte, el grado de diferenciación genética entre grupos de accesiones organizados por STRUCTURE y Neighbor-Joining ( $F_{ST}$ ) fue de 0.1436, lo cual determina un incremento en la diferenciación genética con relación a la organización de las accesiones de acuerdo a su origen, lo cual de acuerdo a la escala de valores propuestos por Wright (1978) se establece que existe una moderada diferenciación genética entre las accesiones.

**Tabla 4.** Análisis molecular de varianza (AMOVA), comparando las accesiones de *P. edulis* f *edulis* de acuerdo a la estructura poblacional según STRUCTURE y Neighbor-Joining para 3820 SNPs.

Fuente de variación	gl	Suma de Cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos	4	386.74	61.23	72.15
Entre individuos dentro de grupos	84	76.18	8.54	8.41
Entre individuos (accesiones)	87	98.45	84.78	19.44
TOTAL	175	561.37	154.55	100%

Para confirmar la estructura de los 5 grupos organizados de acuerdo con los análisis arrojados por STRUCTURE y DarWin (Neighbor-Joining) se realizó un escalamiento multidimensional (**Figura 3**) que utiliza como criterio de ajuste el *stress* (Kruskal), valor que corresponde con el promedio de las desviaciones entre las distancias de Gower. De manera que cuanto más grande es el *stress* baja el ajuste (Guisande *et al.*, 2014). Para los 966 SNPs seleccionados como más informativos se obtuvo un valor de *stress* de 0.158 (ajuste medio); es decir, explica el 16% de la estructura poblacional, de manera que no todos los SNPs resultan completamente informativos para soportar esta estructura poblacional.



**Figura 3.** Escalamiento multidimensional para las cinco grupos propuestos por STRUCTURE y DarWin para las 88 accesiones de *Passiflora edulis* f. *edulis* a partir de 966 SNPs. Grupo 1 en rojo, grupo 2 en amarillo, grupo 3 en verde, grupo 4 en azul y grupo 5 en morado.

El grupo 1 es el que más se diferencia de los demás, lo que significa que al interior del grupo las accesiones presentan SNPs que les son característicos, este grupo está conformado por la mayoría de accesiones nativas y algunas cultivadas. Los grupos 2 y 4 presentan el menor número de accesiones y está representado principalmente por accesiones nativas. Los grupos 3 y 5 están principalmente constituidos por las accesiones custodiadas y cultivadas y como se puede apreciar no están espacialmente diferenciadas estas dos subpoblaciones de manera significativa.

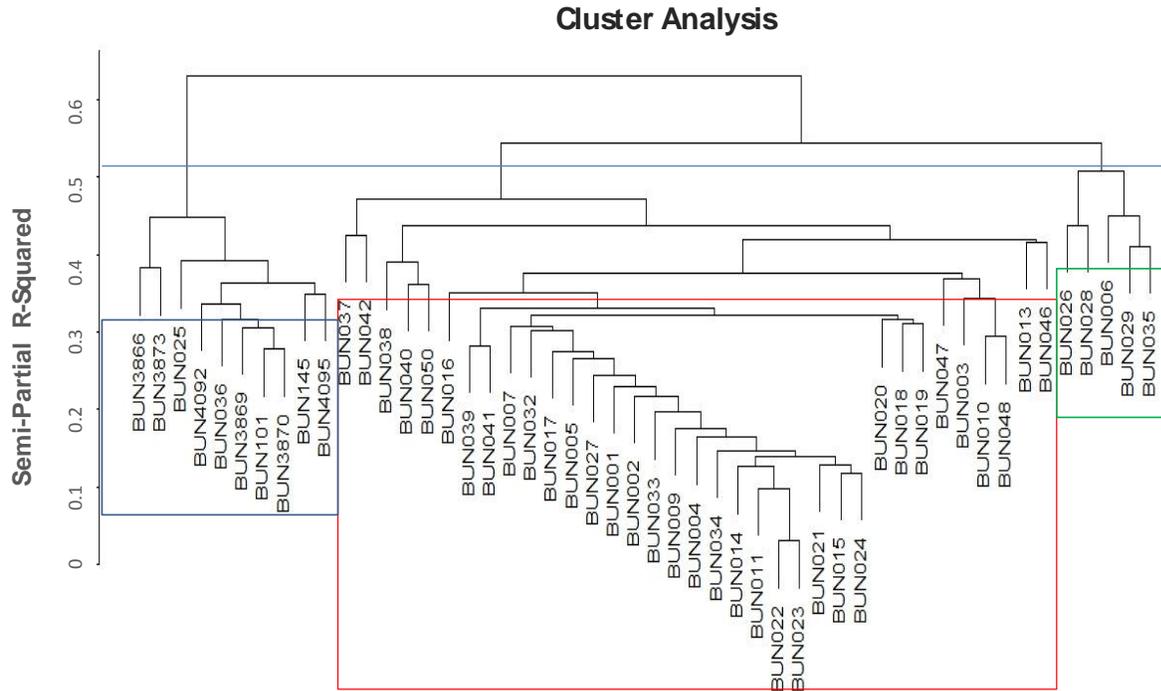
### **Correlación de caracteres fenotípicos y genotípicos en las accesiones de *Passiflora edulis* f. *edulis* (gulupa)**

A través de la metodología *Ward-MLM*, con la matriz de distancias de Gower, y con los criterios de pseudoF y pseudot<sup>2</sup> se discriminaron las accesiones de acuerdo a su respuesta frente a sus caracteres fenotípicos que comprenden tanto los descriptores morfoagronómicos (**Anexos 4.2 y 4.3**) como los ecofisiológicos y los caracteres genotípicos (SNPs) (**Anexo 4.6**), estableciéndose 3 grupos heteróticos o clúster (**Figura 4, Tabla 5, Anexo 4.1**).

El grupo uno está conformado por 10 accesiones, conformadas por todas las de origen custodiado y por 2 accesiones nativas (GBS92 Y GBS96). El grupo 2 está conformado por 35 accesiones de las cuales el 83% son nativas y 17% cultivadas. Y el grupo 3 está conformado por 5 accesiones de las cuales 4 son nativas y 1 cultivada (**Anexo 4.1**). La organización dentro de los grupos no se correlaciona directamente con alguna asociación geográfica en relación con las zonas de colecta.

En relación con las características fenotípicas evaluadas se encontró que las accesiones del grupo 2 presentan mejores rendimientos ecofisiológicos como fotosíntesis neta (A) y

Amax, punto de saturación por luz PARsat, mayor contenido de clorofilas totales, óptima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm), mayor uso del agua extrínseco e intrínseco; mientras que las accesiones de los grupos 1 y 3 presentan mejores desempeños agronómicos con duración de ciclo más corto, mejor volumen del fruto, mayor nivel de grados Brix y número de frutos por planta.



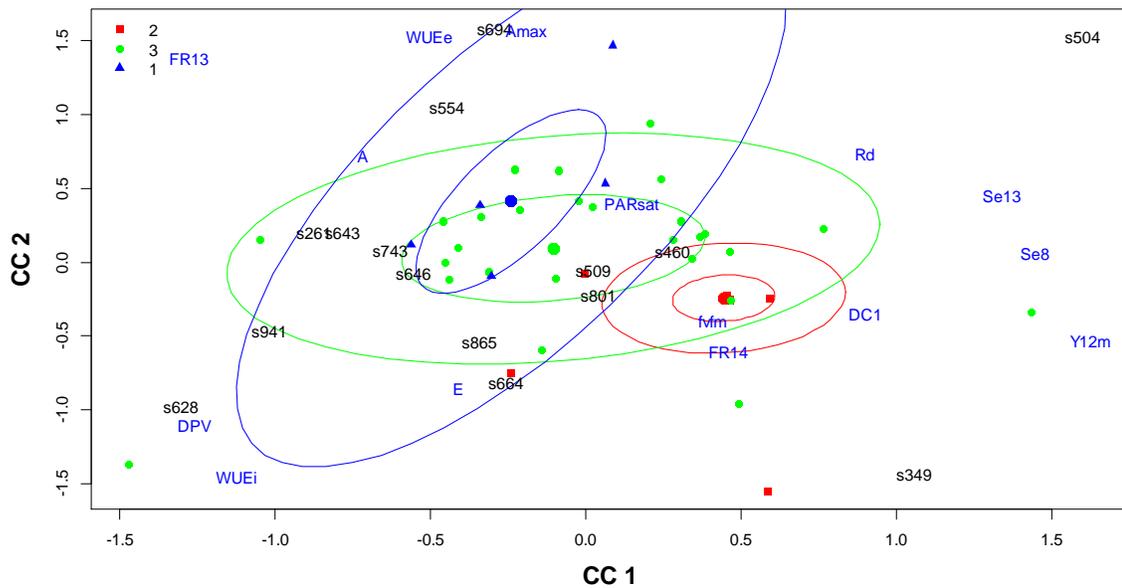
**Figura 4.** Dendrograma de agrupación de las accesiones de *P. edulis* f. *edulis* evaluadas fenotípicamente y genotípicamente. Grupo 1 (azul), grupo 2 (rojo), grupo 3 (verde).

De acuerdo con la metodología Ward-MLM la mayor distancia entre grupos(clúster) (**Tabla 5**) está entre los grupos 1 y 2 (25.36); 1 y 3 (24.69), mientras que los grupos más semejantes son 2 y 3 (12.6). Por otro lado, las distancias intraclúster fueron mayores dentro del clúster 2 (5.3) seguido por el clúster 3(4.2) y 1 (1.9), indicando que entre las accesiones del grupo 2 hay mayor variación que en los otros dos grupos, probablemente asociado a que en este clúster se encuentra un mayor número de accesiones.

**Tabla 5.** Distancia entre los clúster de *P. edulis* f. *edulis* formados por la metodología Ward-MLM. En la diagonal con color azul se presentan las distancias intraclúster. P value 0.006.

Distance Between Clúster			
Clúster	1	2	3
1	1.9	25.36	24.69
2		5.3	12.6
3			4.2

De los 966 SNPs y los 90 descriptores cuantitativos, siendo 73 morfoagronómicos cuantitativos 17 y ecofisiológicos. Se logró establecer una correlación significativa para 15 pares canónicos (**Figura 5**), los cuales explican el 89,45% de la variación; sin embargo, no hay una separación apropiada de la relación entre los 3 grupos heteróticos, indicando que se mantiene una similitud entre los grupos generados. Por otro lado, algunos SNPs (S460, S509, S801, S865, S846, S646, S694, S628) se identificaron con una correlación superior a 0.85 con los parámetros ecofisiológicos punto de saturación por luz PARsat, Fv/Fm, Amax, peso de cien semillas, duración del ciclo, grados Brix y volumen del fruto. Mientras que los demás pares canónicos presentaron correlaciones entre 0.26 y 0.73.



**Figura 5.** Correlación canónica para 15 pares canónicos explicando el 89,45% de la variación, siendo el aporte de CC1 de 53,21% y el CC2 36,24%. Se presentan los grupos heteróticos y la distribución espacial de las accesiones de *P. edulis f edulis*, teniendo en cuenta los SNPs, con mayor correlación con los caracteres fenotípicos (descriptores morfoagronómicos y ecofisiológicos). En azul se representan las accesiones del grupo 1, rojo las accesiones del grupo 2 y verde las accesiones del grupo 3.

De las 29 variables morfológicas cualitativas evaluadas, 6 presentan un comportamiento diferencial con respecto a los grupos heteróticos (**Tabla 6**), encontrando que la expresión de estos descriptores fue más heterogénea en el grupo 2 (G2) y más homogénea en los grupos 1 (G1) y 3 (G3). De igual forma se aprecia que al reevaluar la diversidad genética, la heterocigosidad y el contenido de información polimórfico para los tres grupos (**Tabla 7**) se observa que hay mayor diversidad en el grupo 2 y mayor homogeneidad en los grupos 1 y 3.

**Tabla 6.** Descriptores cualitativos más discriminantes y número de accesiones por grupo de características cualitativas en cada uno de los tres grupos heteróticos (G1, G2 y G3) de las 50 accesiones de *P. edulis* f *edulis* (gulupa) evaluadas.

Descriptor cualitativo		Grupo Heterótico		
		G1 (10)	G2 (35)	G3(5)
Ramificación	Alta	10	30	4
	Baja		5	1
Dureza foliar	Típica	10	23	5
	Coriácea		7	
Color hoja	Verde claro	10	23	3
	Verde Oscuro		7	2
Color pulpa fruto	Amarillo	10	20	5
	Naranja		15	
Forma semilla	Elíptica	10	33	5
	Semielíptica		2	
Color Semilla	Negro	10	31	5
	Café Oscuro		4	

**Tabla 7.** Heterocigosidad, Contenido de información polimórfico (PIC) y diversidad genética para los grupos generados de *P. edulis* f *edulis*, por Ward-MLM.

G	Heterocigosidad	PIC	Diversidad genética
1	0.26	0.33	0.32
2	0.65	0.53	0.64
3	0.32	0.32	0.35

## Análisis de Resultados

La técnica de genotipificación por secuenciación (GBS), es una técnica útil en estudios de diversidad genética (Gürcan *et al.*, 2016), en nuestro caso nos permitió la obtención de 3820 SNPs, por primera vez dentro de la especie *Passiflora edulis* f. *edulis*, identificándose un alto número de SNPs que resultaron informativos en la evaluación de la diversidad genética de la especie en el presente estudio. A través de los SNPs se determinó los valores de homocigosidad en la gulupa, encontrando valores altos, lo cual concuerda con los reportes de variabilidad genética de estudios con marcadores microsatélite (SSR), en los que se reportaron coeficientes de similaridad de Dice de 0,96 y marcadores monomórficos (Padua *et al.* 2005; Ortiz *et al.*, 2012; Paiva *et al.*, 2014), con estimaciones de diversidad en *P. edulis* inferior a otras pasifloras (Cerqueira-Silva *et al.*, 2012; 2014; Oliveira *et al.*, 2006). También se han reportado estimados de baja diversidad a partir de regiones ITS (internal transcribed spacer) (Mäder *et al.*, 2010) así como a partir de RAPDs y AFLPs (Junqueira *et al.*(2005); Cerqueira-Silva *et al.* (2010, 2012); aunque Trujillo *et*

*al.*(2010), a partir de RAMs determinaron una diversidad genética con un polimorfismo del 88.8%.

A pesar que la especie está catalogada con un nivel de tolerancia de autogamia de solo un 20% (Ocampo, 2007), lo cual implica que es principalmente alógama y por ende favorece la heterocigosidad, es probable que la autofecundación haya sido favorecida ya sea por la estrechez de la diversidad genética en los cultivos, por la selección de materiales partiendo de pocos materiales, por la distancia que existe entre las poblaciones nativas, por posible redundancia en las colecciones o incluso por la reducción en las poblaciones de las especies polinizadoras (Medina *et al.*, 2012). A este respecto, Kishore *et al.* (2010), Angel *et al.* (2011) y Rendón *et al.*,(2013), determinaron que las abejas grandes del género *Epicharis* sp. tienen una mayor eficiencia en el proceso de polinización de la gulupa, seguido de *Xylocopa* y *Apis mellifera*; sin embargo, estas poblaciones polinizadoras cambian regionalmente de manera que las polinizadoras en una zona pueden variar con respecto a otra (Holland y Lanza, 2008; Kishore *et al.*, 2010), además independiente de la zona las poblaciones polinizadoras han ido en decremento tanto por procesos nativos de competencia inter e intraespecífica como por fenómenos antrópicos como el uso de agroquímicos. La reducción de la densidad poblacional de las especies polinizadoras ha desencadenado la disminución de la productividad de los cultivos y ha favorecido la autofecundación, por esto en algunos cultivos se ha optado por la polinización artificial (manual) para incrementar el rendimiento de los cultivos Kishore *et al.*, 2010; Nates *et al.*, 2012).

Esta baja variabilidad es concordante con el menor porcentaje de transversiones (33%) en relación con el porcentaje de transiciones (67%), indicando que el genoma es bastante conservado. Sin embargo, al evaluar las accesiones nativas estas presentan por un lado mayor heterocigosidad y por otro lado algunas de las homocigosis en las accesiones nativas varían entre las accesiones para un mismo loci, por ejemplo, para un mismo loci unas accesiones tienen el genotipo AA, mientras que otras son CC. Con base en los AMOVA también se confirma la idea del incremento de variabilidad genética con la introducción de accesiones de origen nativa, aunque no se observó incremento de esta variabilidad en la proporción esperada.

Los análisis de AMOVA, Neighbor-Joining y STRUCTURE evidencian que las diferencias entre los grupos, de acuerdo a su origen, no es tan significativa, como sí las variaciones entre las accesiones independiente de su origen, esto debido a la similaridad que existe especialmente entre las accesiones cultivadas y custodiadas frente a las accesiones nativas. A su vez, hay una alta similaridad entre algunas accesiones cultivadas y nativas lo cual se refleja claramente en el análisis de Neighbor-Joining, sugiriendo que algunas de las poblaciones nativas, cuya categoría de origen se estableció según las condiciones de colecta, pueden corresponder a escapes de cultivos. Sin embargo, es de resaltar que para los diferentes análisis realizados empleando los datos moleculares o su combinación con los fenotípicos las accesiones custodiadas tienden a formar un grupo en combinación con algunas accesiones cultivadas, lo cual corrobora la homogeneidad en las accesiones del banco de germoplasma.

Al comparar los dendogramas sugeridos con base en los datos genotípicos en combinación con los fenotípicos, se puede observar que el número de grupos presenta variaciones; la principal explicación de esto es la cantidad de accesiones que hacen parte de cada uno de ellos ya que las evaluaciones de los caracteres fenotípicos se llevaron a cabo en campo solo con 50 de las accesiones que fueron secuenciadas. A pesar de esto se mantiene un patrón de agrupación concordante entre sí, un grupo en el que se encuentran algunas accesiones cultivadas con la mayoría de las nativas, otro grupo con las accesiones custodiadas y finalmente unas pocas accesiones que presentan comportamientos intermedios entre estos dos grupos mayoritarios.

Con base en la metodología Ward-MLM se organizaron tres grupos heteróticos, la ventaja de esta metodología resulta en la asociación simultánea de características genotípicas y fenotípicas, cualitativas y cuantitativas, a partir de las distancias de similaridad de Gower. Es una de las herramientas estadísticas más robustas para este tipo de análisis (De lima *et al.*, 2014), lo cual de acuerdo a previos reportes de estudios en pasifloras o en otros cultivos (Silva *et al.*, 2010) ha resultado una metodología útil para detectar la divergencia genética y agrupar los genotipos mediante el uso simultáneo de descriptores morfológicos, agronómicos, moleculares y ecofisiológicos, estos últimos asociados a estudios de caracterización de diversidad genética por primera vez. Los resultados de estos análisis, a pesar de la alta similaridad entre las accesiones, organizan las accesiones y evidencian los criterios de diferenciación entre ellas, identifica los SNPs que presentan alta correlación con los descriptores morfoagronómicos y ecofisiológicos (S460, S509, S801, S865, S846, S646, S694, S628) y las características fenotípicas más informativas. Encontrando que las accesiones del grupo 2 presentan mejores rendimientos ecofisiológicos, mientras que las accesiones de los grupos 1 y 3 presentan mejores desempeños agronómicos. Fisher *et al.* (2009) y Flórez *et al.*, (2012), reconocen que los principales parámetros ecofisiológicos que varían dentro del cultivo de gulupa están asociados al estado fenológico de fructificación y por lo tanto al rendimiento de las plantas, razón por la cual en estudios como éste resultan siendo informativas las variables relacionadas con el fruto y la productividad por planta, que finalmente son la respuesta de una cascada de expresiones de las características que favorecen en mayor o menor medida los procesos de fotosíntesis por lo tanto de bioacumulación (Gardner *et al.*, 2003; Foyer *et al.*, 2012; Franco *et al.*, 2014), características morfológicas de tamaño de las diferentes estructuras vegetativas, incremento de un determinado metabolismo, acumulación de sustancias (azúcares, ácidos orgánicos), accesibilidad a los polinizadores, para que como resultado se tengan frutos de buena calidad y cantidad (Souza *et al.*, 2004). Estos factores mencionados y que permitieron la evaluación de la diversidad son de gran interés para el productor. Por lo tanto, los descriptores asociados al fruto dan cuenta de los demás atributos de la planta en cuanto a su comportamiento fisiológico y por lo tanto son útiles en procesos de evaluación fenotípica de las especies.

De igual manera se aprecian variaciones importantes entre los tres grupos con base en las características cualitativas, como por ejemplo mayor variabilidad en la expresión de características cualitativas en el grupo 2, mientras que los grupos 1 y 3 son más homogéneos en su expresión. Se destaca en el grupo 2 la presencia de accesiones con baja

ramificación lo que está relacionado con mejor posibilidad para la interceptación de luz en diferentes partes de la planta, así como la facilidad de la poda, accesiones con hojas coriáceas y coloración más oscura de las hojas que podría estar asociado con la respuesta a la luz y al contenido de pigmentos, color naranja en la pulpa del fruto que puede ser consecuencia de los procesos de hibridación nativa con otras especies de pasifloras (Bruckner y Otoni, 1999; Cerqueira-Silva *et al.*, 2014; Arias *et al.*, 2014; Silva, 2018), esto a su vez asociado con menor grados Brix, forma de la semilla semielíptica y color de las semilla más claro para algunas accesiones. Esta variación en los caracteres fenotípicos y genotípicos de las accesiones del grupo 2 permite establecer que la clasificación de las accesiones en estos tres grupos es idónea. Así mismo esto se corroboró con la evaluación de la heterocigosidad, el contenido de información polimórfica (PIC) y la estimación de la diversidad genética para los tres grupos generados, encontrando un incremento en estas valoraciones en el grupo 2 con respecto a los demás.

Teniendo en cuenta los grupos generados por la metodología Ward-MLM y con base en los datos de homocigosidad y heterocigosidad se pueden plantear cruzamientos que permitan tomarlos realmente como grupos heteróticos sin necesidad de recurrir a autofecundaciones para la obtención de líneas homocigotas, debido a que la característica de homocigosis ya la presentan muchas de las accesiones evaluadas. Adicionalmente la inclusión de accesiones nativas permitiría un incremento en la heterocigosidad, ya que implica un incremento en la variabilidad en la especie, como lo indicaba Oliveira(1980), en el programa de mejoramiento de la gulupa y lo reconfirma Wetzel *et al.* (2011). Estudios similares se han llevado con éxito en *P. edulis* f. *flavicarpa* (Junqueira *et al.*, 2004; 2005) para estudios de mejoramiento en relación con la respuesta a plagas y enfermedades.

**AGRADECIMIENTOS:** A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Ecofisiología, nutrición mineral y manejo integrado de plagas y enfermedades en aguacate, curuba, gulupa y tomate de árbol orientados hacia su manejo agronómico, como materia prima para el desarrollo de productos de interés comercial” liderado por L. M. Melgarejo y del proyecto “Caracterización bromatológica y transcriptómica de frutas de la familia Passifloraceae, Lauraceae y Solanaceae ” Liderado por F. Aristizabal de la Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales-RIFRUTBIO, contrato RC No. 0459-2013. Al apoyo a tesis doctoral de Nohra Cecilia Rodríguez y movilidad a Universidad de Tennessee-USA mediante el proyecto “Caracterización ecofisiológica y morfoagronómica de *Passiflora edulis* sims f. *edulis* (gulupa) evaluada en Pasca (Cundinamarca) y Susacón (Boyacá) y su diversidad genética en los andes colombianos para la conformación de grupos heteróticos”, financiado por la División de Investigación y Extensión de la Universidad Nacional de Colombia dentro de la Convocatoria Nacional de Proyectos para el Fortalecimiento de la Investigación, Creación e Innovación de la Universidad Nacional de Colombia 2016-2018. A los profesores Gustavo Morales (Jardín Botánico José Celestino Mutis- Bogotá) y Fredy Ramos (Universidad Nacional de Colombia), por la colaboración en las determinaciones taxonómicas y apoyo en las salidas de campo. A los agricultores Carolina Castillo, del municipio de Pasca y Rafael Hernández del municipio de Susacón.

## Bibliografía

- ALMEIDA, R. 2011. Avaliação de sistema de remoção de gene marcador de seleção por recombinação sítio específica em *Passiflora* spp. Embriogênese somática e organogênese em *Saccharum officinarum* L. Tesis. UFPA 81p.
- ANGEL, C.; NATES, G.; OSPINA, R.; MELO, C.; AMAYA, M. 2011. Biología floral y reproductiva de la gulupa *Passiflora edulis* Sims f. *edulis*. *Caldasia* 33(2):433-451.
- ARIAS, J.C.; OCAMPO, J.A.; URREA, R. 2014. La polinización nativa en el maracujá (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* degenere) como un servicio reproductivo y ecosistémico. *Agronomía Mesoamericana* 25(1):73-83
- BRUCKNER, C.H.; OTONI, W.C. 1999. Hibridação em maracujá. In: Borém, A. (Ed.), Hibridação artificial de plantas. UFV, Viçosa: 379-399.
- CATCHEN, J.; HOHENLOHE, P.; BASSHAM, S.; AMORES, S.; CRESKO, W. 2013. Stacks: an analysis tool set for population genomics *Molecular Ecology* 22: 3124–3140.
- CERQUEIRA-SILVA, C.; ONILDO, J.; SANTOS, E.; CORREA, R.; SOUZA A. 2014. Genetic breeding and perspectives in molecular and genetics studies. In: *International Journal of molecular sciences*. (15)14122-14152.
- CERQUEIRA-SILVA, C.B.M.; CONCEIÇÃO, L.D.; SANTOS, E.S.; CARDOSO-SILVA, C.B.; PEREIRA, A.S.; OLIVEIRA, A.C.; CORRÊIA, R.X. 2010. Genetic variability in wild genotypes of *Passiflora cincinnata* based on RAPD markers. *Genetic Molecular Research*. 9: 2421–2428.
- CERQUEIRA-SILVA, C.B.M.; SANTOS, E.S.L.; CONCEIÇÃO, L.D.H.C.S.; CARDOSO-SILVA, C.B.; PEREIRA, A.S.; OLIVEIRA, A.C.; CORRÊIA, R.X. 2012. Short communication genetic variation in a wild population of the sleep passion fruit (*Passiflora setacea*) based on molecular markers. *Genetic Molecular Research* . 11: 731–738.
- CERQUEIRA-SILVA, C.B.M.; SANTOS, E.S.L.; SOUZA, A.M.; MORI, G.M.; OLIVEIRA, E.J.; CORRÊIA, R.X.; SOUZA, A.P. 2012. Development and characterization of microsatellite markers for the wild South American *Passiflora cincinnata* (Passifloraceae). *American Journal Botany* 99:170–172.
- CERQUEIRA-SILVA, C.B.M.; SANTOS, E.S.L.; VIEIRA, J.G.P.; MORI, G.M.; JESUS, O.N.; CORREA, R.X.; SOUZA, A.P. 2014. New microsatellite markers for wild and commercial species of *Passiflora* (Passifloraceae) and cross-amplification. *Applied Plant Science* 2: 1–5.

