



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Selección de genotipos de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum con resistencia a estrés hídrico

Danita Andrade Díaz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias, Doctorado en Ciencias Agrarias (Línea
Mejoramiento Genético Vegetal)
Palmira, Colombia
2023

Selección de genotipos de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum con resistencia a estrés hídrico

Danita Andrade Díaz

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Doctor en Ciencias Agrarias

Director:

Ph.D. Jaime Eduardo Muñoz Flórez

Profesor Asociado Facultad de Ciencias Agropecuarias

Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

Codirector:

Ph.D. Tulio Cesar Lagos Burbano

Profesor Titular Facultad Ciencias Agrícolas

Universidad de Nariño

Línea de Investigación:

Mejoramiento Genético Vegetal

Grupo de Investigación:

Producción en Frutales Andinos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agropecuarias, Doctorado en Ciencias Agrarias (Línea

Mejoramiento Genético Vegetal)

Palmira, Colombia

2023

Dedicatoria

A mis padres, mis hermanos y sobrino.

Es de importancia para quien desee alcanzar una certeza en su investigación, el saber dudar a tiempo.

Aristóteles (384 AC-322 AC)

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



Danita Andrade Díaz

23/03/2023

Fecha

Agradecimientos

Quiero expresar mis agradecimientos a todas las personas e instituciones que hicieron posible esta investigación:

Ministerio de Ciencia y Tecnología, por apoyo financiero para la ejecución de esta investigación.

Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, por abrirme sus puertas.

Universidad de Nariño e instituto de Investigación del País Vasco NEIKER por darme la oportunidad de realizar mi trabajo de investigación en sus instalaciones.

Dr. Jaime Eduardo Muñoz por su gran apoyo en la metodología y análisis de resultados de esta investigación.

A mis amigos y compañeros por la alegría de tantos momentos vividos, por su amistad, compañerismo y conocimientos compartidos.

A todas las personas que hicieron posible este trabajo.

Muchas gracias.

Resumen

Selección de genotipos de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum con resistencia a estrés hídrico

La papa es el quinto cultivo más importante del mundo y tiene un papel importante en la seguridad alimentaria, especialmente en países en desarrollo como Colombia. La caracterización morfológica es el primer paso en la descripción y clasificación del germoplasma (Smith & Smith, 1989). La comprensión de los caracteres morfológicos facilita la identificación, la selección de atributos deseables, el diseño de nuevas poblaciones, la transferencia de sus genes y la resistencia a factores bióticos y abióticos (Singh, Chaubey, Upadhyay, Jha, & Pandey, 2014). Esta investigación busca identificar duplicados, completar una base de datos morfológicos útil en trabajos de mejoramiento genético y para estudiar la diversidad y variabilidad de las introducciones que conforman dicha colección; mediante caracterización de la colección de papa criolla de la Universidad de Nariño, adicionalmente, dado que se han reportado diferentes grados de tolerancia entre las variedades evaluadas al estrés hídrico, se estudió la respuesta de 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo phureja y andigenum) a estrés hídrico, a través de una evaluación fenotípica bajo condiciones de cubierta plástica, ampliando a caracterización molecularmente la variación alélica en secuencias de genes candidatos (CG) para estrés hídrico y estableciendo la relación entre marcadores moleculares de tipo SNPs y caracteres vinculados a la tolerancia de la papa al estrés por sequía.

Palabras clave: estrés, déficit de humedad, exceso de humedad, parámetros fisiológicos, rendimiento.

Abstract

Selection of *Solanum tuberosum* Group Phureja and Andigenum potato genotypes with resistance to water stress

Potato is the fifth most important crop in the world and plays a crucial role in food security, particularly in developing countries like Colombia. Morphological characterization is the first step in germplasm description and classification (Smith & Smith, 1989). Understanding morphological traits facilitates identification, selection of desirable attributes, breeding of new populations, transfer of genes, and resistance to biotic and abiotic factors (Singh, Chaubey, Upadhyay, Jha, & Pandey, 2014). This research aims to identify duplicates, complete a useful morphological database for genetic improvement works, and study the diversity and variability of the introductions that make up the collection through the characterization of the criolla potato collection at the University of Nariño. Additionally, since different degrees of tolerance to water stress have been reported among the evaluated varieties, the response of 115 criolla potato genotypes (*Solanum tuberosum* Group phureja and andigenum) to water stress was studied through a phenotypic evaluation under plastic cover conditions, expanding the molecular characterization of allelic variation in candidate genes (CG) for water stress and establishing the relationship between SNP molecular markers and traits linked to potato drought tolerance.