- CERQUEIRA-SILVA, C.B.M.; SANTOS, E.S.L.; VIEIRA, J.G.P.; MORI, G.M.; JESUS, O.N.; CORREA, R.X.; SOUZA, A.P. 2014. New microsatellite markers for wild and commercial species of *Passiflora* (Passifloraceae) and cross-amplification. *Applied Plant Science* 2: 1–5.
- CHAPARRO, A. 2016. Definiciones de Acceso a Recursos Genéticos en la Legislación Colombiana y sus efectos en la investigación científica. *Acta Biológica Colombiana*.21(1)Supl:S305-310, marzo.
- CROCHEMORE, M. L.; MOLINARI, H. B.; STENZEL, M.N. 2003. Agromorphological characterization of passion fruit (*Passiflora* spp.) germplasm. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 25:5-10
- DE LIMA, F. H.; VIANA, A. P.; TAVARES, R.; CLOVIANE, J.; FREITAS, O.; OLIVEIRA J.; LIMA D. 2014. Measurement of genetic diversity in progenies of sour passion fruit by Ward MLM methodology: a strategy for heterotic group formation. *Cienc. Agrotec. Lavras* 38(3)240-246.
- ELSHIRE, R.J.; GLAUBITZ, J.C.; SUN, Q.; HARRIMAN, J.V.; BUCKLER, E.S.; MITCHELL, S.E. 2011. A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0019379>
- FALUSH, D.; STEPHENS, M.; PRITCHARD, J. (2003) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data: Linked Loci and Correlated Allele Frequencies. *Genetics*.164:1567-1587.
- FISCHER, G.; CASIERRA-POSADA, F.; PIEDRAHITA, W. 2009. Ecofisiología de las especies de pasifloráceas cultivadas en Colombia. En: Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloras en Colombia: Maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá. 350p.
- FLÓREZ, L.M.; PEREZ L.V.; MELGAREJO, L.M.; HERNÁNDEZ, S. 2012. Caracterización fisicoquímica, fisiológica y bioquímica del fruto de gulupa (*Passiflora edulis* Sims), como indicadores para el punto óptimo de cosecha. En: MELGAREJO, L.M. 2012. Ecofisiología del cultivo de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims.) Universidad Nacional de Colombia. Produmedios. 144p.
- FOYER, CH.; BLOOM, A.J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G. 2009. Photorespiratory metabolism: genes mutants, energetics, and redox signaling. *Annual Review of Plant Biology* (60),455-484.
- FRANCO, 1998. Classifying genetic resources by categorical and continuous variables. *Crop Science* 38(6)1688-1696.
- FRANCO, G.; CARTAGENA, J.; CORREA, G. 2014. Analysis of purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) growth under ecological conditions of the colombian

- lower montane rain forest. *Rev. U.D.C.A Actualidad y Divulgación Científica* 17(2): 391-400.
- GARDNER, F.P.; PEARCE, R.B.; MITCHELL, R.L. 2003. *Physiology of crop plants*. Blackwellpublishing Company. Iowa, 326p.
- GONCALVES, G.; VIANA, A.; GONZAGA, M.; VALDEVINO, F.; TEIXEIRA, A.; SANTANA, T.; MENEZES, T. 2014. Genetic parameter estimates in yellow passion fruit base don design I. *Brazilian archives of biology and technology*. 52(3)523-530.
- GOWER, J.C . 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*. 27(4 ): 857-871. Dec.
- GUISANDE C. *et al.*,(2014) RWizard Software. <http://www.ipez.es/RWizard>. University of Vigo. Spain
- GÜRCAN, K.; TEBER, S.; ERCISLI, S.; UGURTAN, K. 2017. Genotyping by Sequencing (GBS) in Apricots and Genetic Diversity Assessment with GBS-Derived Single-Nucleotide Polymorphisms (SNPs). *Biochem Genet* 54:854–885.
- HANSEN, A.K.; ESCOBAR, L.K.; GILBERT, L.E.; JANSEN, R.K. 2007. Paternal, maternal, and biparental inheritance of the chloroplast genome in *Passiflora* (Passifloraceae): Implications for phylogenetic studies. *American Journal Botany* 94: 42–46.
- HOLLAND, J. BURKS AND LANZA, J. (2008) Geographic Variation in the Pollination Biology of *Passiflora lutea* (Passifloraceae), *Journal of the Arkansas Academy of Science*: Vol. 62 , Article 7. Available at: <http://scholarworks.uark.edu/jaas/vol62/iss1/7>
- JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F.; FALEIRO, F.G.; PEIXOTO, J.R.; BERNACCI, L.C. 2004. Potencial de especies silvestres de maracujazeiro como fonte de resistência a doenças. In:Faleiro, F.G.; Junqueira, N.T.V.; Braga, M.F. (Eds.). *Maracujá: germoplasma e melhoramento genético*. Planaltina: Embrapa Cerrados, p.80-108.
- JUNQUEIRA, N.T.V.; BRAGA, M.F.; FALEIRO, F.G.; PEIXOTO, J.R.; BERNACCI, L.C. 2005. Potencial de especies silvestres de maracujazeiro como fonte de resistência a de doenças. In *Maracujá: Germoplasma e melhoramento genético*; Faleiro, F.G., Junqueira, N.T.V.,Braga, M.F., Eds.; Embrapa Cerrados, Planaltina, Brazil. pp. 79–108.
- KISHORE, K.;PATHAK, K.A.; SHUKLA, R.; BHARALI, R.. 2010. Studies on floral biology of passion fruit (*Passiflora* spp.). *Pakistan Journal of Botany* 42: 21-29.

- LAIYOU, A.; MANDOLINI, L.A.; PIREDDA, R.; BELLAROSA, R.; SIMEONE, M.C. 2013. DNA barcoding as a complementary tool for conservation and valorisation of forest resources. *ZooKeys*, 365: 197–213.
- LICHTENTHALER, H.K. 1987. *Methods in enzymology*, Colowick, S.P., N.O. Kaplan. Academic Press. San Diego, CA.
- LIU, K.; MUSE, S. (2005) PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis. *Bioinformatics* 21:2128–2129
- LIU, S.; LI, A.; CHEN, C.; CAI, G.; ZHANG, L.; GUO, CH.; XU, M. (2017). De Novo Transcriptome Sequencing in *Passiflora edulis* Sims to Identify Genes and Signaling Pathways Involved in Cold Tolerance. *Forests* 8( 435):1104-1118.
- LONDOÑO, J.M. 2011. Estructura poblacional y diversidad genética de fríjol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en 202 genotipos por medio de SSR fluorescentes. Tesis. Universidad del Quindío. Programa de Biología.
- LÓPEZ, E.; POTOSI, C.; MELGAREJO, L.M.; HOYOS, L. 2012. Manejo agronómico de gulupa (*Passiflora edulis* sims) en el marco de las buenas prácticas agrícolas. En: *Ecofisiología del Cultivo de la Gulupa*. Universidad Nacional de Colombia. Produmedios.
- MÄDER, G.; ZAMBERLAN, P.M.; FAGUNDES, N.J.R.; MAGNUS, T.; SALZANO, F.M.; BONATTO, S.L.; FREITAS, L.B. 2010. The use and limits of ITS data in the analysis of intraspecific variation in *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Genetic Molecular Biology* 33: 99–108.
- MEDINA, J.; OSPINA, R.; NATES, G. 2012. Efectos de la variación altitudinal sobre la polinización en cultivos de gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis*). *Acta Biológica Colombiana* 17(2):379 - 394.
- NATES, G.; AMAYA, M.; OSPINA, R.; ÁNGEL, C.; Y MEDINA, G. 2012. Biología floral, reproductiva, polinización y polinizadores en gulupa (*Passiflora edulis* var. *edulis*). En: Melgarejo, L. M (editor). *Ecofisiología del cultivo de la gulupa (Passiflora edulis Sims)*. Universidad Nacional de Colombia. 115 - 121 p.
- OCAMPO, J. 2007. Study of the genetic diversity of genus *Passiflora* L. and its distribution in Colombia. Thesis Ph.D., Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques – SupAgro Montpellier (France). 268 pp.
- OLIVEIRA, E.J.; PÁDUA, J.G.; ZUCCHI, M.I.; CAMARGO, L.E.A.; FUNGARO, M.H.P.; VIEIRA, M.L.C. 2006. Development and characterization of microsatellite markers from the yellow passion fruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Molecular Ecological Notes*, 5: 331–333.

- OLIVEIRA, J.C 1980. Melhoramento Genético de *P. edulis* f. Flavicarpa Deg. Visando Aumento de Produtividade. Ph.D. Thesis, Universidade Estadual de São Paulo, Jaboticabal, São Paulo, Brazil, 1980.
- ORTIZ, D.C.; BOHÓRQUEZ, A.; DUQUE, M.C.; TOHME, J.; CUÉLLAR, D.; VÁSQUEZ, T.M. 2012. Evaluating purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims f. *edulis*) genetic variability in individuals from commercial plantations in Colombia. *Genetic Resource and Crop Evolution* 59, 1089–1099.
- PÁDUA, J.G.; OLIVEIRA, E.J.; ZUCCHI, M.I.; OLIVEIRA, G.C.X.; CAMARGO, L.E.A.; VIEIRA, M.L.C. 2005. Isolation and characterization of microsatellite markers from the sweet passion fruit (*Passiflora alata* Curtis: Passifloraceae). *Molecular Ecology Notes*, 5: 863–865.
- PAIVA, VIANA, AZEVEDO, OLIVEIRA, OLIVERA-SILVA, DE OLIVEIRA. 2014. Genetic variability assessment in the genus *Passiflora* by SSR markers
- PARIS, J.; STEVENS, J.; CATCHEN, J. 2017. Lost in parameter space: A road map for STACKS. *Methods in Ecology and Evolution* 2017, 8, 1360–1373
- PEAKALL, R. ; SMOUSE, P. 2006. Genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. En: *Molecular Ecology*, Blackwell Publishing Ltd. Notes 6, 288–295
- PRITCHARD, J.; STEPHENS, M.; DONNELLY, P. (2000) Inference of Population Structure Usin Multilocus Genotype Data. *Genetics*. 155:945-959.
- RENDON J.S.; OCAMPO, J.; URREA R. 2013. Estudio sobre polinización y biología floral en *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims, como base para el premejoramiento genético. *Acta Agronómica*. 62(3)232-241.
- SAS Institute (2000). *Statistical Analysis System*.
- SILVA, D.; BASTOS, T.; AZEREDO, L.; DO AMARAL, A.; PASSOS, A.; RODRIGUES, R.; DE PINA, F. 2010. Quantification of the diversity among common bean accessions using Ward-MLM strategy. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 45: (10)1124-1132.
- SILVA, K. 2018. Desempenho de híbridos BRS de maracujazeiros em diferentes altitudes: caracterização agrônômica, ecofisiologia e alelopatia. Universidade Federal Do Espírito Santo. Centro De Ciências Agrárias e Engenharias Programa De Pós-Graduação Em Produção Vegetal. Tesis doctoral em Produção Vegetal, na área de concentração de Biotecnologia e Ecofisiologia do Desenvolvimento de Plantas.
- SOLARTE, M.E.; PEREZ, L.V.; MELGAREJO, L.M. 2010. Ecofisiología Vegetal, en: Melgarejo 2010. Experimentos en Fisiología vegetal. Universidad Nacional de Colombia.

- SOUZA, M.; PEREIRA, T.; VIANA, A.; PEREIRA, M.; AMARAL, A.; MADUREIRA, H. 2004. Flower receptivity and fruit characteristics associated to time of pollination in the yellow passion fruit *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Degener (Passifloraceae). *Scientia Hort.* 101:373 - 385.
- TANGARIFE, M.; CAETANO, C.; POSADA, C. 2009. Caracterización morfológica de especies del genero pasiflora de Colombia. *Acta agronómica.* 58 (3) 117-125.
- TRUJILLO, N.; MÁRQUEZ, M.P.; MORENO J.H.; TERÁN, W.; SCHULER, I. 2010. Caracterización molecular de materiales cultivados de gulupa (*Passiflora edulis* f. *edulis*). En: *Universitas Scientarum* 2010. 14 (3).
- VEGA, N.E.; CHACON, M.I. 2011. Isolation of high-quality DNA in 16 aromatic and medicinal Colombian species using silica-based extraction columns. *Agronomía Colombiana* 29(3), 349-357.
- WEIR, B. (1996). *Genetic Data Analysis II.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- WETZEL, M. M.; GIMENES, M.A.; PÁDUA, J.G.; JOSÉ, S.C.B.R.; NETO, L.G.P. 2011. Conservação de espécies silvestres com potencial de utilização em programas de pré-melhoramento na coleção base da Embrapa. In *Pré-melhoramento de Plantas. Estado da Arte e Experiências de Sucesso*; Lopes, M.A., Fávero, A.P., Ferreira, M.A.J.F., Faleiro, F.G., Folle, S.M., Guimarães, E.P., Eds.; Embrapa Informações Tecnológicas: Brasília, Brazil. pp. 99–122.
- WRIGHT S (1978) *Evolution and the Genetics of Populations* vol. 4, *Variability Within and Among Nativa Populations.* University of Chicago Press, Chicago, IL.

## CONCLUSIONES FINALES

La evaluación de dos zonas contrastantes para el cultivo de gulupa *P. edulis* Sims f *edulis*, evidenció la importancia de indagar nuevas zonas agroecológicas a fin de encontrar locaciones con las características ambientales apropiadas para este cultivo, así como accesiones que presenten un rendimiento idóneo para las condiciones ambientales *in situ*, a fin de suplir la creciente demanda del producto y contrarrestar la deserción de muchos agricultores de la siembra de la gulupa por la presencia de plagas y enfermedades.

La caracterización de accesiones de origen nativa, cultivado y custodiado, permitió confirmar la homogeneidad de la especie que está en uso y la posible redundancia que hay en el banco de germoplasma; sin embargo, se encontró que las accesiones nativas ofrecen alguna diversidad genética y por tanto deben ser incluidas en programas de mejoramiento. Las accesiones de gulupa, de origen nativa, a pesar de no presentar una muy amplia diversidad genética pueden proporcionar un incremento en la diversidad para la especie en cultivo.

La estimación de los descriptores asociadas a la semilla de gulupa permitió identificar por primera vez variaciones morfológicas asociadas a la forma (Elíptica y semielíptica), color (negro y café), así como la alta correlación entre el número de foveas en el tegumento y el grosor del tegumento con el proceso de germinación.

La evaluación simultánea de descriptores morfoagronómicos cualitativos y cuantitativos a través de la metodología Ward-MLM, facilitó la organización de grupos en los que se logró la identificación de características morfoagronómicas de interés para el productor como las relacionadas con el rendimiento del cultivo.

Se han realizado estudios ecofisiológicos en la gulupa, pero sus análisis nunca se habían tenido en cuenta en programas de mejoramiento para la especie; por primera vez se orienta la investigación ecofisiológica hacia la caracterización de las accesiones de gulupa con el fin de apoyar los procesos de selección basados en su respuesta frente a los factores ambientales.

La inclusión de metodologías de secuenciación de última generación como GBS, permitió la genotipificación rápida y precisa de cada accesión, y la correlación de los caracteres fenotípicos derivados de las evaluaciones morfoagronómicas y ecofisiológicas con las genotípicas derivadas de los SNPs.

La evaluación de la especie *Passiflora edulis* f. *edulis* a partir de descriptores morfoagronómicos, parámetros ecofisiológicos y moleculares (SNPs) permitió la organización de tres grupos heteróticos, los cuales de manera general asocian las accesiones cultivadas y custodiadas y hacen evidente la diversidad que hay para explotar entre las accesiones nativas. De manera que la presente investigación aporta información base fundamental para la orientación de un futuro programa de mejoramiento para nuestro país.

De manera específica y teniendo en cuenta los tres grupos heteróticos obtenidos, pero sin ánimo de excluir, las accesiones con potencial para incluir en programas de mejoramiento se destacaron las accesiones BUN 001, 006, 009, 010, 011, 017, 022, 024, 037, 038, 046 y 047 por manifestar un buen estatus hídrico así como mejores rendimientos fotosintéticos para ambas localidades. Las accesiones BUN 001, 006 y 009, por presentar mayor variabilidad en los parámetros morfoagronómicos. Las accesiones BUN011, 013, 019,032, 033,036, 037 y 047 por presentar los más altos rendimientos en términos de Kg de fruta por planta. Mientras que dentro de las variaciones morfológicas cualitativas se observó que las accesiones BUN009 y 037 se destacaron por presentar una variación en la forma de la semilla (semielíptica), mientras que la morfología de las demás accesiones fue elíptica. Las accesiones BUN022, 032, 040, 036, por presentar semillas de color café, mientras que las demás accesiones fueron negras. Las accesiones BUN 003, 005, 015, 016, 026 y 041 por presentar baja ramificación. Las accesiones BUN 016, 025, 033, 037 por presentar mayor contenido de antocianinas en las estructuras vegetativas (hoja, tallo, pedúnculos) y las accesiones BUN 036, 037 y 038, por presentar hojas más coriáceas y de color verde más oscuro, siendo la mayoría de estas accesiones de origen nativa.

## ANEXOS

**Anexo 1.1.** Localización de las accesiones de gulupa que hicieron parte del análisis morfológico y fisiológico de las semillas.

BANCO UN-AGROSAVIA	COORDENADAS	altura	origen	DEPTO
BUN001	4° 18,671'N 74° 20,116' W	1887	nativa	Cundinamarca
BUN002	4° 38,483'N 74° 4,930' W	2628	nativa	Cundinamarca
BUN003	4° 39,250'N 74° 23,651' W	1484	nativa	Cundinamarca
BUN004	4° 40,667'N 74° 5,543' W	2560	nativa	Cundinamarca
BUN005	4° 39,317'N 74° 24,120 W	1510	cultivado	Cundinamarca
BUN006	4° 18,510'N 74° 20,200 W	1910	nativa	Cundinamarca
BUN007	4° 18,510'N 74° 20,200 W	1930	cultivado	Cundinamarca
BUN008	5° 14,210'N 76° 1,598 W	1600	nativa	Risaralda
BUN009	5° 54,125'N 73° 6,574 W	2187	nativa	Boyacá
BUN010	5° 53,905'N 73° 6,214 W	2188	nativa	Boyacá
BUN011	5° 42,843'N 73° 36,482 W	2451	nativa	Boyacá
BUN012	5° 15,110'N 76° 1,360 W	1600	nativa	Risaralda
BUN013	5° 41,190'N 73° 16,678 W	2704	nativa	Boyacá
BUN014	5° 41,336'N 73° 16,785 W	2760	nativa	Boyacá
BUN015	4° 26,423'N 75° 25,844 W	1890	nativa	Tolima
BUN016	4° 19,830'N 75° 78,243 W	1503	nativa	Quindío
BUN017	4° 18,179'N 74°16,958 W	2427	cultivado	Cundinamarca
BUN018	4° 37,582'N 75° 5,453 W	1915	cultivado	Tolima
BUN019	2° 12,110'N 76° 4,463' W	2146	nativa	Cauca
BUN020	1° 10,502'N 76°53,266W	2153	nativa	Putumayo
BUN021	1° 10,517'N 76°53,295W	2108	nativa	Putumayo
BUN022	1° 10,573'N 76°54,236W	2134	nativa	Putumayo
BUN023	1° 10,578'N 76°54,310W	2134	nativa	Putumayo
BUN024	1°18,693'N 77°20,309'W	2226	nativa	Nariño
BUN025	1°20,493'N 77°219,938'W	1994	nativa	Nariño
BUN026	1°22,094'N 77°19,553'W	1931	nativa	Nariño
BUN027	1°19,693'N 77°20,309'W	1973	nativa	Nariño
BUN028	1°13,290'N 77°27,005'W	1483	nativa	Nariño
BUN029	6° 9.856N 73°21.123'W	1642	cultivado	Santander
BUN030	5°35,610'N 75°49,115'W	1756	nativa	Antioquia
BUN031	5°36,001'N 75°49,013'W	1800	nativa	Antioquia
BUN032	7°2,256'N 72°56,520'W	2010	nativa	Santander Nte

BUN033	7°16,555'N 72°58,086'W	2185	nativa	Santander Nte
BUN034	2° 11,935'N 76° 3,237'W	2030	cultivado	Huila
BUN035	2° 12,128'N 76° 4,460'W	2127	cultivado	Huila
BUN036	2° 12,070'N 76° 4,565'W	2146	nativa	Cauca
BUN037	2° 15,454'N 76° 11,789'W	2357	nativa	Huila
BUN038	2° 16,211'N 76° 12,162'W	2431	nativa	Huila
BUN039	1° 53,485'N 76° 19,465'W	1893	nativa	Huila
BUN040	1° 51,346'N 76° 22,331'W	2114	nativa	Huila
BUN041	1° 51,142'N 76° 22,350'W	2175	nativa	Huila
BUN042	5° 43.156'N 73° 41.215'W	2100	cultivado	Boyacá
C101	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C145	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C1982	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C2068	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3866	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3867	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3868	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3869	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3870	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3871	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C3873	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C4084	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C4092	Agrosavia		custodiado	Antioquia
C4095	Agrosavia		custodiado	Antioquia

**Anexo 2.2.1.** Descriptores cualitativos empleados en la caracterización de *P. edulis* f. *edulis*. Se presenta la sigla de cada descriptor que fue empleada en los análisis estadísticos

#	Órgano	Carácter cualitativo	Código alfa	fenotipo	Código	% Frecuencia
1	Tallo	tipo	Tt	Erecto	1	4
				Rastrero	2	96
2		ramificación	Tr	Alta	1	10
				Baja	2	90
3		Presencia de antocianina	Ta	Presente	1	10
				Ausente	2	90
4	Zarcillo	Presencia de antocianina	Za	Presente	1	10
				Ausente	2	90
5	Estípulas	Presencia de antocianina	Ea	Presente	1	8
				Ausente	2	92
6	Hoja	Forma	Hf	Presencia hoja entera	2	8
				Solo trilobulada	1	92
7		Margen foliar	Hm	Levemente aserrado	1	92
				Profundamente aserrado	2	8
8		Forma del ápice	Ha	Puntiagudo	1	92
				Redondeado	2	8
9		Pubescencia	Hp	Presente	1	2
				Ausente	2	38
12		Dureza	Hd	Blanda	1	2
				Coriácea	2	98
11		Color	Hc	Verde claro	1	18
				Verde Oscuro	2	82
12		Base foliar	Hb	Acuneado	1	92
				Cordado	2	8
13		Posición de nectarios extraflorales	Hn	En peciolo	1	90
				Entre venas	2	10
14	Brácteas	color	Bc	Solo verde	1	90
				Verde y morada	2	10
15		orientación	Fo	Péndula	1	96
				Semierecta	2	4
16	Flor	Tipo de corona	Fc	Simple	1	90
				Ramificada	2	10
17		color de pétalos	Fp	Blanco	1	52
				Blanco-hueso	2	48
18		color de sépalos	Fs	Verde	1	6
				Verde y morado	2	94
19		color en sépalos de proceso unifacial en su cara abaxial (espina)	Fe	Verde	2	94
				Rojizo	1	6
22		posición de la pubescencia	Fpu	Unifacial (aba o adaxial)	2	98
				Bifacial	1	2
21		forma de los sépalos	Ff	Triangular	1	98
				Punta de lanza	2	2
22		verticilos	Fv	Ocho	1	96
				Nueve	2	4
23		color filamentos internos	Fi	Violáceos	1	94
				Rojizos	2	6
24	Fruto	color fruto maduro-Pericarpio	Gc	Morado- negro	1	70
				Morado claro	2	30
25		color endocarpio	Ge	Blanco	1	82
				Blanco hueso	2	18
26		color pulpa	Gp	Amarillo pálido	1	70
				Naranja rojizo	2	30
27		forma	Gf	Redonda simétrica	1	90
				Ovalada	2	10
28	Semilla	forma	Sf	Redonda	1	90
				Triangular	2	10
29		color	Sc	Café claro	1	12
				Negro	2	88

**Anexo 2.2.** Descriptores cualitativos empleados en la caracterización de *Passiflora edulis* f. *edulis*. Se presenta la sigla de cada descriptor que fue empleada en los análisis estadísticos. Se presentan test de normalidad de Kolmogorov Smirnov(KS) y Cramer Von Mises y Varianzas por localidad(a), genotipo(g) e interacción (gxa)(Pvalue) y Factor de Inflación de la Variable (VIF).  $\bar{Y}$ = promedio \* se refiere al tiempo necesario para que la planta alcance alambre superior del tutorado.

#	Descriptor	Unidad	Código alfa	KS	CVM	Localidad(a) Pvalue	Accesión(g) Pvalue	Interacción gxa Pvalue	VIF
1	Diámetro tallo	cm	T1	<0.01	<0.005	<0.0001	0.89	0.0002	5.87
2	Distancia entrenudos	cm	T2	<0.01	<0.005	<0.0001	0.94	<0.0001	3.26
3	Tiempo alcanzar 122% longitud	Días	T3	<0.01	<0.005	0.025	0.747	<0.0001	4.89
4	Longitud zarcillos	cm	Z1	<0.01	<0.005	0.0047	0.313	<0.0001	2.45
5	Diámetro zarcillos	cm	Z2	<0.01	<0.005	0.642	0.99	<0.0001	2.25
6	Long. base de estípulas	cm	EST1	<0.01	<0.005	0.072	0.99	<0.0001	2.29
7	Longitud vertical estípulas	cm	EST2	<0.01	<0.005	0.409	0.001	0.04	1.78
8	Longitud del peciolo	cm	P1	<0.01	<0.005	0.016	0.033	<0.0001	1.12
9	Diámetro de peciolo	cm	P2	<0.01	<0.005	0.097	0.0007	<0.0001	3.23
12	Área foliar	cm <sup>2</sup>	H1	<0.01	<0.005	0.0009	<0.0001	<0.0001	6.96
11	Longitud lóbulo central	cm	H2	<0.01	<0.005	<0.0001	0.22	0.0009	1.15
12	Longitud $\bar{Y}$ lóbulos laterales	cm	H3	>0.15	>0.25	0.0008	0.36	<0.0001	1.23
13	Longitud base foliar	cm	H4	<0.01	<0.005	0.011	0.99	<0.0001	6.59
14	Distancia $\bar{Y}$ entre ápices lobulares	cm	H5	>0.15	>0.25	0.32	0.67	<0.0001	6.31
15	Distancia $\bar{Y}$ de invaginación lobular	cm	H6	<0.01	<0.005	0.007	0.16	0.026	3.79
16	Angulo de divergencia	°	H7	<0.01	<0.005	0.79	0.49	<0.0001	3.06
17	Peso fresco foliar	gr	H9	<0.01	<0.005	0.79	0.97	<0.0001	4.65
18	Peso seco foliar	gr	H10	<0.01	<0.005	0.04	0.93	0.013	1.25
19	Longitud pedúnculo	cm	PED1	<0.01	<0.005	0.04	0.13	0.016	1.56
21	Diámetro de pedúnculo	cm	PED2	<0.01	<0.005	0.08	0.47	0.51	1.54
22	Longitud vertical de sépalos	cm	Se1	0.09	0.09	0.061	0.69	<0.0001	6.19
22	Longitud base de sépalos	cm	Se2	<0.01	<0.005	0.51	0.036	0.003	1.12
23	Área de sépalos	cm <sup>2</sup>	Se3	<0.01	<0.005	0.84	0.62	<0.0001	6.28
24	Longitud pedúnculo floral	cm	PF1	<0.01	<0.005	0.76	0.88	<0.0001	1.63
25	Diámetro pedúnculo floral	cm	PF2	0.1	0.2	0.085	0.023	0.029	1.54
26	Diámetro botón floral preantesis	cm	F1	<0.01	<0.005	0.73	0.75	0.0007	1.58
27	Longitud botón floral preantesis	cm	F2	<0.01	<0.005	0.54	0.96	<0.0001	7.79
28	Longitud epicáliz	cm	F3	<0.01	<0.005	0.22	0.5	<0.0001	7.67
29	Longitud proceso unifacial	cm	F4	<0.01	<0.005	0.83	0.96	<0.0001	7.02
32	Peso fresco x flor	gr	F5	<0.01	<0.005	0.35	0.66	<0.0001	4.13
31	Peso seco x flor	gr	F6	<0.01	<0.005	0.41	0.63	<0.0001	2.65
32	Ancho pétalo	cm	F7	<0.01	<0.005	0.4	0.53	<0.0001	4.83
33	Largo pétalo	cm	F8	0.14	0.24	0.09	0.95	<0.0001	2.65
34	Área del pétalo	cm <sup>2</sup>	F9	>0.15	>0.25	<0.0001	0.97	<0.0001	6.17
35	Diámetro opérculo	cm	F10	<0.01	<0.005	0.04	0.02	0.18	6.82
36	Longitud androginóforo	cm	F11	<0.01	<0.005	<0.0001	0.23	<0.0001	2.14
37	Longitud filamento liguliforme	cm	F12	<0.01	<0.005	0.77	0.11	<0.0001	2.54
38	Longitud filamento dentiforme	cm	F13	>0.15	>0.25	0.45	0.007	<0.0001	6.11
39	Longitud estambre	cm	F14	<0.01	<0.005	0.34	0.27	<0.0001	4.23
42	Longitud antera	cm	F15	>0.15	0.09	0.91	0.76	<0.0001	2.14
41	Longitud estilo	cm	F16	<0.01	<0.005	0.61	0.81	<0.0001	2.14
42	Diámetro longitudinal ovario	cm	F17	<0.01	<0.005	0.098	0.95	<0.0001	4.71
43	Diámetro transversal ovario	cm	F18	<0.01	<0.005	0.01	0.99	<0.0001	4.20
44	Diámetro estigma	cm	F19	<0.01	<0.005	<0.0001	0.17	0.0027	5.87
45	Duración 1 ciclo	Días	DC1	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	8.36
46	Diámetro transversal del fruto	cm	FR1	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	2.14
47	Diámetro longitudinal del fruto	cm	FR2	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	3.24
48	Volumen del fruto	cm <sup>3</sup>	FR13	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	7.45
49	Número de semillas * fruto	#	FR3	<0.01	<0.005	<0.0001	0.15	<0.0001	4.73
52	Grosor pericarpo	mm	FR4	<0.01	<0.005	0.46	0.68	<0.0001	2.90
51	Grosor del hueso	cm	FR5	<0.01	<0.005	0.005	0.91	<0.0001	3.18

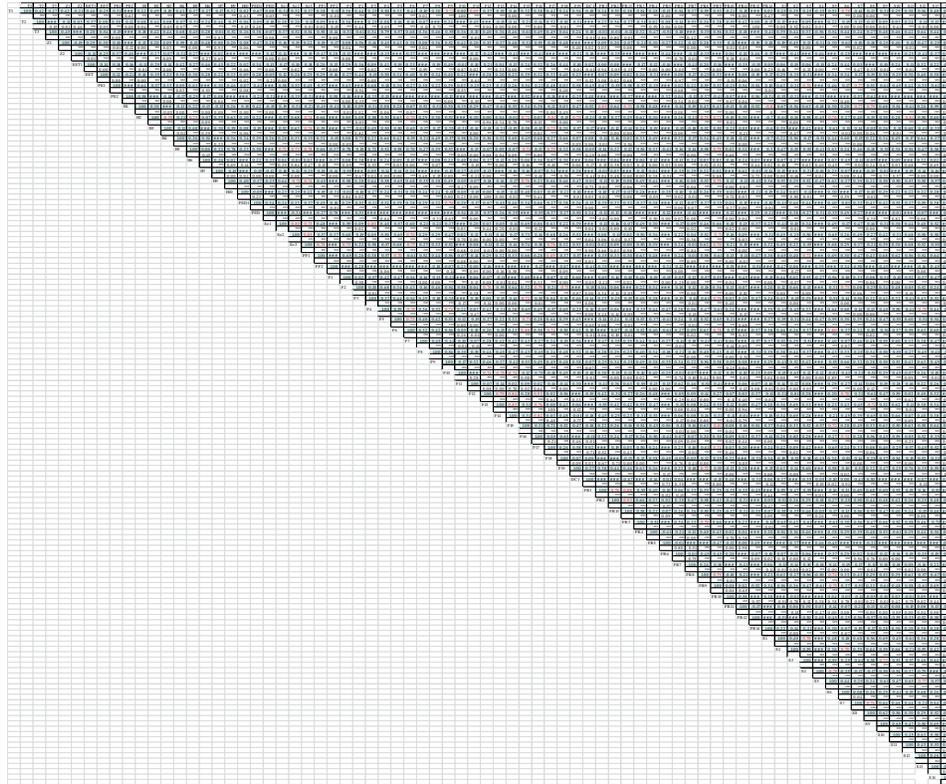
52	Longitud de pedúnculo	cm	FR6	<b>0.07</b>	<b>0.07</b>	<0.0001	0.5	<0.0001	4.27
53	Peso fresco x fruto	gr	FR7	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	3.63
54	Peso pulpa fresco * fruto	gr	FR8	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	5.48
55	Peso pulpa seco * fruto	gr	FR9	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	2.54
56	Número de frutos * planta	#	FR10	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	7.14
57	Grados Brix	°Brix	FR11	0.09	0.11	0.12	0.56	<0.0001	7.80
58	Acidez total titulable	acidez	FR12	<0.01	<0.005	0.59	0.29	<0.0001	6.50
59	Peso de fruta x planta	Kg/planta	FR14	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	7.31
60	# foveaspor cara en semilla	#	S1	<0.01	<0.005	0.91	0.01	<0.0001	9.68
61	Área de semilla	mm <sup>2</sup>	S2	<0.01	<0.005	0.49	0.004	<0.0001	2.54
62	Volumen de semilla	mm <sup>3</sup>	S3	<0.01	<0.005	0.39	0.007	<0.0001	3.91
63	Área foveas de semilla	mm <sup>2</sup>	S4	<0.01	<0.005	0.027	0.68	<0.0001	5.84
64	Profundidad foveas de semilla	µm	S5	<0.01	<0.005	0.002	0.5	<0.0001	1.21
65	Grosor pericarpo en foveas	µm	S6	<0.01	<0.005	<0.0001	0.45	0.14	7.09
66	Peso cien semillas fresco	g	S7	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	4.04
67	Peso cien semillas 5%humedad	g	S8	<0.01	<0.005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.21
68	Longitud horizontal semilla	mm	S9	<0.01	<0.005	0.36	0.25	<0.0001	6.19
69	Longitud vertical semilla	mm	S10	<0.01	<0.005	0.4	0.47	<0.0001	5.72
72	Angulo vértices	°	S11	<0.01	<0.005	0.09	<0.0001	<0.0001	4.26
71	Grosor pericarpo	µm	S12	<0.01	<0.005	0.03	0.61	<0.0001	9.10
72	% viabilidad	%	S13	<0.01	<0.005	0.06	0.93	<0.0001	5.06
73	% germinación	%	S14	<b>0.1</b>	<b>0.47</b>	0.09	0.008	<0.0001	7.93

**Anexo 2.3.** Estadística descriptiva de las variables evaluadas en las dos localidades cultivadas. El promedio de las variables identificado en rojo indica que su respuesta fue estadísticamente significativa (Pvalue <0.0001) entre las localidades.

Variable	Pasca (1800 msnm)						Susacón (2500 msnm)					
	Mean	Median	Std Dev	Skewness	Kurtosis	CV	Mean	Median	Std Dev	Skewness	Kurtosis	CV
T1	2.091	2.03	0.177	0.443	-1.287	8.4	1.594	1.54	0.161	0.456	-1.346	10.1
T2	30.57	31.75	3.58	0.351	-0.013	11.3	26.06	26.17	2.516	-1.005	6.575	9.7
T3	170.296	161.25	22.511	2.102	4.584	13.2	178.269	178.6	13.203	-0.242	-0.653	7.4
Z1	19.631	18.53	3.656	1.442	3.522	18.6	18.447	18.31	2.649	-0.449	-0.166	14.4
Z2	0.099	0.098	0.039	0.04	0.223	39.5	0.103	0.105	0.033	-0.076	1.599	32
EST1	0.026	0.025	0.008	0.748	-0.039	28.7	0.025	0.023	0.005	0.466	-1.415	21.6
EST2	0.018	0.016	0.008	0.995	0.309	43.8	0.015	0.013	0.005	0.475	-1.274	34.4
P1	3.295	3.32	0.401	-0.63	0.477	12.2	3.097	3.14	0.574	-0.12	-1.229	18.5
P2	0.636	0.749	0.169	-0.78	-0.604	26.6	0.609	0.641	0.136	-0.623	-0.244	22.3
H1	274.4	262.45	72.183	0.005	-1.662	26.3	240.98	212.8	69.685	0.615	-1.169	28.9
H2	20.38	19.51	1.681	1.29	0.737	8.2	18.82	18.22	1.469	0.006	-0.274	7.8
H3	14.99	14.72	1.875	0.225	0.105	12.5	16.19	16.45	1.792	-0.296	-0.996	11.1
H4	16.753	17.14	1.861	-0.426	-0.662	11.1	15.74	15.78	1.46	-0.009	-0.704	9.3
H5	12.784	12.67	1.878	0.291	-0.661	14.7	12.142	11.39	2.16	0.67	-0.047	17.8
H6	11.281	11.22	1.893	-0.838	0.975	16.8	11.32	10.8	1.763	0.106	-0.468	15.6
H7	66.251	66.25	6.381	-0.721	-0.022	9.6	64.89	64.12	6.722	-0.103	-0.879	10.4
H9	5.704	5.34	1.745	0.318	-1.024	30.6	5.585	5.42	1.493	0.094	-0.312	26.7
H10	0.815	0.78	0.175	0.136	-1.262	21.5	0.797	0.76	0.157	0.355	-0.635	19.7
PED1	1.54	1.56	0.19	-0.331	-1.001	12.3	1.522	1.61	0.182	-0.27	-1.197	12
PED2	0.246	0.25	0.021	-0.279	-0.897	8.4	0.258	0.263	0.018	-0.352	-0.756	7
Se1	2.678	2.67	0.196	-0.041	-0.762	7.3	2.607	2.63	0.2	-0.825	-0.032	7.7
Se2	1.844	1.77	0.274	1.779	2.718	14.8	1.798	1.82	0.196	-2.433	8.368	10.9
Se3	4.969	4.74	1.082	0.977	0.43	21.8	4.75	4.83	0.689	-0.566	-0.088	14.5
PF1	0.762	0.75	0.097	0.164	0.396	12.7	0.735	0.76	0.088	-0.694	-0.129	12
PF2	0.156	0.15	0.017	-0.599	-0.068	11.1	0.161	0.156	0.019	0.858	0.383	11.8
F1	2.56	2.29	0.019	0.995	0.224	6.4	2.291	2.37	0.042	-0.088	-1.181	14.5
F2	3.608	3.55	0.354	0.611	-0.416	9.8	3.51	3.55	0.376	-0.553	-0.708	10.7
F3	1.251	1.27	0.17	0.14	-1.185	13.6	1.269	1.27	0.152	0.029	-1.596	12
F4	0.71	0.69	0.108	0.668	-0.157	15.2	0.707	0.71	0.113	0.06	-1.316	15.9
F5	1.972	1.97	0.16	0.11	0.189	16.4	1.83	1.81	0.119	0.148	-0.761	12.7
F6	0.413	0.35	0.23	0.499	-1.395	55.7	0.351	0.31	0.177	0.86	-0.523	50.5
F7	0.737	0.73	0.113	0.407	0.238	15.4	0.735	0.74	0.077	-0.022	2.743	10.4
F8	2.774	2.83	0.388	-0.145	-0.81	14	2.723	2.65	0.304	0.038	-1.424	11.2
F9	2.26	2.23	0.396	0.241	-0.317	17.5	2.038	2.02	0.267	-0.097	-1.235	13.1
F10	0.038	0.04	0.012	0.819	1.289	30.8	0.039	0.036	0.009	0.308	-0.821	21.8
F11	0.547	0.57	0.073	-0.71	-0.762	13.3	0.519	0.051	0.007	0.106	-1.115	14.3
F12	2.988	3.1	0.338	-0.527	-0.512	11.3	2.896	3	0.39	-0.38	-0.972	13.5
F13	0.42	0.42	0.082	0.238	-0.167	19.5	0.384	0.367	0.062	0.854	0.251	16.1
F14	3.695	3.69	0.049	-0.112	-0.427	7.1	3.693	3.7	0.063	-0.148	-0.683	9.1
F15	0.909	0.99	0.075	0.457	-0.42	10.5	0.998	0.978	0.082	0.525	-0.413	11.7
F16	1.498	1.5	0.038	-0.917	0.191	2.5	1.499	1.49	0.043	-0.297	-0.894	2.8
F17	0.641	0.62	0.076	0.853	-0.361	11.9	0.622	0.665	0.084	-0.493	-1.273	13.6
F18	0.635	0.64	0.057	-0.416	0.062	9	0.642	0.66	0.098	-0.296	-0.926	15.3
F19	0.657	0.653	0.007	1.349	1.374	12.9	0.656	0.655	0.007	1.096	0.909	13.3
DC1	272.7	282.5	36.731	-0.699	-0.412	13.5	306.424	305.27	20.285	0.607	1.764	6.6
FR1	6.057	5.87	0.624	0.388	-1.383	10.3	5.544	5.41	0.726	0.207	-1.172	13.1
FR2	5.925	5.69	0.647	0.454	-1.382	10.9	4.894	4.87	0.399	0.217	-0.463	8.2
FR13	116.8	102.5	37.198	0.584	-1.304	30.8	79.084	75.09	21.027	0.513	-0.668	26.6
FR3	187.23	180.75	34.664	0.234	-1.258	9	141.87	147.55	32.706	0.715	0.99	9.4
FR4	0.46	0.456	0.046	0.496	-0.232	10	0.469	0.474	0.03	-0.092	-0.954	6.4
FR5	0.29	0.304	0.039	-0.693	-0.558	13.4	0.295	0.3	0.041	-0.398	-0.423	13.9

FR6	3.701	3.66	0.407	0.716	1.045	11	3.189	3.24	0.269	-0.342	0.104	8.4
FR7	68.914	68.64	3.822	0.274	-0.719	7.8	42.871	42.34	4.348	0.228	-0.756	10.1
FR8	42.26	32.09	2.7	0.037	-0.664	12.1	26.628	19.49	2.28	0.071	-1.139	11.6
FR9	9.749	7.58	1.215	0.451	-0.748	18	8.018	5.96	0.73	-0.292	-0.441	12.1
FR10	52.07	53.41	10.098	0.347	-1.061	19.4	63.082	61.14	10.868	0.26	-0.876	17.2
FR11	15.235	15.23	1.258	-0.156	-0.451	8.3	14.359	14.52	1.667	-0.04	-1.448	11.6
FR12	3.482	3.3	0.682	1.333	1.729	19.6	3.605	3.47	0.495	0.436	-0.517	13.7
FR14	2.556	2.539	0.42	-0.145	-0.783	17.6	2.741	2.793	0.324	-1.057	1.104	10.5
S1	72.525	72.476	0.399	0.208	-1.088	15.8	62.683	61.77	0.389	-0.951	0.266	14.5
S2	15.837	15.2	9.141	0.055	-1.203	10	13.453	13.5	7.983	0.329	-1.484	8.8
S3	8.508	8.21	0.034	0.067	-1.281	16.5	7.203	7.21	0.028	0.04	-1.181	13.8
S4	0.052	0.052	0.007	0.188	-1.289	14.2	0.051	0.052	0.006	0.092	-1.1	11.1
S5	1.99	1.97	0.002	0.09	-1.342	28.7	1.478	1.32	0.002	-0.065	-1.753	18.5
S6	3.03	3.07	0.23	0.214	1.825	7.6	2.97	3.02	0.236	0.316	3.08	7.9
S7	1.8	1.72	0.001	-0.022	-1.201	20.8	1.2	1.13	0.001	0.484	-0.344	15.2
S8	0.025	2.45	0.464	0.534	-0.719	18.2	0.025	2.46	0.426	0.453	-0.368	16.9
S9	1.456	1.33	0.294	0.509	-0.996	20.2	1.467	1.39	0.245	0.517	-0.601	16.7
S10	4.36	4.59	0.481	-0.473	-1.595	11	4.232	4.47	0.517	-0.196	-1.719	12.2
S11	108.574	104.31	12.935	2.436	4.402	11.9	104.597	105.12	1.752	-0.367	-0.258	1.7
S12	4.27	4.201	0.001	-0.034	-1.487	26.3	4.146	4.101	0.001	0.425	-1.263	19.3
S13	78.56	83.1	12.51	-0.72	-0.64	22.4	75.38	76.5	12.73	-0.336	-0.883	20.3
S14	50.1	59.2	9.69	0.01	-0.47	16.2	52.85	57.39	10.01	0.19	-0.88	16.3

**Anexo 2.4.** Análisis de correlación entre descriptores cuantitativos. El recuadro azul corresponde con el valor de correlación y el recuadro blanco el Pvalue. \*\*\* significa que el P value es  $<0.001$ . En rojo se indican las correlaciones superiores a 0.7.



### Anexo 2.5. Análisis de Componentes principales para los parámetros cuantitativos con mayor Factor de Inflación de la Varianza (VIF).

```

[1] "VIF values"

[[2]]
[1] "No estimated"

[[3]]
[1] "Correlation matrix"

[[4]]
      DC1   FR13   FR11   FR12   FR14
DC1   ***** -0.723 -0.187  0.152  0.151
FR13  <0.001  *****  0.037 -0.509  0.035
FR11  0.194   0.799   *****  0.533 -0.782
FR12  0.291  <0.001  <0.001  ***** -0.506
FR14  0.296   0.810  <0.001  <0.001  *****

upper diagonal part contains correlation coefficient estimates
lower diagonal part contains corresponding p-values

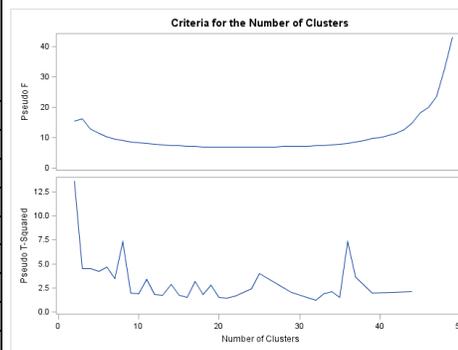
[[5]]
Importance of components:
              PC1   PC2   PC3   PC4   PC5
Standard deviation  1.5115 1.3709 0.67501 0.48086 0.38619
Proportion of Variance 0.4569 0.3759 0.09113 0.04625 0.02983
Cumulative Proportion 0.4569 0.8328 0.92393 0.97017 1.00000

NULL
>

```

### Anexo 2.6. Número de grupos según el criterio seudot2 y seudof

Number Clusters	Semipartial R-Square	R-Square	Pseudo F Statistic	Pseudo t-Square
9	0.0234	0.628	8.7	2
8	0.0278	0.6	9	7.3
7	0.0313	0.569	9.5	3.5
6	0.0313	0.538	10.2	4.7
5	0.0357	0.502	11.3	4.2
4	0.0453	0.457	12.9	4.5
3	0.0495	0.407	16.1	4.5
2	0.1637	0.244	15.5	13.6
1	0.2436	0	.	15.5



**Anexo 2.7.** Promedios, desviación estándar ( $\sigma$ ) y coeficiente de variación (CV) entre los grupos de *Pasiflora edulis* f. *edulis* resultantes del análisis Ward MLM. Para los descriptores cuantitativos.