Keywords: stress, moisture deficit, excess moisture, physiological parameters, performance.

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Abstract	X
Contenido	XI
Lista de figuras	XIV
Lista de tablas	XVIII
Lista de Símbolos y abreviaturas	XX
Introducción	1
Objetivos	1
Objetivo general	1
Objetivos específicos	1
1. MARCO TEÓRICO	3
1.1 Importancia socioeconómica del cultivo de la papa	3
1.2 Comercialización y uso agroindustrial de la papa	4
1.3 Generalidades del cultivo de la papa	5
1.3.1 Origen, evolución y migración	6
1.3.2 La Papa Nativa	7
1.3.3 Clasificación taxonómica de las papas cultivadas	7
1.3.4 Biología reproductiva de la papa	9
1.3.4.1 Ciclo de vida asexual – Reproducción vegetativa de la papa	9
1.3.4.2 Ciclo de vida sexual – Reproducción sexual de la papa	10
1.4 Mejoramiento genético del cultivo de papa	10
1.4.1 Biodiversidad de las especies de papa para el mejoramiento genético	11
1.4.2 Procesos de mejoramiento en papa	12
1.4.2.1 Mejora tradicional - métodos básicos para el mejoramiento genético en papa.	13
1.4.2.2 Mejoramiento genético molecular	15
1.5 Selección asistida por marcadores moleculares	16
1.5.1 Herramientas moleculares para la selección asistida por marcadores	17

1.5.2	Mapas de ligamiento y QTL	18
1.5.2.1	Genes candidatos	21
1.6	Mapeo por asociación	22
1.6.1	Desequilibrio de ligamiento: Base conceptual del mapeo por asociación	24
1.6.2	Rutas metodológicas para abordar un estudio de mapeo por asociación	26
1.6.3	Modelos estadísticos	28
1.7	El cambio climático y su relación con el rendimiento de los cultivos	29
1.7.1	Estrés hídrico en papa y variables morfoagronómicas relacionadas con su adaptación	30
2.	Capítulo 1. Caracterización morfológica de los genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y andigenum) que conforman la colección de trabajo de la universidad de Nariño.....	33
2.1	Materiales y métodos	35
2.1.1	Localización	35
2.1.2	Material vegetal	35
2.1.3	Análisis estadístico	36
2.2	Resultados y discusión.....	37
2.3	Conclusiones	46
3.	Capítulo 2. Respuesta de 115 genotipos de papa <i>Solanum tuberosum</i> Grupo phureja y andigenum a estrés hídrico	49
3.1	Materiales y métodos	51
3.1.1	Localización	51
3.1.2	Material vegetal	52
3.1.3	Diseño experimental	52
3.1.3.1	Niveles de humedad	52
3.1.3.2	Análisis estadístico	62
3.2	Resultados y discusión.....	63
3.2.1	Análisis de Varianza primera fase (ANDEVA)	63
3.2.2	Análisis de varianza segunda fase (ANDEVA)	80
3.3	Conclusiones	101
4.	Capítulo 3. Caracterización molecular de la variación alélica en secuencias de genes candidatos (CG) para estrés hídrico en la colección de papas <i>Solanum tuberosum</i> Grupo Phureja y Andigena de la Universidad de Nariño.	103
4.1	Materiales y Métodos	105
4.1.1	Localización	105
4.1.2	Material vegetal	106
4.1.3	Fase de laboratorio.....	106
4.2	Resultados y discusión.....	120
4.3	Conclusiones	143
5.	Capítulo 4. Estudio de asociación de genoma a características ligadas a la tolerancia al estrés por sequía en papa.....	146
5.1	Materiales y métodos	148

5.1.1	Análisis de asociación	148
5.1.2	Anotación de genes.....	149
5.2	Resultados y discusión.....	149
5.3	Conclusiones.....	158
Referencias	161