Variable	Grupo 1 con N=192			Grupo 2 con N=36			Grupo 3 con N=144			Grupo 4 con N=96			Grupo 5 con N=96			Grupo 6 con N=36		
	Media	s	CV	Media	s	CV	Media	s	CV	Media	S	CV	Media	s	CV	Media	s	CV
T1	1.79	0.36	20.30	1.85	0.40	22.08	1.85	0.47	25.73	1.93	0.32	16.69	2.12	0.38	18.20	2.22	0.43	19.49
T2	28.73	4.47	15.61	30.25	5.60	18.78	28.34	4.48	15.85	30.85	4.24	13.83	29.13	2.51	8.67	30.84	2.99	9.82
T3	163.28	9.53	5.85	168.51	16.76	10.09	169.89	15.70	9.27	174.54	19.85	11.43	201.43	19.71	9.83	212.03	11.88	5.68
Z1	18.49	5.72	31.01	18.97	2.86	15.28	18.94	2.97	15.73	19.52	2.89	14.87	21.90	2.57	11.78	21.02	3.26	15.71
Z2	0.09	0.03	32.47	0.13	0.05	36.49	0.12	0.04	29.60	0.11	0.03	31.43	0.09	0.02	23.97	0.08	0.01	17.87
EST1	0.02	0.01	24.84	0.02	0.01	28.69	0.03	0.01	34.34	0.03	0.01	28.75	0.03	0.01	20.99	0.03	0.01	33.89
EST2	0.01	0.01	37.98	0.02	0.01	48.05	0.01	0.01	42.29	0.02	0.01	56.07	0.02	0.01	34.11	0.03	0.01	32.85
PE1	3.62	0.48	13.25	2.80	0.64	23.04	2.82	0.59	20.98	3.04	0.62	20.50	3.35	0.48	14.53	3.73	0.48	13.18
PE2	0.54	0.14	25.48	0.70	0.15	21.07	0.70	0.11	15.75	0.69	0.11	16.35	0.58	0.12	21.06	0.45	0.03	7.74
H1	329.19	34.27	10.44	199.95	35.97	18.25	199.70	33.81	16.99	203.36	27.19	13.44	252.68	54.79	21.80	344.97	54.63	16.06
H2	18.62	2.20	11.84	19.12	2.34	12.41	18.80	2.38	12.70	19.94	2.45	12.37	21.55	2.53	11.79	24.33	2.90	12.09
H3	13.65	2.00	14.69	15.61	2.23	14.50	15.73	1.84	11.72	15.82	2.58	16.38	17.42	1.91	11.01	18.53	1.65	9.03
H4	14.72	2.19	14.89	15.29	2.58	17.12	15.86	2.52	15.95	15.80	2.59	16.50	17.71	1.91	10.83	18.88	1.84	9.89
H5	11.63	2.70	23.31	12.43	2.83	23.06	11.90	2.22	18.69	12.78	2.60	20.48	14.79	2.03	13.81	16.63	1.77	10.81
H6	10.14	3.08	30.44	11.70	3.26	28.26	10.64	3.19	30.07	12.66	2.94	23.36	11.67	2.84	24.45	11.22	3.67	33.21
H7	63.60	7.28	11.48	66.98	8.04	cvc	63.92	6.17	9.68	70.10	5.35	7.67	66.56	5.91	8.92	65.30	10.84	16.84
H9	5.25	2.06	39.33	5.26	1.45	27.88	5.33	1.15	21.67	5.70	1.52	26.83	7.10	0.91	12.84	8.63	0.96	11.28
H10	0.80	0.31	38.88	0.80	0.28	35.73	0.82	0.28	34.29	0.86	0.28	33.24	0.99	0.26	26.15	1.20	0.27	23.09
PED1	1.65	0.29	17.38	1.46	0.28	19.64	1.45	0.28	19.14	1.49	0.29	19.26	1.67	0.25	15.11	1.86	0.26	14.00
PED2	0.26	0.05	20.17	0.25	0.05	19.98	0.26	0.05	19.56	0.25	0.05	19.97	0.23	0.05	22.38	0.22	0.05	21.90
Se1	2.62	0.31	11.87	2.69	0.23	8.75	2.69	0.25	9.43	2.72	0.26	9.66	2.89	0.21	7.29	3.05	0.22	7.31
Se2	1.76	0.25	14.53	1.81	0.20	11.10	1.83	0.17	9.60	1.86	0.21	11.38	2.07	0.24	11.77	2.61	0.35	13.56
Se3	4.32	0.88	20.50	4.78	0.87	18.37	4.82	0.71	14.84	4.99	0.95	19.13	5.71	0.84	14.75	7.35	1.13	15.61
PF1	0.75	0.08	10.92	0.69	0.12	17.20	0.71	0.10	13.49	0.70	0.12	17.89	0.81	0.07	9.23	0.91	0.10	10.84
PF2	0.15	0.02	15.37	0.17	0.03	15.45	0.17	0.02	13.62	0.16	0.03	17.39	0.15	0.02	16.92	0.13	0.02	16.48
F1	2.34	0.05	18.61	2.30	0.06	19.66	2.29	0.06	19.92	2.31	0.06	17.89	2.33	0.05	15.53	2.35	0.05	13.99
F2	3.34	0.52	15.50	3.52	0.58	16.76	3.46	0.58	16.94	3.65	0.53	14.58	3.90	0.49	12.61	4.25	0.48	11.45
F3	1.26	0.25	20.04	1.24	0.25	20.62	1.22	0.24	19.37	1.28	0.26	20.23	1.46	0.20	14.13	1.57	0.20	12.74
F4	0.64	0.08	11.88	0.72	0.10	13.80	0.71	0.08	11.45	0.74	0.12	16.32	0.84	0.06	7.07	0.94	0.06	5.99
F5	1.94	0.16	17.25	1.85	0.11	11.98	1.74	0.08	9.06	1.77	0.12	12.70	1.80	0.10	8.70	1.94	0.09	7.36
F6	0.22	0.06	26.39	0.41	0.21	51.54	0.42	0.16	39.67	0.45	0.22	49.40	0.65	0.13	19.66	0.83	0.10	12.82
F7	0.76	0.09	11.66	0.66	0.10	15.32	0.69	0.07	9.83	0.69	0.10	14.95	0.77	0.05	6.36	0.88	0.06	7.41
F8	2.76	0.43	15.52	2.64	0.48	18.37	2.68	0.41	15.24	2.74	0.47	17.40	3.12	0.32	10.33	3.40	0.38	11.39
F9	2.08	0.42	20.27	2.06	0.38	18.54	2.12	0.35	16.57	2.17	0.34	15.92	2.48	0.27	11.14	2.85	0.36	12.66
F10	0.04	0.02	40.54	0.03	0.02	56.87	0.03	0.02	57.65	0.03	0.02	58.44	0.04	0.02	44.61	0.05	0.02	34.81
F11	0.58	0.08	14.14	0.46	0.10	21.87	0.46	0.10	21.70	0.48	0.09	18.83	0.54	0.09	16.40	0.61	0.08	13.72
F12	3.22	0.52	16.10	2.66	0.62	23.54	2.64	0.56	21.18	2.78	0.60	21.82	3.13	0.51	16.40	3.44	0.49	14.42
F13	0.43	0.07	17.16	0.34	0.06	18.42	0.34	0.05	15.46	0.34	0.08	23.70	0.41	0.06	14.09	0.47	0.05	11.26
F14	3.72	0.07	9.39	3.65	0.06	9.87	3.65	0.06	9.32	3.66	0.07	11.39	3.71	0.05	6.76	3.76	0.05	6.55
F15	0.97	0.06	8.57	0.96	0.09	13.78	0.89	0.06	9.15	0.82	0.09	12.94	0.89	0.06	7.60	0.97	0.04	4.43
F16	1.51	0.05	3.55	1.47	0.07	4.80	1.47	0.06	3.85	1.48	0.07	4.60	1.52	0.05	3.41	1.55	0.05	3.46
F17	0.58	0.09	15.15	0.65	0.09	14.02	0.63	0.09	14.15	0.66	0.08	12.07	0.72	0.07	10.28	0.78	0.07	9.56
F18	0.60	0.09	15.65	0.62	0.09	14.44	0.63	0.06	10.06	0.65	0.09	14.56	0.70	0.06	8.41	0.75	0.05	7.42
F19	0.62	0.01	20.85	0.59	0.01	20.55	0.58	0.01	20.08	0.59	0.01	18.88	0.66	0.01	18.74	0.71	0.01	16.91
DC1	263.60	34.88	13.27	300.91	15.93	5.37	316.07	20.83	6.61	289.97	18.15	6.29	287.51	15.20	5.32	280.24	9.91	3.59
FR1	6.55	0.36	5.50	5.26	0.46	8.94	5.24	0.45	8.62	5.40	0.30	5.53	5.70	0.29	5.06	5.99	0.21	3.50
FR2	5.86	0.80	13.77	5.01	0.44	8.94	4.97	0.53	10.66	5.13	0.30	5.90	5.39	0.40	7.39	5.69	0.34	6.14
FR13	102.89	32.40	25.78	80.68	16.64	23.33	71.81	19.63	27.44	75.92	11.71	15.50	88.56	16.43	18.65	102.61	17.04	17.29
FR3	175.53	37.78	10.09	149.14	30.59	8.88	143.76	38.32	11.19	157.31	24.91	7.01	185.90	29.13	7.59	119.61	29.15	7.04
FR4	0.48	0.05	10.87	0.45	0.05	10.76	0.45	0.04	9.71	0.46	0.05	10.06	0.50	0.03	7.01	0.53	0.03	6.10
FR5	0.31	0.04	14.37	0.30	0.06	20.21	0.31	0.04	14.23	0.29	0.06	21.54	0.27	0.05	18.33	0.22	0.04	18.97
FR6	3.25	0.45	13.74	3.41	0.31	9.24	3.57	0.25	6.99	3.24	0.32	9.89	3.53	0.54	15.45	3.79	0.92	24.50
FR7	69.43	5.35	11.55	53.87	5.49	12.15	42.91	5.51	12.60	47.80	4.00	8.41	47.07	2.94	6.29	62.64	4.12	8.77

FR8	40.40	3.69	18.14	39.63	3.02	15.59	20.33	2.92	14.75	29.33	2.76	13.63	22.74	2.39	10.57	45.34	2.19	8.76
FR9	9.42	0.83	13.64	9.08	1.25	20.88	7.17	1.15	18.77	8.31	1.03	16.37	7.89	1.00	13.57	9.70	0.95	11.08
FR10	53.78	9.67	18.26	56.91	15.36	26.90	60.25	11.58	18.51	47.38	11.16	21.43	63.19	6.60	10.79	60.58	9.55	15.99
FR11	15.37	1.37	8.96	14.82	1.98	13.54	13.59	1.67	12.31	16.15	1.56	10.06	14.13	1.76	12.30	13.54	1.98	13.45
FR12	3.32	0.41	12.44	2.57	0.75	18.32	3.63	0.50	12.72	3.87	0.79	22.17	3.19	0.47	14.67	4.13	0.40	15.63
FR14	2.55	0.44	18.22	2.49	0.44	17.32	2.70	0.29	10.78	2.47	0.42	16.88	2.88	0.26	9.01	2.85	0.32	11.43
S1	65.18	8.75	9.22	65.28	8.54	10.15	65.23	5.45	6.41	67.81	8.82	10.09	64.66	4.48	4.35	74.88	6.56	6.95
S2	15.22	0.04	17.23	13.18	0.04	20.78	14.12	0.03	16.54	13.19	0.03	18.18	14.22	0.03	13.92	15.26	0.04	15.63
S3	0.06	0.01	13.45	0.05	0.01	15.37	0.05	0.01	12.67	0.05	0.01	15.92	0.05	0.01	12.37	0.06	0.01	11.97
S4	8.57	1.74	20.35	8.23	2.01	24.73	8.01	1.78	22.32	7.83	1.58	20.34	6.03	0.94	15.69	5.04	0.78	15.62
S5	0.12	0.03	24.49	0.13	0.04	28.19	0.13	0.03	24.65	0.14	0.03	24.58	0.17	0.03	15.82	0.20	0.02	11.15
S6	0.10	0.04	43.55	0.10	0.04	42.59	0.10	0.04	43.54	0.11	0.04	37.40	0.13	0.04	33.65	0.15	0.04	29.40
S7	1.92	0.41	14.02	1.21	0.35	15.99	1.25	0.29	12.75	1.31	0.34	14.80	1.60	0.29	11.17	2.10	0.38	11.76
S8	1.70	0.20	11.66	1.27	0.18	14.55	1.26	0.11	8.46	1.29	0.18	13.89	1.46	0.14	9.62	1.83	0.16	8.89
S9	4.57	0.35	7.73	4.03	0.55	13.72	3.96	0.45	11.35	4.14	0.50	12.06	4.65	0.26	5.53	5.12	0.37	7.26
S10	3.12	0.20	6.45	2.84	0.24	8.44	2.88	0.23	8.02	2.90	0.29	10.11	3.14	0.09	2.90	3.25	0.09	2.91
S11	113.39	7.47	7.25	101.62	7.48	7.47	101.52	7.51	7.42	106.65	14.13	13.32	111.03	16.18	14.65	116.73	16.51	12.24
S12	4.13	0.03	27.76	4.09	0.02	23.43	4.19	0.02	20.60	4.10	0.02	22.80	4.12	0.02	13.80	4.14	0.01	10.35
S13	77.80	12.87	16.59	68.97	12.85	18.90	70.11	12.05	17.25	72.63	13.00	17.99	83.20	6.35	7.67	92.36	4.77	5.24
S14	54.09	9.54	14.76	50.32	7.73	11.15	53.84	7.31	9.80	53.56	8.61	13.40	51.47	8.42	11.84	54.13	15.16	20.74

**Anexo 3.1.** Accesiones custodiadas, cultivadas y nativas de *P. edulis* f *edulis*, que hicieron parte del estudio con sus respectivas zonas de colecta. Potencial hídrico promedio de accesiones registrado a mediodía ( $\Psi_{12:00\text{ h}}$ ) y a las 4:00 h o prealba ( $\Psi_{4:00\text{ h}}$ ), en las dos localidades evaluadas. Ori=Origen 1=cultivado 2=custodiado 3=nativa. El asterisco \* señala los valores máximo y mínimo obtenidos en cada parámetro.

Accesión	Coordenadas	Altitud	Dpto	Ori	Pasca (1800 msnm)		Susacón (2500 msnm)	
					$\psi_{12:00\text{ h}}$	$\psi_{4:00\text{ h}}$	$\psi_{12:00\text{ h}}$	$\psi_{4:00\text{ h}}$
BUN005	4° 39,317' N 74° 24,120' W	1510	C/marca	1	-0,58±0.013	-0,2±0.002	-0,76±0.03	-0,3±0.002
BUN007	4° 18,510' N 74° 20,200' W	1930	C/marca	1	-0,53±0.017	-0,2±0.005	-0,65±0.01	-0,25±0.005
BUN017	4° 18,179' N 74° 16,958' W	2427	C/marca	1	-0,6±0.042	-0,15±0.001	-0,6±0.06	-0,28±0.006
BUN018	4° 37,582' N 75° 5,453' W	1915	Tolima	1	-0,55±0.15	-0,11±0.02	-0,6±0.04	-0,3±0.004
BUN028	6° 9.856N 73°21.123 W	1642	Santander	1	-0,6±0.023	-0,2±0.001	-0,65±0.06	-0,3±0.001
BUN029	6° 9.856N 73°21.123 W	1642	Santander	1	*-0,65±0.078	-0,15±0.001	*-0,78±0.015	-0,35±0.01
BUN042	5° 43.156' N 73° 41.215' W	2100	Boyacá	1	-0,58±0.013	-0,2±0.005	-0,63±0.001	-0,35±0.001
BUN050	4°48,478' N 74°37,608' W	2050	C/marca	1	-0,6±0.056	-0,2±0.003	-0,58±0.06	-0,35±0.005
BUN101	Agrosavia		Antioquia	2	-0,5±0.014	-0,17±0.01	-0,65±0.03	-0,26±0.009
BUN145	Agrosavia		Antioquia	2	-0,6±0.01	-0,18±0.006	-0,68±0.06	*-0,36±0.008
BUN3866	Agrosavia		Antioquia	2	*-0,65±0.013	-0,15±0.003	-0,68±0.01	-0,31±0.006
BUN3869	Agrosavia		Antioquia	2	-0,55±0.01	-0,18±0.003	-0,65±0.01	-0,25±0.006
BUN3870	Agrosavia		Antioquia	2	-0,58±0.011	-0,18±0.009	-0,57±0.01	-0,3±0.003
BUN3873	Agrosavia		Antioquia	2	-0,59±0.012	-0,18±0.001	-0,68±0.003	-0,28±0.006
BUN4092	Agrosavia		Antioquia	2	-0,53±0.052	-0,17±0.02	-0,68±0.05	-0,29±0.003
BUN4095	Agrosavia		Antioquia	2	-0,58±0.001	-0,18±0.01	-0,63±0.025	-0,29±0.003
BUN001	4° 18,671' N 74° 20,116' W	1887	C/marca	3	-0,53±0.015	-0,15±0.01	-0,55±0.05	-0,1±0.03
BUN002	4° 38,483' N 74° 4,930' W	2628	C/marca	3	-0,43±0.012	-0,18±0.06	-0,62±0.07	-0,2±0.009
BUN003	4° 39,250' N 74° 23,651' W	1484	C/marca	3	-0,3±0.031	-0,13±0.09	-0,63±0.001	-0,13±0.006
BUN004	4° 40,667' N 74° 5,543' W	2560	C/marca	3	-0,43±0.011	-0,15±0.01	-0,54±0.01	-0,22±0.001
BUN006	4° 18,510' N 74° 20,200' W	1910	C/marca	3	*-0,25±0.012	-0,1±0.01	*-0,41±0.001	*-0,09±0.001
BUN009	5° 54,125' N 73° 6,574' W	2187	Boyacá	3	*-0,27±0.011	-0,1±0.08	-0,53±0.032	-0,28±0.002
BUN010	5° 53,905' N 73° 6,214' W	2188	Boyacá	3	-0,5±0.014	-0,2±0.01	-0,56±0.01	-0,12±0.001
BUN011	5° 42,843' N 73° 36,482' W	2451	Boyacá	3	-0,28±0.013	*-0,02±0.07	-0,58±0.02	-0,2±0.003
BUN013	5° 41,190' N 73° 16,678' W	2704	Boyacá	3	-0,5±0.17	-0,2±0.01	-0,63±0.015	-0,13±0.005
BUN014	5° 41,336' N 73° 16,785' W	2760	Boyacá	3	-0,55±0.152	-0,12±0.002	-0,58±0.05	-0,28±0.006
BUN015	4° 26,423' N 75° 25,844' W	1890	Tolima	3	-0,33±0.011	-0,18±0.02	-0,73±0.05	-0,18±0.006
BUN016	4° 19,830' N 75° 78,243' W	1503	Quindío	3	-0,35±0.012	-0,1±0.03	-0,62±0.05	-0,23±0.002
BUN020	1° 10,502' N 76°53,266' W	2153	Putumayo	3	*-0,25±0.012	-0,1±0.06	*-0,42±0.06	-0,27±0.001
BUN021	1° 10,517' N 76°53,295' W	2108	Putumayo	3	-0,3±0.014	-0,13±0.01	-0,53±0.01	-0,2±0.0001
BUN022	1° 10,573' N 76°54,236' W	2134	Putumayo	3	-0,4±0.001	-0,18±0.05	-0,61±0.09	-0,2±0.008
BUN023	1° 10,578' N 76°54,310' W	2134	Putumayo	3	-0,3±0.013	*-0,23±0.02	-0,63±0.01	-0,12±0.001
BUN024	1°18,693' N 77°20,309' W	2226	Nariño	3	*-0,24±0.01	-0,1±0.012	*-0,42±0.02	-0,1±0.001
BUN025	1°20,493' N 77°219,938' W	1994	Nariño	3	-0,36±0.045	-0,15±0.02	-0,75±0.01	-0,2±0.005
BUN026	1°22,094' N 77°19,553' W	1931	Nariño	3	-0,43±0.013	-0,05±0.001	-0,48±0.056	-0,2±0.008
BUN027	1°19,693' N 77°20,309' W	1973	Nariño	3	-0,5±0.023	-0,12±0.06	*-0,88±0.01	-0,2±0.002
BUN028	1°13,290' N 77°27,005' W	1483	Nariño	3	-0,6±0.06	-0,15±0.005	-0,65±0.021	-0,2±0.006
BUN032	7°2,256' N 72°56,520' W	2010	Nte Sant	3	-0,6±0.056	-0,18±0.03	-0,78±0.01	-0,1±0.001

BUN033	7°16,555'N 72°58,086'W	2185	Nte Sant	3	-0,55±0.041	-0,1±0.005	-0,68±0.01	-0,23±0.002
BUN034	2° 11,935'N 76° 3,237' W	2030	Huila	3	-0,55±0.02	-0,2±0.003	-0,63±0.015	-0,15±0.008
BUN035	2° 12,128'N 76° 4,460' W	2127	Huila	3	-0,55±0.014	-0,2±0.005	-0,65±0.05	-0,2±0.004
BUN036	2° 12,070'N 76° 4,565' W	2146	Cauca	3	-0,4±0.02	-0,18±0.01	-0,63±0.03	-0,1±0.006
BUN037	2° 15,454'N 76° 11,789' W	2357	Huila	3	-0,48±0.023	-0,08±0.02	-0,73±0.03	-0,15±0.001
BUN038	2° 16,211'N 76° 12,162' W	2431	Huila	3	-0,43±0.045	-0,2±0.001	-0,48±0.01	-0,12±0.009
BUN039	1° 53,485'N 76° 19,465' W	1893	Huila	3	-0,5±0.036	-0,2±0.01	-0,48±0.036	-0,12±0.004
BUN040	1° 51,346'N 76° 22,331' W	2114	Huila	3	-0,43±0.012	-0,18±0.07	-0,68±0.001	-0,25±0.006
BUN041	1° 51,142'N 76° 22,350' W	2175	Huila	3	-0,55±0.019	-0,2±0.003	-0,63±0.056	-0,2±0.002
BUN046	4°20,156'N 74°21,356'W	2117	C/marca	3	-0,53±0.015	-0,15±0.001	-0,65±0.021	-0,18±0.003
BUN047	3°54'36"N 75°28'89"W	1450	Tolima	3	-0,5±0.015	-0,15±0.05	-0,58±0.01	-0,18±0.001
BUN048	4°56,639'N 75°75,112'W	1298	Quindío	3	-0,5±0.063	-0,18±0.01	-0,46±0.03	-0,18±0.003

### Anexo 3.2. Análisis de suelo en las localidades de estudio.



Muestra 4 Finca Pasca

Parámetro	Unidades	Resultado	Técnica analítica
pH	----	5.24	Potenciométrico. NTC – 5264 Calidad del suelo. Determinación de pH
Carbóno orgánico	%	2.3%	Colorimétrica. NTC – 5403 Calidad de Suelo. Determinación del Carbono Orgánico.
Bases intercambiables	Ca	2.71	Absorción atómica. NTC – 5439 Calidad de suelo. Determinación de las bases intercambiables: los cationes calcio, magnesio, sodio y potasio. Método de extracción con acetato amonio 1 N y pH 7.
	K	0.71	
	Mg	0.70	
	Na	0.13	
CICE	meq/100g	5.16	Estimado por suma de bases y acidez intercambiables. NTC 5268 Calidad del suelo. Determinación de la capacidad de intercambio catiónico.
Acidez de intercambio	meq/100g	0.91	Volumétrico. NTC – 5263 Calidad del suelo. Determinación de la acidez intercambiable.
Fósforo disponible	mg/kg	0.21	Colorimétrico. NTC – 5350 Calidad de suelo. Determinación de fósforo disponible. Método de Bray I – reducción con cloruro estañoso
Azufre disponible	mg/kg	35.4	Turbidimétrico. NTC - 5402 Calidad del suelo. Determinación del azufre disponible
Micronutrientes Cu Fe Mn Zn B	Cu	< 0.034	Absorción atómica. NTC 5526 Calidad de suelo. Determinación de micronutrientes disponibles: cobre, zinc, hierro y manganeso.  Para boro: extracción por el método de Berger y Troug y determinación por absorción atómica
	Fe	0.91	
	Mn	0.034	
	Zn	0.067	
	B	< 0.6	
Aluminio	mg/kg	8.86	Absorción atómica. NTC 5526 Calidad de suelo
Arcilla	%	4.4	Densimétrica
limo		35.6	
Arena		60.0	
Textura	----	Franco Arenoso	Triángulo de clasificación textural USDA
Densidad aparente	g/cm <sup>3</sup>	1.42	Método del cilindro

Autorizó

**MCs Walter Hernando Pérez**

Docente Investigador - Jefe de Laboratorio

Departamento de Laboratorios de Investigación en Ciencias Exactas y Naturales - Bogotá D.C. - Colombia

Universidad ECCI - sede P. [www.ecci.edu.co](http://www.ecci.edu.co)

3537171 ext. 204

INSTITUCIÓN DE EDUCACIÓN SUPERIOR VIGILADA POR EL M.E.N. Resolución No. 13370 de 19 de Agosto de 2014 Otorgada por el M.E.N. NIT. 860.401.496-0





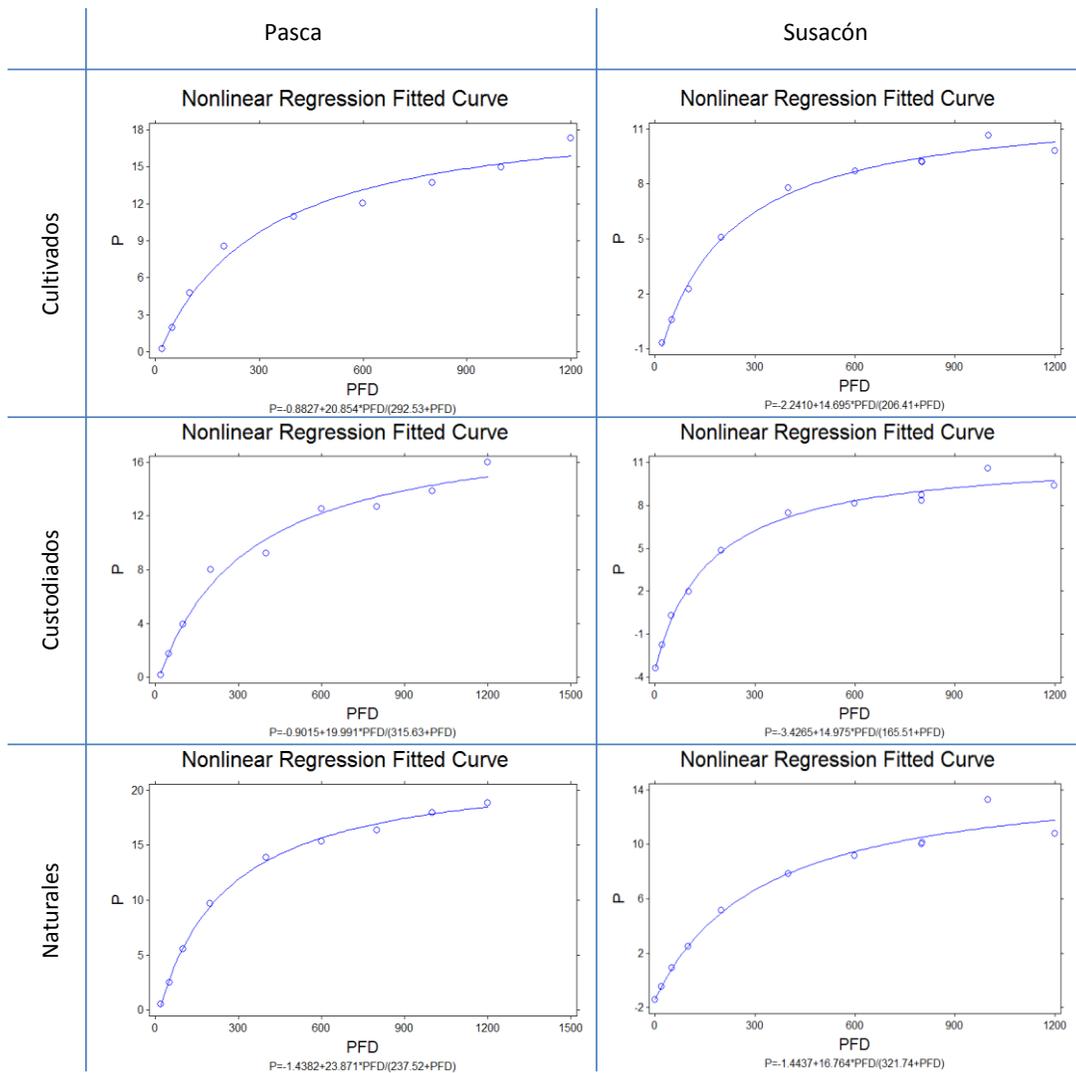
### Muestra 2 Finca Susacon

Parámetro	Unidades	Resultado	Técnica analítica
pH	----	7.40	Potenciométrico. NTC – 5264 Calidad del suelo. Determinación de pH
Carbóno orgánico	%	%	Colorimétrica. NTC – 5403 Calidad de Suelo. Determinación del Carbono Orgánico.
Bases intercambiables	Ca	13.01	Absorción atómica. NTC – 5439 Calidad de suelo. Determinación de las bases intercambiables: los cationes calcio, magnesio, sodio y potasio. Método de extracción con acetato amonio 1 N y pH 7.
	K	0.49	
	Mg	1.50	
	Na	0.074	
CICE	meq/100g	15.70	Estimado por suma de bases y acidez intercambiables. NTC 5268 Calidad del suelo. Determinación de la capacidad de intercambio catiónico.
Acidez de intercambio	meq/100g	0.63	Volumétrico. NTC – 5263 Calidad del suelo. Determinación de la acidez intercambiable.
Fósforo disponible	mg/kg	0.28	Colorimétrico. NTC – 5350 Calidad de suelo. Determinación de fósforo disponible. Método de Bray I – reducción con cloruro estañoso
Azufre disponible	mg/kg	26.5	Turbidimétrico. NTC - 5402 Calidad del suelo. Determinación del azufre disponible
Micronutrientes Cu Fe Mn Zn B	Cu	< 0.034	Absorción atómica. NTC 5526 Calidad de suelo. Determinación de micronutrientes disponibles: cobre, zinc, hierro y manganeso.
	Fe	2.97	
	Mn	0.84	Para boro: extracción por el método de Berger y Troug y determinación por absorción atómica
	Zn	0.072	
	B	< 0.6	
Aluminio	mg/kg	4.25	Absorción atómica. NTC 5526 Calidad de suelo
Arcilla	%	20.9	Densimétrica
limo		41.9	
Arena		37.2	
Textura	----	franco	Triángulo de clasificación textural USDA
Densidad aparente	g/cm <sup>3</sup>	1.28	Método del cilindro

**Anexo 3.3.** Tasa fotosintética, tasa transpiratoria, conductancia estomática y uso eficiente del agua extrínseco e intrínseco en las accesiones de gulupa *P. edulis* f *edulis*, en las dos zonas de cultivo.  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$   $n_{custodiadas}=8$ .. Con asterisco\* se indican los mejores comportamientos relacionados con el intercambio de gases.

Accesión	Origen	Pasca					Susacón				
		A	E	gs	WUEe	WUEi	A	E	gs	WUEe	WUEi
BUN005	Cultivado	9.1±0.2	2.4±0.01	0.9±0.01	3.79±0.01	1.01±0.1	8.66±0.1	2.69±0.01	1.2±0.01	3.21±0.2	7.21±0.1
BUN007	Cultivado	9.5±0.2	2.3±0.2	1.1±0.02	4.13±0.5	8.63±0.5	8.19±0.2	2.52±0.1	1.05±0.02	3.25±0.3	7.8±0.2
BUN017	Cultivado	9.1±0.6	1.9±0.6	0.8±0.02	4.55±0.6	11.37±0.8	7.5±0.1	1.83±0.3	0.7±0.02	4.09±0.2	10.71±0.9
BUN018	Cultivado	9.5±0.6	2.2±0.1	0.9±0.03	4.31±0.9	10.5±0.8	7.07±0.2	2.4±0.6	0.74±0.03	2.94±0.1	9.55±0.8
BUN028	Cultivado	10.6±0.8	2.5±0.2	1.2±0.03	4.24±0.8	8.83±0.6	7.29±0.2	2.73±0.6	1.12±0.03	2.67±0.6	6.51±0.6
BUN029	Cultivado	10.3±0.4	2.7±0.3	1.1±0.03	3.81±0.1	9.36±0.6	7.25±0.2	1.86±0.5	0.82±0.05	3.89±0.1	8.84±0.2
BUN042	Cultivado	11.1±0.5	2.7±0.2	1.2±0.01	4.11±0.5	9.25±0.8	7.75±0.1	2.13±0.5	0.75±0.05	3.63±0.3	10.32±0.8
BUN050	Cultivado	10.8±0.7	2.40±0.1	0.9±0.02	4.5±0.4	10.8±0.9	8.33±0.3	2.73±0.1	1.13±0.06	3.05±0.1	7.38±0.5
BUN101	Custodiado	11.4±0.9	2.3±0.3	1.2±0.02	4.95±0.6	9.2±0.6	8.66±0.3	2.81±0.1	1.32±0.02	3.08±0.2	6.56±0.5
BUN145	Custodiado	9.9±0.7	1.9±0.1	1.1±0.01	4.95±0.9	9.41±0.8	8.23±0.21	1.96±0.1	0.75±0.02	4.19±0.3	10.97±0.6
BUN3866	Custodiado	11.1±0.9	2.9±0.6	1.2±0.01	3.7±0.5	9.25±0.6	8.15±0.1	1.99±0.2	0.78±0.01	4.09±0.2	10.45±0.1
BUN3869	Custodiado	10.7±0.6	2.1±0.1	0.9±0.02	5.09±0.9	11.88±0.9	8.32±0.2	2.04±0.2	0.85±0.02	4.07±0.1	9.78±0.6
BUN3870	Custodiado	9.9±0.9	2.5±0.2	0.9±0.04	4.95±0.8	11.45±0.9	8.44±0.2	2.07±0.2	0.87±0.02	4.08±0.1	9.71±0.5
BUN3873	Custodiado	9.4±0.01	2.3±0.6	0.8±0.01	4.08±0.87	11.75±1.1	7.26±0.1	2.74±0.2	1.18±0.01	2.64±0.5	6.15±0.5
BUN4092	Custodiado	9.9±0.8	1.9±0.1	0.8±0.02	4.95±0.1	12.37±1.2	8.22±0.2	2.15±0.1	0.92±0.01	2.82±0.5	8.93±0.5
BUN4095	Custodiado	9.7±0.12	2.5±0.01	0.9±0.02	3.88±0.8	10.77±0.9	7.42±0.1	2.38±0.01	0.95±0.01	3.11±0.5	7.81±0.7
BUN001	Nativa	*13.6±0.15	*1.2±0.2	0.7±0.01	*8.75±0.41	*19.42±2.3	9.59±0.2	1.85±0.1	0.75±0.1	*5.18±0.3	12.78±0.6
BUN002	Nativa	10.5±0.36	2.1±0.3	1.1±0.02	4.38±0.15	9.54±1.1	8.47±0.3	1.86±0.2	0.71±0.01	4.55±0.1	11.92±0.6
BUN003	Nativa	11.1±0.98	2.1±0.6	0.9±0.02	5.28±0.6	12.33±0.9	8.73±0.2	1.91±.2	0.74±0.02	4.57±0.2	11.79±0.2
BUN004	Nativa	10.8±0.25	1.6±0.3	1.3±0.02	6.75±0.9	8.31±0.9	9.94±0.23	1.99±0.2	0.65±0.02	4.99±0.2	15.29±0.8
BUN006	Nativa	*12.4±0.71	2.8±0.6	0.8±0.02	4.42±0.8	15.5±1.1	*11.84±0.5	2.15±0.2	0.67±0.02	*5.04±0.2	*16.17±0.9
BUN009	Nativa	*12.8±0.78	3.1±0.2	0.9±0.01	4.12±0.71	*19.22±1.1	*12.61±0.6	2.31±0.2	0.54±0.02	*5.45±0.2	*19.25±1.1
BUN010	Nativa	*11.8±0.36	2.4±0.9	1.5±0.01	4.91±0.7	7.86±0.9	*11.21±0.5	1.99±0.2	0.63±0.02	*5.13±0.1	*16.24±1.2
BUN011	Nativa	*11.4±0.87	*1.1±0.1	0.9±0.01	*10.3±0.7	11.44±0.9	10.5±0.5	2.15±0.3	0.57±0.02	4.88±0.3	*18.42±1.2
BUN013	Nativa	10.3±0.96	1.4±0.1	0.8±0.01	4.75±0.9	13.25±1.2	10.65±0.9	2.14±0.3	0.57±0.02	*5.44±0.4	10.42±2.1
BUN014	Nativa	10.3±0.45	1.5±0.1	0.9±0.02	6.86±0.9	11.42±1.1	9.23±0.8	1.94±0.1	0.7±0.03	4.75±0.5	13.18±1.5
BUN015	Nativa	10.7±0.56	1.7±0.1	1.1±0.02	6.29±0.6	9.72±0.9	7.64±0.5	*1.75±0.1	0.85±0.03	4.36±0.6	8.98±0.9
BUN016	Nativa	10.7±0.85	1.5±0.05	0.7±0.02	7.13±0.7	14.28±1.1	8.01±0.6	1.87±0.2	0.79±0.02	4.28±0.1	10.13±0.5
BUN020	Nativa	11.4±0.36	2.3±0.01	0.9±0.02	5.7±0.6	12.63±1.1	9.09±0.8	1.91±0.2	0.71±0.02	4.75±0.2	12.81±0.2
BUN021	Nativa	10.9±0.89	1.9±0.02	0.9±0.02	4.1±0.2	13.24±1.2	8.26±0.7	1.81±0.2	0.75±0.02	4.56±0.2	11.01±1.5
BUN022	Nativa	10.4±0.96	2.1±0.01	0.7±0.03	5.5±0.5	15.71±1.3	9.53±0.6	1.87±0.2	0.83±0.02	*5.09±0.3	11.48±0.9
BUN023	Nativa	10.4±0.63	1.5±0.03	1.1±0.02	6.93±0.6	9.45±0.9	10.78±0.6	2.14±0.2	0.75±0.02	*5.03±0.5	14.37±1.2
BUN024	Nativa	*12.6±0.87	*1.3±0.1	0.9±0.01	4.6±0.6	14.21±1.1	*12.52±0.5	1.95±0.1	0.77±0.3	4.31±0.5	10.89±1.1
BUN025	Nativa	11.5±0.9	2.1±0.1	1.3±0.1	5.75±0.5	8.84±0.8	9.29±0.8	1.93±0.1	0.66±0.6	4.81±0.6	14.07±1.6
BUN026	Nativa	11.4±0.87	2.1±0.1	0.9±0.01	5.42±0.9	12.65±1.1	8.39±0.9	*1.73±0.2	0.81±0.05	*5.35±0.3	15.45±2.1
BUN027	Nativa	*12.9±0.8	1.5±0.2	1.5±0.5	3.68±0.9	8.6±0.9	8.49±0.8	1.95±0.2	0.79±0.06	4.35±0.5	10.74±1.2
BUN028	Nativa	10.1±0.96	*1.3±0.1	1.1±0.09	7.76±0.4	9.18±0.9	7.52±0.4	2.34±0.1	0.85±0.02	4.34±0.2	8.87±0.9
BUN032	Nativa	*12.8±0.99	1.7±0.1	0.9±0.01	3.45±0.6	14.21±1.1	9.27±0.9	1.94±0.1	0.87±0.06	4.77±0.5	10.65±0.8
BUN033	Nativa	11.2±0.74	2.1±0.2	0.8±0.01	5.33±0.6	14.57±1.2	8.48±0.1	1.87±0.2	0.84±0.06	4.53±0.2	10.09±0.8
BUN034	Nativa	10.3±0.96	*1.2±0.3	0.8±0.01	5.6±0.6	12.85±1.2	9.31±0.6	1.99±0.2	0.75±0.06	4.67±0.2	12.41±1.1
BUN035	Nativa	10.2±0.65	*1.1±0.1	0.9±0.01	3.02±0.5	11.34±1.2	10.15±0.5	2.17±0.2	0.81±0.06	4.68±0.1	12.53±1.1
BUN036	Nativa	*13.1±0.64	2.5±0.2	1.8±0.02	5.55±0.3	6.17±0.5	9.15±0.9	1.99±0.1	0.76±0.06	4.59±0.2	12.03±1.9
BUN037	Nativa	*13.6±0.97	*1.1±0.2	0.7±0.02	*9.27±0.8	*19.42±2.5	8.39±0.6	1.87±0.1	0.77±0.05	4.48±0.1	10.89±0.9
BUN038	Nativa	11.2±0.78	2.1±0.3	0.9±0.03	*8.58±0.9	12.43±1.2	8.76±0.8	1.86±0.2	0.81±0.06	4.71±0.3	10.81±0.9
BUN039	Nativa	11.3±0.61	2.3±0.3	0.8±0.03	4.91±0.9	14.12±2.1	9.31±0.9	1.93±0.2	0.75±0.06	4.82±0.2	12.41±0.9
BUN040	Nativa	10.8±0.56	1.4±0.1	1.1±0.01	7.71±0.9	9.81±0.9	8.75±0.9	1.85±0.3	0.76±0.02	4.72±0.5	11.51±0.8
BUN041	Nativa	10.4±0.55	*1.3±0.2	1.1±0.02	4.28±0.5	9.45±0.9	7.6±0.7	*1.77±0.3	0.81±0.05	4.29±0.4	9.38±0.6
BUN046	Nativa	*12.3±0.36	2.8±0.1	0.9±0.02	*8.01±0.8	13.31±1.1	10.25±0.6	2.14±0.2	0.6±0.05	4.78±0.6	*17.08±1.2
BUN047	Nativa	*13.6±0.74	*1.2±0.1	0.9±0.01	4.53±0.6	15.12±1.2	9.24±0.6	2.01±0.4	0.72±0.06	4.59±0.4	*16.49±1.5
BUN048	Nativa	10.2±0.67	1.4±0.1	0.8±0.01	7.28±0.5	12.75±1.1	10.06±0.7	2.05±0.5	0.61±0.04	4.91±0.5	12.83±1.1

**Anexo 3.4.** Curvas de saturación lumínica de la fotosíntesis en gulupa en las localidades de Pasca y Susacón. Acciones BUN017, 006 y 009



**Anexo 3.5.** Rendimiento cuántico máximo potencial del PSII (Fv/Fm) de las accesiones de gulupa en las zonas de cultivo.  $n_{\text{nativas}}=34$ ,  $n_{\text{cultivadas}}=8$ ,  $n_{\text{custodiada}}=8$ . \* = indica los valores mínimos obtenidos para la fluorescencia.

Accesión	origen	Fv/Fm Pasca	Fv/Fm Susacón
BUN005	Cultivado	0.86 ±0.15	0.97±0.056
BUN007	Cultivado	0.81±.023	*0.71±0.021
BUN017	Cultivado	0.91±0.62	0.84±0.023
BUN018	Cultivado	0.88±0.65	0.91±0.024
BUN028	Cultivado	0.94±0.64	0.90±0.031
BUN029	Cultivado	0.92±0.63	0.91±0.054
BUN042	Cultivado	0.94±0.84	0.85±0.085
BUN050	Cultivado	0.85±0.84	0.86±0.084
BUN101	Custodiado	0.91±0.32	0.88±0.056
BUN145	Custodiado	0.81±0.21	0.84±0.084
BUN3866	Custodiado	0.81±0.32	0.84±0.063
BUN3869	Custodiado	0.92±0.85	0.81±0.073
BUN3870	Custodiado	0.91±0.63	0.88±0.067
BUN3873	Custodiado	0.88±0.62	0.89±0.064
BUN4092	Custodiado	0.91±0.65	0.85±0.083
BUN4095	Custodiado	0.93±0.63	0.8±0.074
BUN001	Nativa	0.81±0.74	0.83±0.061
BUN002	Nativa	0.82±0.15	0.84±0.028
BUN003	Nativa	0.93±0.62	0.89±0.039
BUN004	Nativa	0.82±0.61	0.89±0.073
BUN006	Nativa	0.91±0.41	0.92±0.064
BUN009	Nativa	0.82±0.41	0.94±0.031
BUN010	Nativa	0.81±0.12	0.81±0.097
BUN011	Nativa	0.85±0.12	0.88±0.029
BUN013	Nativa	0.83±0.36	0.89±0.071
BUN014	Nativa	0.81±0.14	0.87±0.093
BUN015	Nativa	0.89±0.52	0.87±0.039
BUN016	Nativa	0.84±0.12	0.82±0.062
BUN020	Nativa	0.88±0.32	0.84±0.01
BUN021	Nativa	0.88±0.14	0.85±0.023
BUN022	Nativa	0.99±0.14	0.84±0.025
BUN023	Nativa	0.88±0.45	0.89±0.062
BUN024	Nativa	0.97±0.63	0.86±0.067
BUN025	Nativa	0.81±0.74	0.85±0.014
BUN026	Nativa	0.86±0.14	0.82±0.064
BUN027	Nativa	0.83±0.11	0.85±0.087
BUN028	Nativa	0.84±0.12	0.9±0.064
BUN032	Nativa	0.8±0.13	0.87±0.01
BUN033	Nativa	0.83±0.41	0.81±0.01
BUN034	Nativa	0.82±0.45	0.92±0.01
BUN035	Nativa	0.86±0.12	0.92±0.01
BUN036	Nativa	0.87±0.63	0.8±0.03
BUN037	Nativa	0.91±0.14	0.94±0.048
BUN038	Nativa	0.93±0.14	0.96±0.06
BUN039	Nativa	0.87±0.85	0.85±0.045
BUN040	Nativa	0.89±0.11	0.87±0.04
BUN041	Nativa	0.86±0.1	0.81±0.015
BUN046	Nativa	0.98±0.12	0.94±0.023
BUN047	Nativa	0.95±0.13	0.95±0.061
BUN048	Nativa	0.88±0.14	0.89±0.054

**Anexo 3.6.** Contenido de clorofilas y carotenoides para las accesiones de gulupa según la zona de cultivo.  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$   $n_{custodiadas}=8$ .

Accesión	origen	Pasca				Susacón			
		Chl a	Chl b	Chl ttal	Carotenoides totales	Chl a	Chl b	Chl ttal	Carotenoides totales
BUN005	Cultivado	1.362	0.65	2.502	0.442	1.372	0.784	2.242	0.62
BUN007	Cultivado	1.232	0.666	2.326	0.426	1.384	0.644	2.326	0.632
BUN017	Cultivado	1.33	0.702	2.282	0.442	1.366	0.846	2.262	0.59
BUN018	Cultivado	1.224	0.706	2.306	0.324	1.322	0.862	2.424	0.508
BUN028	Cultivado	1.352	0.65	2.342	0.326	1.306	0.864	2.2996	0.502
BUN029	Cultivado	1.392	0.626	2.312	0.5	1.362	0.766	2.2374	0.592
BUN042	Cultivado	1.328	0.59	2.362	0.386	1.346	0.942	2.1252	0.578
BUN050	Cultivado	1.318	0.832	2.544	0.322	1.304	0.784	1.996	0.508
BUN101	Custodiado	1.316	0.626	2.372	0.44	1.388	0.822	2.3712	0.628
BUN145	Custodiado	1.378	0.682	2.594	0.428	1.372	0.726	2.3104	0.76
BUN3866	Custodiado	1.498	0.798	2.532	0.424	1.368	0.742	2.2396	0.628
BUN3869	Custodiado	1.486	0.832	2.268	0.532	1.372	0.996	2.376	0.598
BUN3870	Custodiado	1.434	0.684	2.246	0.42	1.362	0.962	2.319	0.74
BUN3873	Custodiado	1.534	0.926	2.312	0.426	1.352	0.902	2.1194	0.576
BUN4092	Custodiado	1.358	0.632	2.37	0.392	1.384	0.846	2.3792	0.632
BUN4095	Custodiado	1.52	0.888	2.548	0.448	1.346	0.62	2.1574	0.596
BUN001	Nativa	1.232	0.826	2.482	0.52	1.372	0.624	2.398	0.598
BUN002	Nativa	1.242	0.704	2.426	0.43	1.364	0.686	2.3174	0.74
BUN003	Nativa	1.442	0.786	2.256	0.442	1.442	0.952	2.222	0.78
BUN004	Nativa	1.426	0.672	2.508	0.46	1.382	0.764	2.352	0.704
BUN006	Nativa	1.53	0.844	2.572	0.456	1.372	1.044	2.292	0.62
BUN009	Nativa	1.628	0.822	2.368	0.372	1.386	1.102	2.42	0.626
BUN010	Nativa	1.598	0.826	2.782	0.446	1.362	0.862	2.192	0.59
BUN011	Nativa	1.472	0.698	2.526	0.462	1.392	0.722	2.31	0.718
BUN013	Nativa	1.488	0.688	2.262	0.424	1.386	0.982	2.332	0.636
BUN014	Nativa	1.578	0.744	2.468	0.466	1.382	0.766	2.42	0.632
BUN015	Nativa	1.452	0.666	2.446	0.452	1.46	0.952	2.338	0.622
BUN016	Nativa	1.394	0.91	2.502	0.442	1.368	0.692	2.288	0.74
BUN020	Nativa	1.372	0.944	2.366	0.424	1.362	0.904	2.31	0.62
BUN021	Nativa	1.622	0.824	2.55	0.422	1.424	0.93	2.346	0.624
BUN022	Nativa	1.286	0.822	2.288	0.444	1.286	1.07	2.56	0.632
BUN023	Nativa	1.642	0.882	2.432	0.426	1.382	0.648	2.5	0.624

BUN024	Nativa	1.626	0.846	2.43	0.444	1.426	1.104	2.66	0.552
BUN025	Nativa	1.548	0.632	2.584	0.42	1.342	1.064	2.368	0.622
BUN026	Nativa	1.512	0.57	2.552	0.524	1.384	0.706	2.54	0.646
BUN027	Nativa	1.432	0.686	2.562	0.446	1.426	0.744	2.302	0.7
BUN028	Nativa	1.362	0.484	2.566	0.442	1.448	0.782	2.832	0.642
BUN032	Nativa	1.382	0.626	2.534	0.524	1.386	0.906	2.366	0.624
BUN033	Nativa	1.546	0.922	2.492	0.46	1.342	0.622	2.462	0.632
BUN034	Nativa	1.588	0.626	2.482	0.44	1.392	0.644	2.37	0.622
BUN035	Nativa	1.532	0.84	2.426	0.526	1.378	0.706	2.314	0.726
BUN036	Nativa	1.474	0.826	2.388	0.5	1.382	0.962	2.384	0.63
BUN037	Nativa	1.482	0.89	2.482	0.52	1.352	1.066	2.142	0.712
BUN038	Nativa	1.596	0.902	2.712	0.448	1.372	1.022	2.232	0.582
BUN039	Nativa	1.632	0.864	2.354	0.444	1.422	0.862	2.152	0.59
BUN040	Nativa	1.546	0.986	2.366	0.446	1.352	0.824	2.042	0.718
BUN041	Nativa	1.582	0.86	2.754	0.442	1.374	0.882	2.426	0.594
BUN046	Nativa	1.546	0.822	2.592	0.524	1.372	1.024	2.182	0.722
BUN047	Nativa	1.502	0.906	2.282	0.446	1.382	1.066	2.332	0.624
BUN048	Nativa	1.444	0.724	2.326	0.486	1.372	0.822	2.286	0.672

**Anexo 3.7.** Valores de factores de inflación de la varianza VIF obtenidos en la evaluación ecofisiológica de las accesiones de gulupa *P. edulis* f *edulis*, en dos localidades (Pasca 1800 msnm, Susacón 2500 msnm). Las demás variables fueron eliminadas por presentar un VIF superior a 4 para ambas localidades.  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$   $n_{custodiadaS}=8$ .  $n_{nativas}=34$ ,  $n_{cultivadas}=8$   $n_{custodiadaS}=8$ . En rojo se indican los valores VIF más altos.

Variable	VIF Pasca	VIF Susacón
$\psi_{12}$	1.77	1.22
E	1.62	1.15
WUEe	1.92	1.33
Amax	1.93	4.23
$\phi$ aparente	1.72	5.12
Fv/Fm	1.38	4.93
Clorofila b	1.42	4.06
PARsat	4.12	1.32
Carotenoides	4.87	1.23
DPV	4.41	1.06

**Anexo 4.1.** Localización del material vegetal colectado. GBS corresponde al código de secuenciación, Código UN al número de accesión otorgado en el banco de la Universidad Nacional. Las coordenadas y altura corresponden a la zona de colecta. El grupo corresponde a la organización poblacional de acuerdo a los valores fenotípicos y genotípicos evaluados simultáneamente, siendo “ne” las accesiones que no fueron evaluadas en campo.

GBS	Código UN	Coordenadas	altura	origen	Dpto	Grupo
GBS1	BUN001	4° 18,671' N 74° 20,116' W	1887	nativa	Cundinamarca	2
GBS2	BUN060	4° 18,702' N 74° 20,153' W	1890	nativa	Cundinamarca	ne
GBS3	BUN002	4° 38,483' N 74° 4,930' W	2628	nativa	Cundinamarca	2
GBS4	BUN003	4° 39,250' N 74° 23,651' W	1484	nativa	Cundinamarca	2
GBS5	BUN062	4° 39,756' N 74° 24,023' W	1485	nativa	Cundinamarca	Ne
GBS6	BUN004	4° 40,667' N 74° 5,543' W	2560	nativa	Cundinamarca	2
GBS7	BUN005	4° 39,317' N 74° 24,120' W	1510	cultivado	Cundinamarca	2
GBS8	BUN006	4° 18,510' N 74° 20,200' W	1910	nativa	Cundinamarca	3
GBS9	BUN007	4° 18,510' N 74° 20,200' W	1930	cultivado	Cundinamarca	2
GBS10	BUN008	5° 14,210' N 76° 1,598' W	1600	nativa	Risaralda	Ne
GBS11	BUN009	5° 54,125' N 73° 6,574' W	2187	nativa	Boyacá	2
GBS12	BUN010	5° 53,905' N 73° 6,214' W	2188	nativa	Boyacá	2
GBS13	BUN066	2° 56,269' N 75° 35,782' W	1320	nativa	Huila	Ne
GBS14	BUN067	2° 57,005' N 75° 34,863' W	1315	nativa	Huila	Ne
GBS15	BUN011	5° 42,843' N 73° 36,482' W	2451	nativa	Boyacá	2
GBS16	BUN068	5° 41,123' N 73° 36,306' W	2456	nativa	Boyacá	Ne
GBS17	BUN012	5° 15,110' N 76° 1,360' W	1600	nativa	Risaralda	Ne
GBS18	BUN013	5° 41,190' N 73° 16,678' W	2704	nativa	Boyacá	2
GBS19	BUN014	5° 41,336' N 73° 16,785' W	2760	nativa	Boyacá	2
GBS20	BUN015	4° 26,423' N 75° 25,844' W	1890	nativa	Tolima	2
GBS21	BUN069	4° 25,115' N 75° 24,206' W	1876	nativa	Tolima	Ne
GBS22	BUN070	4° 25,136' N 75° 24,459' W	1889	nativa	Tolima	Ne

GBS23	BUN016	4° 19,830'N 75° 78,243' W	1503	nativa	Quindío	2
GBS24	BUN071	2° 12,132'N 76° 4,512' W	2100	nativa	Huila	Ne
GBS25	BUN017	4° 18,179'N 74°16,958' W	2427	cultivado	Cundinamarca	2
GBS26	BUN018	4° 37,582'N 75° 5,453' W	1915	cultivado	Tolima	2
GBS27	BUN072	4° 37,612'N 75° 6,123' W	1900	cultivado	Tolima	Ne
GBS28	BUN019	2° 12,110'N 76° 4,463' W	2146	nativa	Cauca	2
GBS29	BUN020	1° 10,502'N 76°53,266'W	2153	nativa	Putumayo	2
GBS30	BUN022	1° 10,573'N 76°54,236'W	2134	nativa	Putumayo	2
GBS31	BUN021	1° 10,517'N 76°53,295'W	2108	nativa	Putumayo	2
GBS32	BUN023	1° 10,578'N 76°54,310'W	2134	nativa	Putumayo	2
GBS33	BUN024	1°18,693' N 77°20,309' W	2226	nativa	Nariño	2
GBS34	BUN026	1°22,094' N 77°19,553' W	1931	nativa	Nariño	3
GBS35	BUN073	1°21,910' N 77°19,114' W	1928	nativa	Nariño	Ne
GBS36	BUN027	1°19,693' N 77°20,309' W	1973	nativa	Nariño	2
GBS37	BUN074	1°19,693' N 77°20,309' W	1975	nativa	Nariño	Ne
GBS38	BUN028	6° 9.856'N 73°21.123' W	1642	cultivado	Santander	3
GBS39	BUN075	1°13,354' N 77°27,132' W	1510	nativa	Nariño	Ne
GBS40	BUN029	1°13,290' N 77°27,005' W	1483	nativa	Nariño	3
GBS41	BUN076	6° 9.775'N 73°21.254' W	1614	cultivado	Santander	Ne
GBS42	BUN030	5°35,610' N 75°49,115' W	1756	nativa	Antioquia	Ne
GBS43	BUN031	7°2,256' N 72°56,520' W	2010	nativa	Santander Nte	Ne
GBS44	BUN077	5°35,910' N 75°49,142' W	1810	nativa	Antioquia	Ne
GBS45	BUN032	2° 16,211' N 76° 12,162' W	2431	nativa	Huila	2
GBS46	BUN033	4° 16,311' N 74° 24,436' W	1715	nativa	Cundinamarca	2
GBS47	BUN078	4° 18,671' N 74° 20,116' W	1800	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS48	BUN034	2° 11,935' N 76° 3,237' W	2030	nativa	Huila	2

GBS49	BUN035	2° 12,128' N 76° 4,460' W	2127	nativa	Huila	3
GBS50	BUN059	4° 19,992' N 75° 78,315' W	1500	nativa	Quindío	Ne
GBS51	BUN037	2° 15,454' N 76° 11,789' W	2357	nativa	Huila	2
GBS52	BUN038	5°36,001' N 75°49,013' W	1800	nativa	Antioquia	2
GBS53	BUN039	1° 53,485' N 76° 19,465' W	1893	nativa	Huila	2
GBS54	BUN040	1° 51,346' N 76° 22,331' W	2114	nativa	Huila	2
GBS55	BUN041	1° 51,142' N 76° 22,350' W	2175	nativa	Huila	2
GBS56	BUN042	5° 41.526' N 73° 36.014' W	2142	cultivado	Boyacá	2
GBS57	BUN043	4° 16,272' N 74° 24,521' W	1700	nativa	Cundinamarca	Ne
GBS58	BUN058	7°16,555' N 72°58,086' W	2185	nativa	Santander Nte	Ne
GBS59	BUN044	7°16,420' N 72°58,133' W	2169	nativa	Santander Nte	Ne
GBS60	BUN046	4°20,156' N 74°21,356' W	2117	nativa	Cundinamarca	2
GBS61	BUN049	2° 12,070' N 76° 4,565' W	2146	nativa	Cauca	Ne
GBS62	BUN047	3°54'36"N 75°28'89"W	1450	nativa	Tolima	2
GBS63	BUN048	4°56,639' N 75°75,112' W	1298	nativa	Quindío	2
GBS64	BUN050	4°48,478' N 74°37,608' W	2050	cultivado	Cundinamarca	2
GBS65	BUN063	5° 42,898' N 73° 36,747' W	1950	cultivado	Caldas	Ne
GBS66	BUN064	5° 42,674' N 73° 36,531' W	1968	cultivado	Caldas	Ne
GBS67	BUN065	7° 6, 123' N 72° 56,023' W	1980	cultivado	Santander	Ne
GBS68	C101	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1
GBS69	C1982	Agrosavia		custodiado	Antioquia	Ne
GBS70	C145	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1
GBS71	C3868	Agrosavia		custodiado	Antioquia	Ne
GBS72	C3867	Agrosavia		custodiado	Antioquia	Ne
GBS73	C2068	Agrosavia		custodiado	Antioquia	Ne
GBS74	C3869	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1
GBS75	C3866	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1
GBS76	C3873	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1
GBS77	C3870	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1
GBS78	C4084	Agrosavia		custodiado	Antioquia	Ne
GBS79	C3871	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1

GBS80	BUN051	4°48,478N 74°37,608W	2050	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS81	BUN052	4,0720699N 74,5175362W	1550	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS82	BUN053	4,960864N 74,438006W	1180	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS83	BUN054	4,960864N 74,438006W	1180	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS84	BUN055	4,853655N 74,076258W	2520	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS85	BUN056	5,0166299N 73,9754362W	2650	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS86	BUN086	4°18,393N 74°20,358W	1800	flavicarpa	Putumayo	Ne
GBS87	BUN087	4°18,245N 74°20,458W	1810	flavicarpa	Putumayo	Ne
GBS88	BUN088	5° 42,898'N 73° 36,747' W	2146	flavicarpa	Putumayo	Ne
GBS89	BUN089	5° 42,905'N 73° 35,057' W	2143	flavicarpa	Putumayo	Ne
GBS90	BUN090	5° 41,102'N 73° 34,963' W	2150	flavicarpa	Putumayo	Ne
GBS91	BUN061	5° 42,001'N 73° 36,045' W	2583	cultivado	Boyacá	Ne
GBS92	BUN036	4°20,245'N 74°21,305'W	2100	nativa	Cundinamarca	1
GBS93	BUN045	4° 18,671'N 74° 20,116' W	1800	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS94	BUN057	4° 18,429'N 74° 20,243' W	1812	cultivado	Cundinamarca	Ne
GBS96	BUN025	1°20.493'N 77°219.938'W	1994	nativa	Nariño	1
GBS95	C4092	Agrosavia		custodiado	Antioquia	Ne
GBS97	C4095	Agrosavia		custodiado	Antioquia	1

**Anexo 4.2.** Descriptores cualitativos empleados en la caracterización de *Passiflora edulis* f. *edulis*. Se presenta la sigla de cada descriptor que fue empleada en los análisis estadísticos

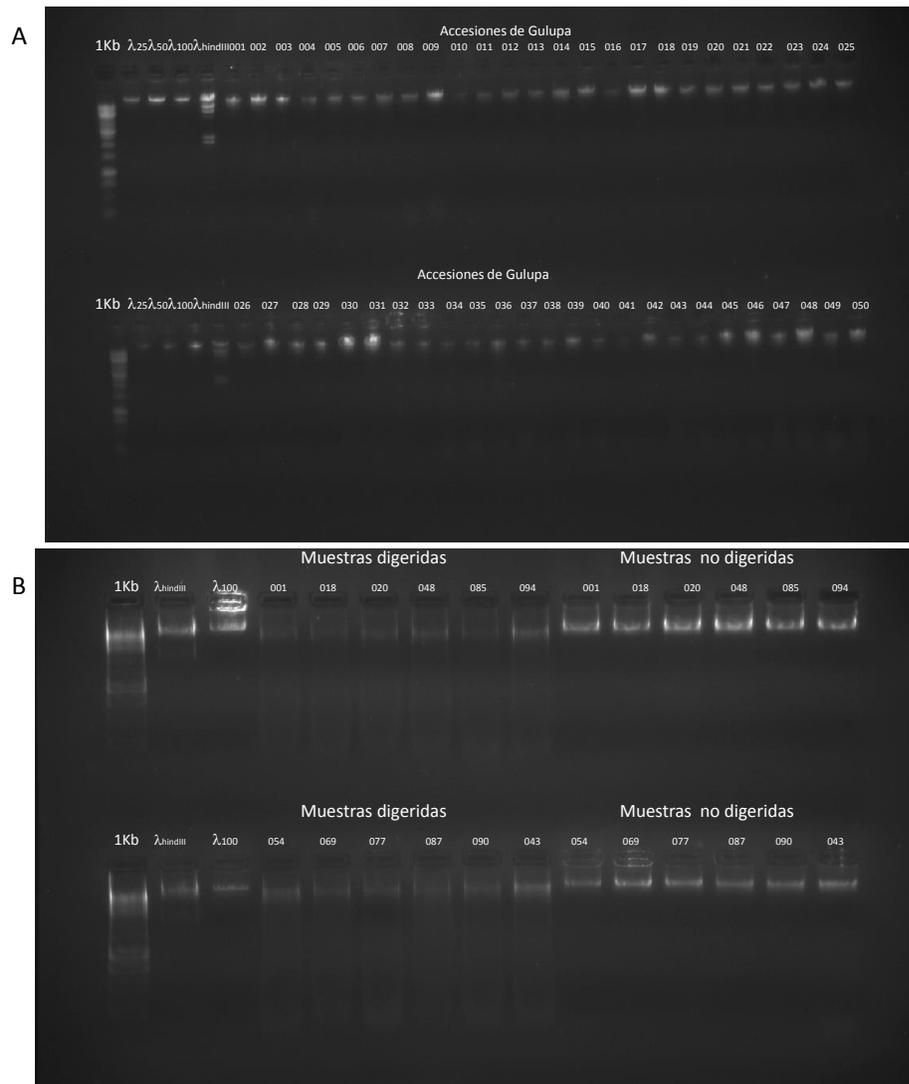
#	Órgano	Carácter cualitativo	Código alfa	fenotipo	Código	% Frecuencia
1	Tallo	tipo	Tt	Erecto	1	4
				Rastrero	2	96
2		ramificación	Tr	Alta	1	10
				Baja	2	90
3		Presencia de antocianina	Ta	Presente	1	10
				Ausente	2	90
4	Zarcillo	Presencia de antocianina	Za	Presente	1	10
				Ausente	2	90
5	Estipulas	Presencia de antocianina	Ea	Presente	1	8
				Ausente	2	92
6	Hoja	Forma	Hf	Presencia hoja entera	2	8
				Solo trilobulada	1	92
7		Margen foliar	Hm	Levemente aserrado	1	92
				Profundamente aserrado	2	8
8		Forma del ápice	Ha	Puntiagudo	1	92
				Redondeado	2	8
9		Pubescencia	Hp	Presente	1	2
				Ausente	2	38
12		Dureza	Hd	Blanda	1	2
				Coriácea	2	98
11		Color	Hc	Verde claro	1	18
				Verde Oscuro	2	82
12		Base foliar	Hb	Acuneado	1	92
				Cordado	2	8
13		Posición de nectarios extraflorales	Hn	En peciolo	1	90
				Entre venas	2	10
14	Brácteas	color	Bc	Solo verde	1	90
				Verde y morada	2	10
15	Flor	orientación	Fo	Péndula	1	96
				Semierecta	2	4
16		Tipo de corona	Fc	Simple	1	90
				Ramificada	2	10
17		color de pétalos	Fp	Blanco	1	52
				Blanco-hueso	2	48
18		color de sépalos	Fs	Verde	1	6
				Verde y morado	2	94
19		color en sépalos de proceso unifacial en su cara abaxial (espina)	Fe	Verde	2	94
				Rojizo	1	6
22		posición de la pubescencia	Fpu	Unifacial (aba o adaxial)	2	98
				Bifacial	1	2
21		forma de los sépalos	Ff	Triangular	1	98
				Punta de lanza	2	2
22		verticilos	Fv	Ocho	1	96
				Nueve	2	4
23		color filamentos internos	Fi	Violáceos	1	94
				Rojizos	2	6
24	Fruto	color fruto maduro-Pericarpio	Gc	Morado- negro	1	70
				Morado claro	2	30
25		color endocarpio	Ge	Blanco	1	82
				Blanco hueso	2	18
26		color pulpa	Gp	Amarillo pálido	1	70
				Naranja rojizo	2	30
27		forma	Gf	Redonda simétrica	1	90
				Ovalada	2	10
28	Semilla	forma	Sf	Redonda	1	90
				Triangular	2	10
29		color	Sc	Café claro	1	12
				Negro	2	88

**Anexo 4.3.** Descriptores cualitativos empleados en la caracterización de *Passiflora edulis* f. *edulis*. Se presenta la sigla de cada descriptor que fue empleada en los análisis estadísticos. Se presentan test de normalidad de Kolmogorov Smirnov(KS) y Cramer Von Mises (CVM)  $\bar{Y}$ = promedio.

#	Descriptor	Unidad	Código alfa	KS	CVM
1	Diámetro tallo	cm	T1	<0.01	<0.005
2	Distancia entrenudos	cm	T2	<0.01	<0.005
3	Tiempo alcanzar 100% longitud	Días	T3	<0.01	<0.005
4	Longitud zarcillos	cm	Z1	<0.01	<0.005
5	Diámetro zarcillos	cm	Z2	<0.01	<0.005
6	Long. base de estípulas	cm	EST1	<0.01	<0.005
7	Longitud vertical estípulas	cm	EST2	<0.01	<0.005
8	Longitud del peciolo	cm	P1	<0.01	<0.005
9	Diámetro de peciolo	cm	P2	<0.01	<0.005
12	Área foliar	cm <sup>2</sup>	H1	<0.01	<0.005
11	Longitud lóbulo central	cm	H2	<0.01	<0.005
12	Longitud $\bar{Y}$ lóbulos laterales	cm	H3	>0.15	>0.25
13	Longitud base foliar	cm	H4	<0.01	<0.005
14	Distancia $\bar{Y}$ entre ápices lobulares	cm	H5	>0.15	>0.25
15	Distancia $\bar{Y}$ de invaginación lobular	cm	H6	<0.01	<0.005
16	Angulo de divergencia	°	H7	<0.01	<0.005
17	Peso fresco foliar	gr	H9	<0.01	<0.005
18	Peso seco foliar	gr	H10	<0.01	<0.005
19	Longitud pedúnculo	cm	PED1	<0.01	<0.005
22	Diámetro de pedúnculo	cm	PED2	<0.01	<0.005
21	Longitud vertical de sépalos	cm	Sep1	0.09	0.09
22	Longitud base de sépalos	cm	Sep2	<0.01	<0.005
23	Área de sépalos	cm <sup>2</sup>	Se3	<0.01	<0.005
24	Longitud pedúnculo floral	cm	PF1	<0.01	<0.005
25	Diámetro pedúnculo floral	cm	PF2	0.1	0.2
26	Diámetro botón floral preantésis	cm	F1	<0.01	<0.005
27	Longitud botón floral preantésis	cm	F2	<0.01	<0.005
28	Longitud epicáliz	cm	F3	<0.01	<0.005
29	Longitud proceso unifacial	cm	F4	<0.01	<0.005
32	Peso fresco x flor	gr	F5	<0.01	<0.005
31	Peso seco x flor	gr	F6	<0.01	<0.005
32	Ancho pétalo	cm	F7	<0.01	<0.005
33	Largo pétalo	cm	F8	0.14	0.24
34	Área del pétalo	cm <sup>2</sup>	F9	>0.15	>0.25
35	Diámetro opérculo	cm	F10	<0.01	<0.005
36	Longitud androginóforo	cm	F11	<0.01	<0.005
37	Longitud filamento liguliforme	cm	F12	<0.01	<0.005
38	Longitud filamento dentiforme	cm	F13	>0.15	>0.25
39	Longitud estambre	cm	F14	<0.01	<0.005
42	Longitud antera	cm	F15	>0.15	0.09
41	Longitud estilo	cm	F16	<0.01	<0.005
42	Diámetro longitudinal ovario	cm	F17	<0.01	<0.005
43	Diámetro transversal ovario	cm	F18	<0.01	<0.005
44	Diámetro estigma	cm	F19	<0.01	<0.005
45	Duración 1 ciclo	Días	DC1	<0.01	<0.005
46	Diámetro transversal del fruto	cm	FR1	<0.01	<0.005
47	Diámetro longitudinal del fruto	cm	FR2	<0.01	<0.005
48	Volumen del fruto	cm <sup>3</sup>	FR13	<0.01	<0.005
49	Numero de semillas * fruto	#	FR3	<0.01	<0.005
52	Grosor pericarpo	mm	FR4	<0.01	<0.005
51	Grosor del hueso	cm	FR5	<0.01	<0.005
52	Longitud de pedúnculo	cm	FR6	0.07	0.07
53	Peso fresco x fruto	gr	FR7	<0.01	<0.005
54	Peso pulpa fresco * fruto	gr	FR8	<0.01	<0.005
55	Peso pulpa seco * fruto	gr	FR9	<0.01	<0.005
56	Numero de frutos * planta	#	FR10	<0.01	<0.005

57	Grados brix	°	FR11	0.09	0.11
58	Acidez titulable	°brix	FR12	<0.01	<0.005
59	Peso de fruta x planta	Kg/planta	FR13	<0.01	<0.005
60	# foveaspor cara en semilla	#	Se1	<0.01	<0.005
61	Área de semilla	mm <sup>2</sup>	Se2	<0.01	<0.005
62	Volumen de semilla	mm <sup>3</sup>	Se3	<0.01	<0.005
63	Área foveasde semilla	mm <sup>2</sup>	Se4	<0.01	<0.005
64	Profundidad foveasde semilla	µm	Se5	<0.01	<0.005
65	Grosor pericarpo en alvéolos	µm	Se6	<0.01	<0.005
66	Peso cien semillas fresco	g	Se7	<0.01	<0.005
67	Peso cien semillas 5%humedad	g	Se8	<0.01	<0.005
68	Longitud horizontal semilla	mm	Se9	<0.01	<0.005
69	Longitud vertical semilla	mm	Se10	<0.01	<0.005
72	Angulo vértices	°	Se11	<0.01	<0.005
71	Grosor pericarpo	µm	Se12	<0.01	<0.005
72	% viabilidad	%	Se13	<0.01	<0.005
73	% germinación	%	Se14	<b>0.1</b>	<b>0.47</b>

**Anexo 4.4** Representación de la evaluación de la calidad de DNA de accesiones de *P. edulis* f *edulis* (cultivada, custodiada o nativa). A. Gel de agarosa al 1% con gradiente de concentración del fago  $\lambda_{25}$ ,  $\lambda_{50}$ ,  $\lambda_{100}$ . B. Evaluación de la digestión con HindIII



**Anexo 4.5.** Estimación de la calidad en la secuenciación de segmentos de 150pb en *Passiflora edulis* f. *edulis* procedente de accesiones cultivadas, custodiadas y nativas. A. secuencia forward B. secuencia reverse. Las tablas superiores muestran las estadísticas de la secuenciación y en las gráficas inferiores se indican los valores de calidad, mediante las franjas roja, amarilla y verde con valores de calidad baja, media y alta respectivamente.

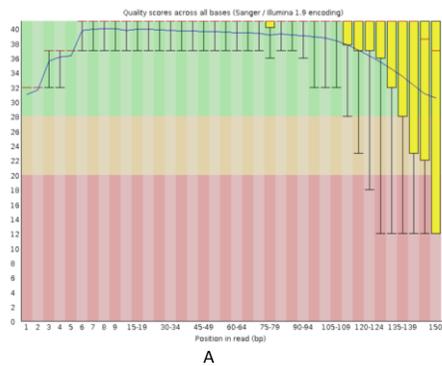
✔ **Basic Statistics**

Measure	Value
Filename	HSV5JCCXY_7_170906_FR07888693_Other__R_170906_ROBELS_LIBX10_M001_R1.fastq.gz
File type	Conventional base calls
Encoding	Sanger / Illumina 1.9
Total Sequences	45650522
Sequences flagged as poor quality	0
Sequence length	129-150
%GC	47

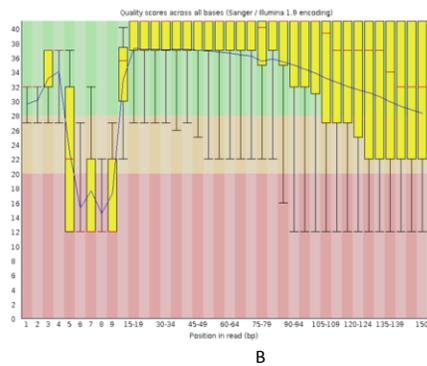
✔ **Basic Statistics**

Measure	Value
Filename	HSV5JCCXY_7_170906_FR07888693_Other__R_170906_ROBELS_LIBX10_M001_R2.fastq.gz
File type	Conventional base calls
Encoding	Sanger / Illumina 1.9
Total Sequences	45650522
Sequences flagged as poor quality	0
Sequence length	35-150
%GC	46

✔ **Per base sequence quality**



✘ **Per base sequence quality**



**Anexo 4.6.** Valores de heterocigosidad, contenido de información polimórfica (PIC) y diversidad genética de los SNPs seleccionados de la población de gulupa

Rs#	alelos	Posición	Heterocigosidad	PIC.	Diversidad genética
7221_63	A/G	129224	0.14	0.25	0.27
7152_80	C/G	129147	0.19	0.15	0.19
7086_9	A/G	128891	0.19	0.17	0.21
7085_82	G/T	128879	0.27	0.29	0.31
7010_14	A/G	128693	0.43	0.31	0.36
7006_80	C/T	128671	0.24	0.32	0.35
6983_87	A/G	128547	0.39	0.2	0.25
6947_22	T/C	128343	0.35	0.13	0.18
6917_10	T/C	128244	0.07	0.11	0.13
6902_30	A/G	128178	0.34	0.47	0.49
6898_77	T/C	128123	0.06	0.41	0.43
6887_30	A/G	127960	0.33	0.46	0.51
6882_15	T/C	127802	0.03	0.4	0.47
6840_10	C/A	127637	0.38	0.32	0.36
6836_75	A/G	127575	0.03	0.46	0.48
6832_56	T/C	127463	0.40	0.25	0.3
6808_143	G/T	127404	0.25	0.13	0.15
6782_15	A/G	127071	0.42	0.24	0.34
6779_8	A/G	126940	0.34	0.19	0.23
6715_85	G/T	126747	0.12	0.41	0.47
6713_30	T/C	126589	0.43	0.12	0.14
6709_167	G/C	126556	0.70	0.5	0.56
6701_94	C/G	126337	0.24	0.39	0.43
6692_71	A/G	126189	0.31	0.41	0.43
6659_98	T/C	126114	0.64	0.53	0.63
6635_66	T/C	126002	0.01	0.55	0.57
6582_63	C/T	125828	0.07	0.56	0.71
6565_14	T/C	125652	0.15	0.15	0.17
6562_9	T/C	125497	0.23	0.1	0.1
6454_50	T/G	125413	0.19	0.06	0.14
6451_26	C/G	125266	0.18	0.42	0.46
6423_19	T/C	125117	0.17	0.36	0.38
6413_85	G/C	125058	0.18	0.41	0.43
6394_69	A/G	124909	0.11	0.35	0.37
6388_14	G/A	124772	0.21	0.27	0.32
6379_12	A/G	124600	0.04	0.41	0.49
6372_100	G/C	124585	0.59	0.39	0.41
6370_51	C/T	124415	0.10	0.08	0.14
6347_141	T/C	124351	0.11	0.19	0.21
6328_48	T/C	124135	0.01	0.14	0.16
6324_14	G/A	124013	0.07	0.36	0.4
6309_80	C/T	123997	0.74	0.56	0.58
6299_110	A/C	123910	0.18	0.44	0.49
6250_45	A/G	123707	0.29	0.34	0.36
6236_60	A/G	123633	0.66	0.49	0.5
6228_28	C/T	123444	0.21	0.48	0.56
6222_71	T/C	123338	0.37	0.5	0.52
6198_141	G/T	123264	0.56	0.51	0.53

6193_9	A/G	123002	0.22	0.44	0.48
6191_107	G/A	122987	0.57	0.46	0.53
6153_131	T/C	122761	0.05	0.58	0.62
6149_11	A/G	122511	0.02	0.6	0.62
6147_34	T/C	122422	0.05	0.61	0.63
6127_61	A/G	122312	0.36	0.46	0.54
6123_14	T/C	122095	0.20	0.51	0.55
6109_144	T/C	122077	0.85	0.45	0.49
6090_56	A/G	121886	0.14	0.37	0.42
6085_67	A/G	121809	0.06	0.51	0.56
6068_28	A/G	121642	0.21	0.3	0.32
6066_67	A/C	121594	0.21	0.23	0.3
6063_66	T/C	121423	0.22	0.43	0.47
6059_37	A/G	121224	0.47	0.1	0.2
6058_88	T/C	121183	0.86	0.37	0.39
6052_60	A/G	120985	0.36	0.18	0.2
6034_90	T/C	120874	0.07	0.29	0.32
6024_22	A/T	120714	0.77	0.24	0.27
6012_22	T/C	120509	0.46	0.46	0.48
6004_49	C/A	120399	0.19	0.17	0.23
6001_10	A/G	120259	0.09	0.54	0.56
5981_140	C/T	120247	0.84	0.48	0.51
5980_42	T/C	120010	0.13	0.25	0.27
5963_77	G/A	119906	0.13	0.18	0.21
5952_35	A/G	119694	0.11	0.16	0.21
5937_44	T/C	119623	0.29	0.52	0.57
5936_19	T/C	119428	0.28	0.43	0.52
5927_145	C/G	119384	0.35	0.22	0.24
5926_7	T/C	119119	0.27	0.76	0.78
5911_103	A/G	119045	0.20	0.27	0.29
5902_69	T/C	118878	0.45	0.53	0.68
5901_110	A/G	118749	0.45	0.65	0.67
5898_17	C/T	118550	0.08	0.26	0.28
5894_110	T/C	118472	0.31	0.06	0.09
5884_26	A/G	118218	0.14	0.59	0.61
5878_127	T/C	118165	0.36	0.1	0.12
5869_15	T/C	117917	0.08	0.26	0.33
5844_16	T/C	117767	0.47	0.19	0.26
5838_33	A/G	117681	0.15	0.2	0.22
5836_5	A/T	117529	0.28	0.36	0.38
5820_75	T/C	117462	0.04	0.48	0.63
5794_9	T/C	117210	0.17	0.1	0.18
5784_80	G/T	117192	0.09	0.01	0.5
5767_128	T/C	117086	0.22	0.09	0.1
5758_45	T/C	116833	0.11	0.35	0.42
5753_75	T/C	116693	0.14	0.29	0.33
5738_50	T/C	116498	0.05	0.34	0.39
5734_36	T/C	116402	0.03	0.28	0.37
5731_18	T/G	116250	0.38	0.2	0.23
5730_40	A/G	116160	0.46	0.34	0.36
5723_57	C/T	116088	0.03	0.13	0.15
5718_80	T/C	116021	0.09	0.2	0.3
5716_102	T/C	115937	0.65	0.48	0.49

5714_74	G/A	115770	0.23	0.07	0.14
5711_103	A/G	115653	0.19	0.29	0.36
5697_81	T/A	115517	0.23	0.1	0.1
5688_167	G/C	115433	0.56	0.37	0.41
5680_10	C/T	115161	0.08	0.27	0.3
5678_11	A/G	114992	0.13	0.29	0.35
5675_14	A/T	114876	0.03	0.41	0.48
5665_37	A/C	114790	0.12	0.43	0.48
5652_93	C/G	114676	0.46	0.44	0.5
5635_74	T/C	114544	0.03	0.52	0.59
5629_116	G/C	114467	0.13	0.54	0.56
5621_51	T/C	114290	0.03	0.66	0.68
5620_23	A/C	114144	0.10	0.68	0.84
5619_13	G/C	114051	0.07	0.69	0.71
5605_112	G/A	113942	0.12	0.54	0.59
5600_28	A/G	113738	0.11	0.59	0.63
5595_31	A/G	113571	0.24	0.53	0.62
5593_137	C/T	113507	0.37	0.45	0.48
5587_35	T/C	113273	0.25	0.59	0.65
5583_64	A/G	113154	0.50	0.38	0.41
5580_15	C/T	112965	0.31	0.31	0.33
5564_57	G/A	112909	0.09	0.51	0.55
5562_14	T/C	112760	0.08	0.1	0.2
5518_30	A/G	112635	0.04	0.45	0.47
5514_54	A/G	112543	0.12	0.26	0.28
5512_98	A/G	112465	0.10	0.37	0.39
5511_73	A/G	112301	0.25	0.32	0.38
5499_81	C/G	112177	0.01	0.54	0.56
5497_61	G/A	111987	0.37	0.25	0.3
5484_35	A/G	111791	0.09	0.62	0.72
5475_145	G/A	111730	0.13	0.35	0.37
5468_94	C/G	111570	0.06	0.33	0.39
5464_6	T/C	111348	0.12	0.26	0.31
5463_139	A/G	111311	0.85	0.47	0.59
5462_115	T/C	111168	0.73	0.6	0.62
5452_136	T/C	111014	0.27	0.51	0.53
5443_63	T/C	110733	0.03	0.3	0.39
5429_145	T/G	110660	0.24	0.84	0.87
5423_108	C/A	110509	0.14	0.35	0.43
5422_52	C/T	110348	0.08	0.61	0.66
5415_88	A/T	110290	0.22	0.73	0.8
5412_44	T/C	110151	0.21	0.34	0.38
5411_67	T/C	110026	0.02	0.14	0.18
5410_104	C/T	109957	0.73	0.67	0.71
5403_30	T/C	109801	0.20	0.18	0.2
5402_83	A/G	109760	0.15	0.34	0.36
5393_57	T/C	109564	0.47	0.11	0.17
5386_17	C/A	109432	0.72	0.65	0.69
5381_58	T/C	109361	0.03	0.44	0.48
5364_16	A/G	109069	0.06	0.56	0.62
5361_70	T/C	109028	0.21	0.16	0.2
5358_79	T/C	108867	0.23	0.09	0.11

5353_15	T/C	108609	0.05	0.1	0.12
5336_117	T/C	108590	0.57	0.43	0.47
5330_55	A/G	108329	0.09	0.37	0.4
5315_16	A/G	108141	0.16	0.42	0.48
5305_56	A/G	108037	0.20	0.36	0.39
5297_142	T/C	107953	0.32	0.28	0.31
5277_76	A/G	107743	0.17	0.42	0.52
5249_132	T/C	107663	0.81	0.41	0.44
5243_8	T/C	107455	0.08	0.09	0.18
5242_91	C/A	107368	0.37	0.2	0.24
5239_27	T/C	107202	0.67	0.63	0.65
5220_95	T/C	107171	0.80	0.37	0.39
5216_118	C/T	107074	0.64	0.62	0.68
5185_27	T/C	106901	0.31	0.45	0.47
5179_60	C/T	106854	0.08	0.35	0.37
5177_15	T/C	106720	0.02	0.37	0.43
5175_48	G/A	106672	0.03	0.2	0.25
5174_121	T/C	106620	0.55	0.25	0.31
5171_111	T/G	106478	0.30	0.19	0.23
5165_153	A/G	106350	0.48	0.11	0.17
5163_11	T/C	106038	0.24	0.25	0.27
5152_70	T/C	105954	0.01	0.06	0.09
5149_7	T/C	105735	0.31	0.08	0.13
5148_25	T/C	105668	0.07	0.05	0.09
5141_13	G/A	105554	0.02	0.08	0.09
5126_74	A/G	105481	0.12	0.2	0.21
5108_74	T/A	105266	0.06	0.1	0.14
5106_71	T/C	105144	0.06	0.28	0.39
5097_28	G/A	104947	0.28	0.18	0.28
5089_43	T/C	104819	0.27	0.2	0.22
5084_106	G/A	104712	0.02	0.32	0.41
5081_73	T/C	104509	0.14	0.34	0.37
5080_110	C/T	104434	0.42	0.35	0.4
5071_79	T/A	104318	0.09	0.23	0.23
5060_46	T/C	104153	0.52	0.54	0.61
5056_42	A/G	103979	0.26	0.14	0.16
5039_57	C/T	103854	0.02	0.5	0.63
5037_45	A/G	103760	0.15	0.44	0.51
5036_26	T/C	103638	0.06	0.49	0.55
5029_77	A/G	103561	0.07	0.43	0.47
5025_18	T/C	103409	0.14	0.35	0.41
5023_121	A/G	103342	0.23	0.5	0.56
5019_34	A/G	103098	0.17	0.28	0.32
5011_12	C/A	102906	0.27	0.16	0.22
5006_124	C/T	102892	0.65	0.27	0.31
4995_116	T/C	102739	0.24	0.22	0.34
4986_48	A/G	102585	0.13	0.44	0.46
4982_107	C/A	102474	0.28	0.15	0.18
4973_23	A/G	102256	0.06	0.52	0.56
4950_110	G/C	102173	0.48	0.42	0.47
4938_51	C/T	101974	0.38	0.44	0.49
4924_36	T/C	101873	0.88	0.56	0.64
4918_19	A/G	101756	0.14	0.58	0.64

4910_31	T/C	101612	0.14	0.59	0.66
4901_26	T/C	101437	0.02	0.18	0.2
4893_86	A/G	101376	0.69	0.75	0.78
4891_67	A/G	101187	0.05	0.09	0.11
4890_36	A/G	101035	0.19	0.45	0.47
4889_57	T/C	100953	0.12	0.39	0.41
4884_14	A/G	100775	0.07	0.44	0.48
4875_67	T/C	100658	0.39	0.38	0.43
4866_26	C/T	100503	0.07	0.3	0.38
4860_90	G/A	100471	0.07	0.44	0.46
4852_106	T/C	100358	0.09	0.23	0.25
4845_9	G/A	100137	0.88	0.51	0.54
4838_69	A/G	100027	0.35	0.22	0.3
4831_22	G/C	99810	0.33	0.17	0.29
4824_59	A/G	99746	0.53	0.39	0.46
4818_42	T/C	99617	0.25	0.1	0.17
4817_111	T/C	99571	0.71	0.47	0.51
4812_76	T/C	99399	0.25	0.37	0.39
4808_38	G/A	99243	0.18	0.39	0.41
4806_70	T/C	99160	0.01	0.51	0.53
4802_108	T/C	99028	0.34	0.53	0.66
4798_104	A/G	98876	0.23	0.54	0.56
4785_28	A/G	98697	0.17	0.47	0.52
4783_96	C/T	98619	0.54	0.49	0.52
4777_65	A/G	98496	0.21	0.61	0.62
4774_52	T/A	98369	0.34	0.63	0.68
4768_110	T/C	98279	0.27	0.64	0.66
4762_46	T/C	98044	0.27	0.49	0.51
4759_149	C/T	97996	0.72	0.54	0.64
4756_12	C/T	97751	0.55	0.48	0.62
4754_93	T/C	97691	0.33	0.4	0.47
4742_21	A/G	97449	0.24	0.54	0.56
4740_34	A/G	97292	0.05	0.33	0.36
4731_165	A/G	97252	0.05	0.26	0.28
4730_34	C/T	97033	0.08	0.46	0.56
4727_16	G/A	96890	0.14	0.05	0.32
4725_15	T/C	96803	0.12	0.4	0.42
4724_44	A/G	96707	0.08	0.21	0.26
4723_82	T/C	96648	0.32	0.32	0.39
4715_46	G/A	96488	0.23	0.27	0.29
4707_13	T/C	96300	0.34	0.49	0.51
4706_20	G/A	96220	0.15	0.2	0.22
4698_65	C/T	96168	0.07	0.57	0.71
4694_18	T/C	96018	0.26	0.3	0.32
4684_86	T/C	95980	0.12	0.28	0.36
4682_36	A/G	95791	0.07	0.21	0.27
4680_92	G/A	95721	0.08	0.19	0.21
4668_63	T/C	95600	0.36	0.55	0.62
4667_46	A/G	95492	0.04	0.46	0.55
4666_11	C/T	95364	0.13	0.25	0.27
4661_112	T/C	95313	0.33	0.79	0.81
4655_50	T/C	95081	0.36	0.3	0.31

4654_25	T/C	94951	0.24	0.56	0.58
4653_10	T/C	94822	0.05	0.68	0.71
4650_80	T/C	94780	0.14	0.29	0.33
4637_110	C/G	94656	0.15	0.09	0.14
4634_73	C/T	94539	0.07	0.62	0.71
4604_25	A/C	94305	0.09	0.13	0.19
4587_120	G/T	94277	0.63	0.62	0.67
4572_39	T/C	94092	0.08	0.22	0.29
4564_145	G/T	94050	0.27	0.23	0.29
4559_43	T/C	93841	0.13	0.39	0.47
4553_49	A/G	93763	0.57	0.51	0.58
4550_37	G/A	93581	0.30	0.11	0.13
4549_34	T/C	93479	0.16	0.07	0.09
4544_93	T/C	93441	0.88	0.54	0.62
4542_30	A/G	93264	0.11	0.38	0.49
4539_44	C/T	93174	0.01	0.32	0.39
4532_57	C/T	93107	0.06	0.37	0.39
4518_96	T/C	93028	0.07	0.31	0.35
4479_134	T/C	92848	0.79	0.56	0.62
4469_23	A/G	92649	0.10	0.37	0.4
4464_15	T/C	92502	0.24	0.16	0.25
4447_15	C/T	92396	0.05	0.07	0.3
4446_20	A/C	92259	0.08	0.15	0.17
4444_76	A/G	92218	0.08	0.1	0.19
4434_167	G/C	92139	0.75	0.32	0.34
4430_64	A/G	91954	0.27	0.2	0.3
4428_66	T/C	91799	0.07	0.4	0.42
4412_88	A/G	91692	0.09	0.3	0.32
4411_12	G/A	91488	0.15	0.32	0.35
4395_9	T/C	91357	0.04	0.44	0.46
4388_82	G/A	91201	0.13	0.46	0.48
4380_58	T/C	91038	0.15	0.47	0.55
4376_91	C/G	90848	0.04	0.55	0.57
4355_55	A/G	90642	0.31	0.57	0.66
4340_69	C/T	90406	0.27	0.69	0.71
4330_32	C/T	90118	0.43	0.71	0.74
4328_64	G/A	89999	0.21	0.72	0.76
4308_89	T/C	89894	0.12	0.57	0.65
4300_68	A/G	89790	0.10	0.62	0.69
4296_21	A/G	89545	0.31	0.56	0.58
4289_7	T/C	89402	0.15	0.48	0.52
4280_6	A/G	89269	0.01	0.62	0.67
4279_134	C/T	89261	0.75	0.41	0.43
4273_129	T/C	89123	0.71	0.34	0.36
4257_47	C/G	88871	0.22	0.54	0.62
4253_40	T/C	88733	0.02	0.2	0.3
4248_79	T/C	88602	0.38	0.48	0.54
4244_22	T/C	88430	0.18	0.29	0.35
4236_111	T/C	88404	0.76	0.4	0.45
4234_57	T/C	88180	0.17	0.35	0.37
4228_26	G/A	88040	0.12	0.57	0.59
4223_88	C/T	88000	0.97	0.88	0.89
4217_39	A/G	87781	0.06	0.65	0.67

4203_49	A/T	87621	0.30	0.38	0.48
4198_72	T/C	87522	0.29	0.36	0.42
4196_21	A/G	87377	0.16	0.29	0.33
4195_111	T/C	87337	0.01	0.27	0.3
4188_26	C/T	87117	0.30	0.63	0.65
4180_65	A/G	87041	0.23	0.54	0.56
4179_62	G/A	86942	0.67	0.33	0.35
4175_34	A/G	86744	0.17	0.87	0.9
4141_23	A/C	86563	0.67	0.38	0.41
4120_137	T/C	86452	0.37	0.64	0.69
4101_63	T/C	86269	0.14	0.76	0.78
4096_46	A/T	86159	0.42	0.37	0.39
4092_167	G/C	86110	0.70	0.67	0.72
4088_46	C/T	85819	0.45	0.7	0.75
4081_60	A/G	85749	0.02	0.21	0.35
4060_147	T/C	85586	0.39	0.37	0.41
4051_10	A/G	85267	0.03	0.14	0.16
4044_76	A/G	85163	0.10	0.31	0.34
4040_70	C/T	84987	0.03	0.47	0.49
4039_91	G/T	84914	0.39	0.59	0.61
4036_108	G/C	84781	0.09	0.19	0.25
4027_131	A/G	84663	0.08	0.12	0.21
4025_23	A/C	84438	0.07	0.1	0.12
4019_69	T/C	84390	0.11	0.46	0.52
4018_16	T/C	84242	0.57	0.4	0.42
4013_67	T/C	84213	0.43	0.45	0.53
4011_106	T/C	84142	0.66	0.39	0.48
3990_11	C/T	83964	1.00	0.85	0.84
3988_8	A/G	83862	0.09	0.45	0.51
3984_23	A/G	83795	0.05	0.24	0.27
3980_21	G/T	83666	0.30	0.12	0.15
3975_108	T/C	83610	0.67	0.53	0.57
3966_36	A/G	83456	0.44	0.18	0.23
3953_14	T/G	83329	0.19	0.4	0.43
3946_141	T/G	83286	0.18	0.11	0.14
3943_166	T/C	83141	0.79	0.48	0.61
3938_95	G/C	82817	0.34	0.38	0.43
3936_6	T/C	82637	0.21	0.4	0.42
3935_76	T/C	82611	0.17	0.52	0.54
3934_73	T/A	82470	0.01	0.54	0.63
3932_48	T/C	82332	0.19	0.55	0.63
3931_12	T/C	82126	0.37	0.54	0.56
3923_29	C/T	82060	0.10	0.35	0.51
3910_25	T/C	81939	0.11	0.46	0.51
3905_57	T/C	81874	0.06	0.41	0.48
3894_36	C/T	81683	0.32	0.63	0.65
3893_41	G/A	81579	0.11	0.34	0.39
3891_5	T/C	81373	0.17	0.71	0.77
3890_30	T/C	81228	0.35	0.44	0.47
3874_27	T/C	81128	0.46	0.42	0.44
3872_10	G/A	80991	0.09	0.35	0.46
3870_9	T/C	80843	0.02	0.33	0.39

3864_22	T/C	80701	0.05	0.69	0.72
3862_23	G/A	80572	0.70	0.6	0.63
3851_77	C/T	80546	0.33	0.39	0.41
3845_131	T/C	80380	0.21	0.93	0.98
3838_137	T/C	80243	0.36	0.44	0.46
3830_46	G/A	80017	0.11	0.7	0.73
3824_42	A/G	79885	0.45	0.82	0.85
3823_9	T/C	79698	0.66	0.43	0.44
3820_19	A/G	79591	0.07	0.23	0.25
3811_108	C/T	79570	0.69	0.76	0.79
3806_10	G/A	79392	0.35	0.27	0.29
3797_22	A/G	79171	0.44	0.43	0.47
3770_35	T/C	78933	0.34	0.1	0.12
3769_12	T/C	78796	0.14	0.37	0.39
3767_18	A/G	78715	0.02	0.53	0.61
3758_14	C/A	78541	0.36	0.65	0.67
3752_142	C/T	78499	0.17	0.25	0.27
3730_52	A/G	78329	0.45	0.18	0.2
3728_11	A/G	78118	0.11	0.16	0.23
3727_72	T/C	78044	0.03	0.52	0.54
3724_29	A/G	77863	0.25	0.46	0.48
3719_6	A/G	77690	0.02	0.51	0.56
3713_71	A/G	77555	0.09	0.45	0.48
3712_7	T/C	77370	0.23	0.37	0.43
3710_55	T/C	77323	0.36	0.51	0.55
3694_71	A/G	77169	0.25	0.3	0.32
3693_86	A/G	77076	0.39	0.18	0.26
3689_10	C/T	76853	0.13	0.29	0.36
3688_141	G/T	76840	0.90	0.24	0.39
3679_53	T/C	76650	0.04	0.46	0.48
3670_167	G/C	76594	0.75	0.17	0.23
3664_72	A/G	76288	0.10	0.54	0.56
3655_37	T/A	76170	0.75	0.44	0.51
3649_23	T/C	76074	0.90	0.46	0.51
3647_76	A/G	76003	0.58	0.58	0.63
3646_19	G/A	75815	0.08	0.6	0.68
3644_64	A/G	75775	0.03	0.61	0.63
3640_10	C/G	75607	0.03	0.66	0.68
3632_51	T/C	75478	0.05	0.47	0.49
3623_8	G/A	75296	0.21	0.58	0.61
3622_164	T/C	75282	0.27	0.53	0.58
3613_11	T/C	75029	0.20	0.75	0.82
3610_111	G/A	74959	0.85	0.46	0.48
3609_97	G/C	74792	0.11	0.83	0.86
3608_70	T/C	74658	0.19	0.56	0.63
3607_113	A/G	74566	0.04	0.54	0.68
3604_93	C/T	74451	0.50	0.47	0.62
3591_11	A/G	74199	0.04	0.45	0.52
3579_90	T/C	74184	0.81	0.81	0.84
3578_52	A/G	74017	0.26	0.72	0.74
3577_46	G/A	73891	0.12	0.51	0.56
3574_18	A/G	73730	0.21	0.87	0.91
3568_123	G/C	73702	0.09	0.56	0.58

3560_31	T/C	73515	0.24	0.82	0.85
3556_86	A/C	73419	0.08	0.94	0.98
3548_55	A/G	73269	0.13	0.55	0.59
3538_10	A/C	73061	0.10	0.35	0.42
3536_34	T/C	72949	0.20	0.88	0.92
3533_126	A/G	72871	0.23	0.39	0.45
3529_98	C/G	72673	0.33	0.55	0.75
3523_97	T/C	72548	0.10	0.09	0.15
3520_48	T/C	72249	0.01	0.5	0.56
3517_84	T/C	72043	0.76	0.65	0.71
3516_12	C/T	71880	0.05	0.77	0.8
3514_72	T/C	71852	0.07	0.37	0.42
3505_74	A/G	71735	0.24	0.3	0.39
3504_99	G/A	71651	0.08	0.28	0.36
3502_75	A/G	71475	0.38	0.64	0.66
3499_134	G/C	71397	0.62	0.58	0.63
3491_8	A/C	71078	0.23	0.63	0.67
3484_6	T/C	70938	0.21	0.57	0.59
3481_65	G/A	70885	0.01	0.49	0.55
3470_6	T/C	70705	0.22	0.63	0.71
3468_7	C/T	70536	0.16	0.42	0.45
3466_159	C/G	70518	0.15	0.3	0.32
3464_34	A/G	70282	0.11	0.41	0.43
3456_8	A/G	70114	0.08	0.36	0.38
3452_36	G/A	70034	0.37	0.58	0.66
3444_51	T/C	69847	0.17	0.29	0.31
3442_167	G/T	69793	0.87	0.66	0.67
3433_65	G/A	69578	0.34	0.56	0.64
3423_34	C/G	69457	0.23	0.58	0.61
3421_64	A/G	69338	0.02	0.7	0.74
3408_12	C/T	69174	0.11	0.72	0.79
3406_71	T/C	69063	0.38	0.73	0.8
3398_45	T/C	68916	0.19	0.68	0.7
3394_14	A/G	68715	0.15	0.49	0.51
3391_70	T/C	68648	0.14	0.6	0.72
3384_48	C/T	68507	0.10	0.55	0.56
3381_75	T/C	68386	0.74	0.77	0.81
3379_54	T/C	68243	0.01	0.48	0.51
3372_46	A/G	68155	0.05	0.85	0.89
3370_93	T/C	68085	0.11	0.58	0.64
3357_100	G/C	67983	0.13	0.56	0.63
3342_101	C/T	67881	0.76	0.49	0.57
3339_21	A/G	67721	0.13	0.47	0.62
3332_12	G/A	67589	0.06	0.83	0.86
3329_9	A/G	67462	0.12	0.74	0.76
3328_136	T/C	67449	0.83	0.53	0.56
3324_36	A/T	67200	0.03	0.91	0.99
3317_64	T/C	67031	0.25	0.58	0.68
3312_69	G/A	66888	0.20	0.84	0.88
3307_8	T/C	66682	0.19	0.96	0.98
3304_45	T/C	66624	0.21	0.57	0.62
3297_63	A/G	66511	0.12	0.37	0.41

3295_30	A/G	66368	0.26	0.9	0.96
3291_68	A/G	66300	0.11	0.41	0.45
3289_74	A/G	66136	0.63	0.57	0.74
3286_105	C/T	66060	0.38	0.06	0.16
3281_42	A/G	65827	0.22	0.51	0.53
3279_16	A/C	65705	0.15	0.67	0.77
3278_13	C/T	65610	0.13	0.79	0.81
3277_86	C/T	65586	0.06	0.39	0.41
3274_13	T/A	65422	0.12	0.32	0.34
3269_24	A/G	65338	0.03	0.3	0.34
3240_33	A/G	65177	0.05	0.66	0.68
3239_70	C/T	65111	0.10	0.6	0.71
3217_65	T/C	64986	0.05	0.65	0.72
3212_20	A/T	64833	0.01	0.59	0.65
3211_49	T/C	64692	0.69	0.51	0.55
3208_22	G/A	64575	0.06	0.65	0.83
3202_52	C/A	64506	0.26	0.44	0.46
3192_8	C/T	64292	0.21	0.32	0.39
3191_56	A/G	64234	0.13	0.43	0.52
3185_97	T/C	64154	0.06	0.38	0.45
3169_70	A/G	63926	0.11	0.6	0.68
3162_58	A/G	63744	0.29	0.31	0.41
3151_115	A/G	63666	0.07	0.68	0.71
3150_137	G/T	63518	0.21	0.58	0.63
3135_138	A/G	63269	0.25	0.6	0.66
3133_23	T/C	63043	0.15	0.72	0.84
3131_42	T/C	62917	0.36	0.74	0.77
3124_82	A/G	62851	0.12	0.75	0.83
3115_64	A/G	62621	0.25	0.47	0.55
3114_127	T/C	62514	0.01	0.28	0.35
3110_94	G/C	62384	0.10	0.39	0.41
3108_61	A/G	62204	0.09	0.34	0.36
3103_96	G/C	62130	0.02	0.56	0.61
3102_5	A/T	61896	0.07	0.27	0.3
3093_63	T/C	61784	0.14	0.64	0.71
3084_87	A/C	61711	0.12	0.37	0.39
3083_167	G/C	61621	0.92	0.35	0.41
3057_112	C/G	61449	0.63	0.63	0.65
3049_53	T/C	61277	0.26	0.26	0.28
3031_16	A/G	61107	0.24	0.62	0.67
3029_66	T/C	61014	0.25	0.53	0.55
3021_7	A/G	60840	0.01	0.32	0.34
3009_37	T/C	60650	0.08	0.86	0.89
3008_29	A/G	60561	1.00	0.79	0.85
3006_30	T/C	60472	0.24	0.63	0.65
2998_9	T/C	60281	0.29	0.75	0.78
2997_167	G/C	60269	0.62	0.36	0.38
2988_14	T/C	59899	0.23	0.16	0.2
2986_13	T/C	59804	0.01	0.69	0.71
2984_90	T/C	59787	0.69	0.59	0.65
2981_133	C/T	59695	0.09	0.36	0.4
2977_139	A/G	59531	0.27	0.15	0.19
2965_97	A/G	59385	0.15	0.3	0.32

2958_106	A/G	59224	0.26	0.46	0.56
2957_30	C/T	59047	0.22	0.58	0.65
2935_56	A/G	58989	0.12	0.18	0.26
2931_123	A/C	58926	0.14	0.11	0.16
2923_133	T/C	58788	0.86	0.56	0.58
2922_59	G/A	58634	0.06	0.45	0.47
2901_96	G/T	58437	0.06	0.39	0.42
2879_105	T/C	58255	0.54	0.44	0.46
2871_121	A/G	58101	0.20	0.38	0.44
2866_15	T/C	57882	0.06	0.3	0.32
2864_135	C/T	57865	0.82	0.44	0.46
2855_60	T/C	57705	0.23	0.23	0.31
2850_30	A/C	57557	0.04	0.11	0.14
2840_68	T/C	57504	0.36	0.22	0.25
2837_77	G/A	57429	0.01	0.17	0.21
2823_7	A/G	57257	0.01	0.39	0.61
2821_54	A/G	57224	0.13	0.1	0.13
2819_67	T/C	57136	0.27	0.47	0.52
2815_61	C/T	57006	0.09	0.37	0.43
2808_94	C/T	56896	0.03	0.39	0.42
2800_16	T/C	56714	0.19	0.51	0.58
2790_150	A/G	56688	0.58	0.53	0.55
2785_21	T/C	56447	0.17	0.54	0.61
2774_65	C/A	56395	0.23	0.42	0.53
2769_77	T/C	56251	0.35	0.23	0.32
2764_78	A/G	56107	0.30	0.34	0.38
2760_94	G/T	56026	0.11	0.29	0.38
2751_9	T/C	55846	0.04	0.51	0.53
2738_28	A/G	55695	0.13	0.22	0.28
2732_158	C/A	55655	0.08	0.59	0.62
2730_24	A/G	55351	0.04	0.32	0.34
2725_48	T/C	55267	0.09	0.3	0.32
2684_66	T/C	55188	0.21	0.23	0.26
2673_61	A/G	55054	0.16	0.21	0.31
2670_16	A/G	54910	0.14	0.57	0.58
2669_64	T/C	54835	0.15	0.48	0.56
2667_44	A/G	54672	0.10	0.27	0.31
2660_67	A/G	54597	0.09	0.81	0.84
2659_63	T/C	54481	0.15	0.32	0.37
2658_38	T/C	54320	0.15	0.58	0.61
2653_91	C/T	54280	0.65	0.7	0.77
2641_43	A/G	54087	0.05	0.31	0.39
2633_9	A/G	53913	0.26	0.11	0.16
2631_54	C/T	53818	0.45	0.64	0.68
2629_28	T/C	53622	0.30	0.15	0.17
2627_78	A/G	53584	0.37	0.31	0.34
2614_48	T/C	53302	0.03	0.2	0.24
2601_33	G/A	53163	0.15	0.25	0.34
2586_58	T/C	52982	0.16	0.41	0.43
2582_18	G/T	52772	0.36	0.53	0.64
2577_92	C/A	52698	0.36	0.13	0.15
2572_27	T/A	52463	0.11	0.06	0.14

2567_72	C/T	52383	0.29	0.09	0.12
2557_72	A/G	52213	0.28	0.4	0.41
2555_16	A/G	52074	0.29	0.34	0.36
2538_16	G/A	51904	0.37	0.39	0.46
2522_73	A/G	51735	0.38	0.33	0.4
2520_52	T/C	51613	0.11	0.25	0.36
2518_14	C/T	51461	0.03	0.39	0.41
2516_55	T/C	51332	0.42	0.18	0.3
2513_77	A/G	51247	0.41	0.06	0.17
2508_15	A/G	51075	0.27	0.17	0.23
2504_141	A/G	51030	0.44	0.12	0.17
2499_107	A/G	50826	0.29	0.34	0.37
2498_67	T/C	50667	0.10	0.05	0.09
2494_24	A/G	50544	0.40	0.42	0.44
2482_110	T/C	50511	0.09	0.32	0.34
2471_24	T/C	50304	0.45	0.34	0.47
2465_18	G/C	50107	0.03	0.46	0.48
2450_76	T/C	50072	0.07	0.48	0.55
2448_31	T/C	49895	0.41	0.49	0.56
2442_47	A/G	49776	0.03	0.26	0.28
2433_98	C/T	49706	0.22	0.07	0.17
2423_12	T/C	49420	0.26	0.18	0.2
2414_19	A/G	49320	0.25	0.13	0.18
2411_26	T/C	49227	0.19	0.35	0.37
2407_57	T/C	49133	0.09	0.06	0.09
2405_25	A/G	48954	0.06	0.43	0.5
2401_57	A/G	48838	0.31	0.16	0.24
2391_109	A/G	48720	0.23	0.14	0.18
2385_88	C/A	48589	0.18	0.1	0.2
2382_97	C/T	48499	0.68	0.62	0.65
2380_60	T/C	48287	0.26	0.41	0.46
2376_9	T/C	48064	0.17	0.32	0.46
2374_40	T/C	47947	0.26	0.11	0.15
2373_13	A/G	47790	0.07	0.65	0.81
2372_38	G/A	47645	0.05	0.16	0.25
2371_118	G/A	47585	0.12	0.42	0.47
2365_40	G/A	47379	0.10	0.54	0.63
2356_79	A/G	47248	0.13	0.15	0.18
2352_58	C/T	47091	0.04	0.05	0.1
2347_89	C/G	46999	0.05	0.48	0.51
2331_18	A/G	46822	0.10	0.1	0.12
2328_92	T/C	46790	0.44	0.15	0.9
2325_72	T/C	46610	0.09	0.36	0.41
2321_102	T/C	46534	0.70	0.57	0.61
2316_32	T/C	46384	0.45	0.25	0.3
2301_97	G/A	46346	0.15	0.37	0.39
2299_69	A/G	46148	0.22	0.03	0.09
2298_13	G/A	45956	0.07	0.11	0.13
2295_20	A/G	45793	0.37	0.12	0.14
2287_18	A/G	45540	0.29	0.24	0.26
2279_44	G/A	45418	0.17	0.18	0.24
2267_15	T/C	45253	0.17	0.23	0.29
2265_54	A/G	45122	0.33	0.17	0.24

2264_16	T/C	44914	0.19	0.09	0.19
2263_53	T/C	44812	0.46	0.23	0.31
2261_150	T/C	44739	0.32	0.08	0.09
2252_45	T/C	44464	0.25	0.1	0.16
2246_37	A/G	44310	0.09	0.02	0.06
2241_28	T/C	44196	0.15	0.08	0.1
2227_19	C/T	43987	0.10	0.18	0.21
2215_15	T/C	43859	0.05	0.11	0.13
2214_9	C/T	43725	0.02	0.26	0.3
2210_81	A/G	43685	0.18	0.16	0.23
2207_137	C/T	43596	0.25	0.18	0.25
2202_82	T/C	43455	0.76	0.3	0.39
2198_31	G/A	43261	0.43	0.32	0.34
2195_37	C/T	43182	0.11	0.33	0.37
2183_110	T/C	43141	0.71	0.56	0.62
2182_56	A/G	42942	0.05	0.37	0.39
2178_49	A/G	42814	0.65	0.48	0.62
2166_67	C/T	42711	0.29	0.43	0.48
2155_52	A/G	42529	0.21	0.65	0.67
2150_15	A/G	42322	0.32	0.36	0.38
2141_42	T/C	42226	0.59	0.73	0.81
2127_19	G/A	42106	0.34	0.46	0.48
2118_15	A/G	41924	0.10	0.44	0.51
2117_28	A/G	41834	0.07	0.37	0.4
2113_97	T/C	41733	0.09	0.35	0.4
2106_23	T/C	41521	0.61	0.71	0.75
2105_13	A/G	41401	0.44	0.62	0.66
2100_23	A/G	41138	0.96	0.58	0.66
2097_96	G/A	41089	0.06	0.9	0.97
2095_38	T/C	40895	0.20	0.46	0.49
2091_71	A/G	40845	1.00	0.72	0.83
2084_46	T/C	40650	0.45	0.84	0.87
2080_13	T/C	40515	0.71	0.45	0.48
2073_25	T/C	40357	0.27	0.25	0.31
2069_11	T/C	40217	0.19	0.78	0.81
2067_53	A/G	40174	0.03	0.29	0.31
2066_92	T/C	40089	0.49	0.45	0.53
2062_25	A/G	39852	0.44	0.06	0.14
2056_38	C/G	39763	0.64	0.63	0.67
2054_24	C/T	39643	0.11	0.55	0.57
2038_61	G/A	39510	0.25	0.67	0.76
2033_30	A/G	39334	0.16	0.27	0.32
2032_10	C/A	39217	0.05	0.2	0.23
2029_5	A/T	39114	0.13	0.18	0.29
2028_47	T/C	38986	0.21	0.54	0.56
2027_99	A/C	38919	0.17	0.48	0.61
2026_101	C/T	38818	0.64	0.53	0.56
2024_79	C/T	38683	0.01	0.47	0.59
2023_78	T/C	38600	0.21	0.39	0.45
2016_10	C/T	38393	0.31	0.53	0.63
2005_64	A/G	38330	0.32	0.32	0.36
2001_30	A/G	38141	0.02	0.2	0.24

1998_70	C/T	38082	0.09	0.31	0.39
1990_45	A/G	37968	0.17	0.26	0.29
1984_65	A/G	37818	0.12	0.48	0.59
1983_63	A/G	37717	0.04	0.19	0.22
1969_41	T/C	37485	0.11	0.56	0.58
1966_72	G/A	37425	0.21	0.46	0.53
1942_59	G/A	37276	0.06	0.48	0.51
1926_20	G/A	37068	0.02	0.6	0.63
1923_39	A/G	36917	0.14	0.62	0.66
1916_79	G/A	36839	0.01	0.63	0.65
1911_12	G/T	36692	1.00	0.63	0.68
1909_147	A/G	36657	0.11	0.21	0.29
1902_115	T/C	36485	0.43	0.32	0.34
1897_53	T/C	36253	0.26	0.27	0.31
1878_122	T/G	36165	0.13	0.49	0.51
1874_76	T/C	36039	0.04	0.2	0.23
1873_54	A/G	35924	0.19	0.57	0.59
1869_22	T/C	35722	0.23	0.3	0.33
1868_118	G/C	35697	0.55	0.28	0.31
1867_22	T/A	35487	0.07	0.21	0.26
1866_60	T/A	35355	0.23	0.19	0.24
1861_14	T/C	35216	0.04	0.55	0.56
1851_20	A/G	35114	0.11	0.46	0.57
1847_52	T/C	35021	0.05	0.25	0.29
1844_66	G/A	34924	0.64	0.79	0.81
1841_7	C/T	34745	0.03	0.3	0.37
1835_123	T/C	34734	0.87	0.56	0.65
1834_27	G/A	34530	0.10	0.68	0.7
1833_19	C/T	34415	0.13	0.29	0.31
1829_5	T/G	34282	0.44	0.1	0.11
1818_96	G/T	34237	0.15	0.62	0.65
1812_56	T/C	34055	0.20	0.13	0.16
1805_51	C/T	33969	1.00	0.93	0.88
1801_5	A/C	33809	0.25	0.24	0.26
1792_42	A/G	33701	0.07	0.23	0.3
1778_65	C/T	33576	0.75	0.39	0.41
1777_20	C/T	33402	0.12	0.51	0.53
1775_43	G/A	33280	0.19	0.11	0.13
1772_71	T/C	33169	0.18	0.09	0.1
1771_52	T/C	33064	0.59	0.63	0.65
1746_44	A/G	32837	0.35	0.38	0.43
1745_32	A/G	32730	0.01	0.32	0.38
1743_118	T/C	32671	0.05	0.37	0.4
1742_12	T/G	32444	0.06	0.31	0.38
1740_22	A/G	32351	0.36	0.23	0.25
1736_129	C/T	32327	0.68	0.37	0.39
1735_40	A/G	32068	0.08	0.16	0.21
1709_156	C/T	32014	0.23	0.1	0.14
1705_71	A/G	31804	0.01	0.15	0.18
1688_21	T/C	31643	0.09	0.1	0.12
1677_40	T/C	31502	0.09	0.32	0.34
1665_100	T/C	31436	0.09	0.08	0.1
1664_70	G/A	31236	0.03	0.4	0.42

1657_24	G/A	31050	0.25	0.3	0.33
1655_94	G/C	30950	0.12	0.32	0.35
1654_54	A/G	30825	0.15	0.44	0.49
1651_113	A/G	30714	0.05	0.46	0.49
1645_115	C/T	30546	0.23	0.47	0.55
1642_43	C/T	30394	0.19	0.15	0.18
1637_43	T/C	30272	0.08	0.08	0.12
1631_5	A/G	30108	0.32	0.06	0.15
1624_77	A/T	30043	0.04	0.42	0.52
1621_65	T/C	29854	0.25	0.36	0.41
1618_17	T/C	29630	0.63	0.41	0.43
1600_54	T/C	29571	0.02	0.35	0.39
1595_81	G/T	29454	0.30	0.27	0.32
1592_31	A/G	29322	0.13	0.41	0.44
1580_18	T/C	29194	0.24	0.2	0.23
1546_33	A/G	29039	0.02	0.08	0.2
1541_22	T/C	28903	0.12	0.19	0.22
1535_160	A/C	28871	0.21	0.14	0.17
1525_46	A/G	28621	0.94	0.63	0.52
1524_65	A/G	28470	0.21	0.07	0.18
1522_108	T/C	28343	0.21	0.44	0.47
1515_44	A/G	28137	0.37	0.34	0.47
1505_130	G/C	28053	0.15	0.36	0.43
1489_78	T/C	27862	0.22	0.48	0.51
1473_46	A/T	27709	0.11	0.5	0.58
1462_145	G/T	27660	0.34	0.51	0.63
1450_10	T/C	27411	0.27	0.21	0.26
1448_95	T/C	27397	0.53	0.36	0.37
1447_92	T/C	27275	0.26	0.12	0.2
1436_132	T/C	27179	0.77	0.48	0.54
1435_27	C/T	26974	0.25	0.42	0.47
1434_76	A/G	26853	0.23	0.47	0.49
1420_11	T/A	26680	0.13	0.41	0.51
1418_134	G/T	26666	0.82	0.33	0.35
1416_12	A/C	26420	0.35	0.47	0.53
1414_67	A/G	26384	0.12	0.26	0.33
1410_114	T/C	26313	0.56	0.63	0.64
1405_12	T/C	26123	0.04	0.25	0.33
1402_116	G/C	26078	0.26	0.2	0.22
1398_78	C/T	25950	0.03	0.42	0.48
1391_88	A/C	25821	0.17	0.13	0.19
1376_71	A/G	25506	0.05	0.5	0.61
1370_138	G/T	25432	0.78	0.4	0.44
1369_67	G/A	25270	0.12	0.42	0.57
1362_46	A/G	25079	0.03	0.54	0.63
1354_31	C/A	24944	0.69	0.56	0.68
1352_13	A/G	24812	0.25	0.57	0.63
1343_9	T/C	24713	0.01	0.16	0.23
1334_18	T/C	24637	0.02	0.09	0.12
1330_28	C/T	24566	0.21	0.07	0.1
1326_38	A/G	24486	0.04	0.43	0.5
1324_25	C/T	24303	0.25	0.37	0.42

1308_100	A/G	24250	0.01	0.42	0.51
1300_36	C/T	24076	0.13	0.36	0.38
1298_36	G/A	23977	0.08	0.28	0.39
1286_146	C/T	23939	0.87	0.42	0.46
1280_102	T/A	23751	0.07	0.21	0.28
1279_58	G/A	23536	0.17	0.09	0.12
1278_59	C/T	23452	0.73	0.56	0.57
1265_164	A/T	23387	0.34	0.15	0.17
1262_41	A/G	23165	0.36	0.37	0.47
1254_62	G/A	23016	0.35	0.1	0.15
1253_50	C/T	22891	0.05	0.45	0.65
1245_120	T/C	22837	0.78	0.35	0.4
1236_25	A/G	22572	0.33	0.37	0.46
1235_59	T/C	22436	0.02	0.49	0.54
1224_124	T/C	22367	0.02	0.51	0.61
1218_45	A/T	22157	0.34	0.52	0.55
1216_105	C/A	22047	0.09	0.4	0.42
1214_49	A/G	21849	0.38	0.33	0.39
1210_8	T/C	21668	0.32	0.31	0.39
1206_67	C/T	21589	0.24	0.67	0.72
1200_73	A/G	21425	0.07	0.61	0.67
1192_51	T/C	21273	0.06	0.66	0.67
1180_66	A/G	21154	0.23	0.6	0.65
1172_49	A/G	20967	0.05	0.52	0.63
1171_11	T/C	20804	0.09	0.66	0.68
1170_33	C/T	20711	0.14	0.45	0.63
1163_74	T/C	20633	0.07	0.33	0.42
1162_95	C/A	20511	0.23	0.44	0.47
1161_68	T/C	20387	0.13	0.39	0.41
1157_5	A/G	20154	0.11	0.61	0.68
1142_36	A/G	20097	0.07	0.32	0.41
1140_63	G/C	20011	0.04	0.69	0.74
1135_48	T/C	19885	0.10	0.59	0.68
1129_67	T/C	19781	0.10	0.61	0.66
1111_6	A/G	19550	0.29	0.73	0.81
1107_24	T/A	19415	0.27	0.75	0.78
1098_59	A/G	19351	0.22	0.76	0.79
1095_15	T/C	19201	0.59	0.35	0.39
1094_54	T/C	19159	0.76	0.28	0.39
1073_69	C/T	19019	0.10	0.26	0.29
1068_57	C/T	18837	0.23	0.62	0.64
1055_79	A/G	18728	0.79	0.56	0.66
1024_124	T/G	18641	0.21	0.61	0.63
1007_163	T/C	18510	0.36	0.55	0.57
1005_71	A/G	18331	0.06	0.47	0.51
1000_60	T/C	18217	0.16	0.61	0.63
996_45	A/G	18096	0.21	0.4	0.43
995_75	T/C	18000	0.22	0.28	0.31
993_33	T/A	17816	0.27	0.39	0.42
991_49	T/C	17747	0.03	0.34	0.38
978_37	A/T	17652	0.26	0.56	0.58
958_10	A/G	17493	0.61	0.27	0.36
952_54	T/C	17446	0.25	0.64	0.66

949_30	A/G	17252	0.34	0.54	0.56
940_18	T/C	17157	0.58	0.56	0.62
939_27	G/T	17020	0.03	0.68	0.71
938_14	G/A	16919	0.15	0.7	0.73
921_24	A/C	16679	0.25	0.71	0.76
918_67	A/G	16552	0.14	0.64	0.66
913_75	A/G	16452	0.45	0.66	0.71
907_16	A/G	16223	0.48	0.78	0.81
905_106	C/T	16205	0.78	0.8	0.83
897_87	G/T	16096	0.14	0.81	0.83
894_46	A/G	15972	0.24	0.66	0.69
893_33	T/C	15823	0.09	0.71	0.74
888_34	A/G	15654	0.25	0.65	0.68
884_49	T/C	15554	0.47	0.57	0.68
863_120	T/C	15488	0.06	0.71	0.77
844_42	G/A	15330	0.30	0.5	0.54
836_38	A/G	15203	0.08	0.43	0.47
830_36	T/C	15031	0.12	0.63	0.64
820_42	A/G	14830	0.05	0.12	0.14
812_117	T/C	14784	0.67	0.57	0.65
798_11	T/C	14556	0.03	0.38	0.41
792_82	C/T	14513	0.02	0.49	0.51
787_100	T/C	14329	0.13	0.44	0.56
779_55	A/G	14149	0.46	0.66	0.69
768_168	C/T	14092	0.58	0.37	0.4
753_128	T/C	13904	0.29	0.74	0.82
750_42	A/G	13706	0.28	0.47	0.57
746_76	T/C	13570	0.21	0.45	0.47
740_35	T/C	13283	0.47	0.38	0.41
731_22	C/T	13100	0.15	0.36	0.42
728_141	T/C	13074	0.75	0.72	0.85
725_79	T/C	12871	0.40	0.63	0.65
720_83	T/C	12783	0.06	0.42	0.44
716_6	T/C	12612	0.07	0.92	0.98
715_167	G/T	12603	0.29	0.47	0.52
711_33	A/G	12346	0.10	0.73	0.81
710_90	T/C	12309	0.73	0.85	0.88
708_112	C/T	12217	0.85	0.46	0.48
694_26	T/C	12001	0.16	0.26	0.32
665_15	C/T	11829	0.29	0.77	0.82
657_49	G/A	11715	0.06	0.3	0.34
655_32	A/G	11554	0.20	0.46	0.55
650_91	T/C	11514	0.36	0.45	0.54
645_30	A/T	11332	0.25	0.4	0.46
633_66	G/A	11244	0.04	0.56	0.59
631_50	T/C	11109	0.32	0.68	0.84
626_13	C/G	10989	0.05	0.28	0.35
619_38	A/G	10912	0.53	0.21	0.31
616_29	T/C	10784	0.28	0.19	0.21
614_105	A/G	10690	0.31	0.55	0.57
600_15	T/C	10513	0.13	0.49	0.52
598_81	G/T	10495	0.11	0.54	0.58

589_80	C/G	10361	0.21	0.48	0.53
582_47	T/C	10075	0.15	0.4	0.42
581_14	A/C	9925	0.36	0.54	0.57
574_88	T/C	9907	0.84	0.33	0.41
563_76	T/C	9716	0.35	0.21	0.36
561_25	A/G	9495	0.12	0.32	0.54
560_46	G/A	9408	0.30	0.27	0.29
544_28	T/G	9262	0.08	0.49	0.56
542_9	A/G	9106	0.05	0.2	0.25
537_18	G/A	8925	0.24	0.57	0.59
534_94	C/T	8905	0.31	0.47	0.55
531_31	A/G	8693	0.65	0.49	0.58
527_12	A/G	8541	0.13	0.61	0.65
526_75	C/T	8434	0.26	0.63	0.99
525_65	T/C	8335	0.09	0.64	0.67
521_75	G/A	8174	0.01	0.72	0.75
516_21	T/C	7991	0.03	0.74	0.78
510_34	A/G	7890	0.18	0.86	0.9
501_63	T/C	7817	0.31	0.88	0.95
496_22	T/C	7677	0.12	0.89	0.95
494_23	A/G	7524	0.15	0.74	0.76
484_117	C/T	7499	0.80	0.79	0.82
482_37	G/A	7300	0.29	0.73	0.8
465_67	A/C	7250	1.00	0.65	0.67
461_70	A/T	7120	0.06	0.79	0.83
460_114	T/C	7046	0.69	0.58	0.68
458_15	T/C	6822	0.28	0.51	0.62
449_32	A/G	6669	0.46	0.71	0.73
442_121	C/T	6635	0.78	0.56	0.58
440_130	G/T	6511	0.80	0.65	0.72
439_38	A/G	6249	0.25	0.46	0.48
427_62	A/G	6131	0.11	0.57	0.61
421_142	A/G	6062	0.64	0.52	0.66
405_36	A/G	5823	0.17	0.74	0.75
382_65	T/C	5745	0.16	0.45	0.61
379_138	T/C	5648	0.21	0.82	0.86
376_28	G/T	5415	0.66	0.55	0.59
375_91	G/C	5372	0.28	0.53	0.56
364_39	A/G	5062	0.15	0.46	0.52
362_102	T/C	5019	0.82	0.44	0.46
354_6	T/G	4793	0.17	0.8	0.83
352_41	C/A	4725	0.07	0.71	0.73
348_52	A/G	4607	0.08	0.5	0.53
343_47	C/T	4349	0.24	0.9	0.97
340_54	A/G	4218	0.52	0.55	0.62
339_74	T/C	4087	0.02	0.81	0.84
338_21	T/C	3901	0.78	0.93	0.97
328_54	T/C	3789	0.12	0.54	0.68
325_107	C/T	3710	0.27	0.34	0.36
318_121	A/C	3554	0.28	0.87	0.91
312_167	G/C	3430	0.12	0.38	0.43
307_28	A/G	3211	0.28	0.54	0.57
302_20	A/G	3091	0.09	0.5	0.6

288_33	T/G	2934	0.27	0.48	0.58
276_52	A/G	2835	0.09	0.64	0.73
272_79	T/C	2734	0.15	0.76	0.8
264_65	T/C	2592	0.80	0.36	0.4
241_6	T/C	2447	0.04	0.29	0.41
229_67	A/G	2338	0.37	0.27	0.35
220_45	T/C	2221	0.28	0.63	0.66
213_17	T/C	2060	0.04	0.57	0.61
202_29	G/A	1989	0.59	0.62	0.68
198_49	A/G	1839	0.31	0.56	0.64
194_47	A/G	1755	0.44	0.48	0.63
192_63	T/G	1647	0.28	0.62	0.69
189_20	C/G	1493	0.01	0.41	0.47
178_91	C/T	1463	0.08	0.29	0.32
175_32	T/C	1305	0.64	0.4	0.45
159_66	T/C	1257	0.56	0.35	0.39
137_44	A/G	1064	0.10	0.57	0.61
120_13	A/G	898	0.04	0.28	0.35
39_90	T/C	878	0.02	0.65	0.89
26_43	T/C	743	0.19	0.55	0.73
23_93	T/C	606	0.32	0.57	0.63
20_95	C/T	472	0.25	0.69	0.72
15_172	G/C	374	0.23	0.71	0.74
7_46	A/G	151	1.00	0.82	0.84
Promedio			0.26	0.42	0.47