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1-1. Comparación esquemática del análisis de ligamiento en poblaciones biparentales y mapeo por asociación con diversas poblaciones.	21
Figura 1-2. a) Equilibrio de ligamiento y b) Desequilibrio de ligamiento.....	25
Figura 1-3. Efecto de la estructura poblacional en el DL y en las asociaciones fenotípicas.	26
Figura 1-4. Principios del desequilibrio de ligamiento y el mapeo por asociación.	27
Figura 1-5. Relación entre el DL y la resolución de los estudios de asociación.	27
Figura 2.1.....	38
Figura 2.2. Calidad de representación (Cos2) de las variables en el Análisis de Correspondencia Múltiple. (A) Las 50 variables más representativas para la primera dimensión. (B) Las 50 variables más representativas para la segunda dimensión.....	39
Figura 2.3. Calidad de representación (Cos2) de las variables en el Análisis de Componentes Principales. (A) Las variables más representativas para la primera dimensión. (B) Las variables más representativas para la segunda dimensión.	40
Figura 2.4. Agrupación jerárquica de los 115 genotipos evaluados utilizando las distancias euclidianas obtenidas del Análisis de Componentes Principales y de las coordenadas obtenidas del Análisis de Correspondencia Múltiple. Tres grupos distintos fueron formados de acuerdo con la distancia entre los genotipos.	41
Figura 2.5. Correlación entre los valores de la matriz de distancia geográfica y los valores de la matriz de distancia euclidiana. Los valores de distancia geográfica fueron transformados usando la función de logaritmo (<i>log</i>). Existe una relación positiva (0.37) y significativa ($p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) entre las dos variables, de acuerdo con la prueba de correlación de Pearson.	42
Figura 3-1. Diseño experimental de BCA con dos repeticiones y dos unidades experimentales por tratamiento en un arreglo en parcelas divididas para la evaluación de variables morfo-fisiológicas para estrés hídrico en 115 genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y Andigenum) que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño.	54
Figura 3-2. Diseño experimental de BCA con tres repeticiones y una unidad experimental por tratamiento en un arreglo en parcelas divididas para la evaluación de variables morfo-fisiológicas para estrés hídrico en 21 genotipos de papa criolla	

(<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y <i>Andigenum</i>) que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño.	55
Figura 4.1. Frecuencias de los genotipos que constituyen la población en relación con los genes candidatos de cada librería. El eje vertical representa el número de genotipos, mientras que el eje horizontal detalla cada gen candidato correspondiente a cada librería.	129
Figura 4.2. Resultados del análisis manual para determinar los patrones de los genes candidatos: A) Resumen gráfico del conjunto total de resultados obtenidos; B) Gráfico basado en el origen de los genes candidatos que no presentaron ningún patrón; C) Gráfico basado en el origen de los genes candidatos que mostraron un patrón único.	131
Figura 4.3. Clasificación de SNPs. A) Porcentaje de transiciones y transversiones totales. B) Transiciones totales (A/G). C) Transversos totales (G/T, G/C, A/C y A/T). ...	133
Figura 4.4. Gráfico del número de GC agrupados por su porcentaje (%) de valores perdidos en los genotipos de papa evaluados organizados en diferentes rangos	134
Figura 4.5. Gráficos que muestran las frecuencias de las combinaciones alélicas de los genes candidatos bialélicos, representadas a través de sus frecuencias genotípicas.	136
Figura 4.6. Gráficos del porcentaje de homocigocidad (H_o) y heterocigocidad (H_e) de los genes candidatos	136
Figura 4.7. Gráfico que ilustra los resultados del análisis de estructura genética en dos poblaciones diferentes de papa (<i>S. tuberosum</i> grupo Phureja y <i>S. tuberosum</i> del grupo <i>Andigena</i>) ($K= 2$ a k_{10}) utilizando 968 (SNPs).	138
Figura 4.8. A. Dendrograma basado en IBS en dos variedades de papa B. Análisis de Componentes Principales para los dos grupos de papa estudiados (<i>S. tuberosum</i> grupo Phureja y <i>S. tuberosum</i> del grupo <i>Andigena</i>). Se muestra los PC1 vs PC2.	139
Figura 5-1. Gráficos tipo Manhattan para la variable días a floración (DF) (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma 7 y 8 (Chr07 y Chr08, respectivamente).	152
Figura 5-2. Gráficos tipo “Manhattan” para la variable contenido relativo de agua (CRA) (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma 1 (Chr01).	155
Figura 5-3. Gráficos tipo Manhattan para la variable número de tubérculos por planta (NTP) (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma (Chr).	156

Figura 5-4. Gráficos tipo Manhattan para la variable altura de planta (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por (Moskvina & Schmidt, 2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma (Chr).....	157
Figura 5.5. Esquemas de los hábitos de crecimiento de las plantas de papa	202
Figura 5.6. Esquemas de las formas de las alas del tallo	204
Figura 5.8. Descripción gráfica de descriptores de flor.....	210
Figura 5.9. Descripción gráfica de la forma del fruto	215
Figura 5.10 Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable días a floración. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.....	216
Figura 5.11. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable número de tallos. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.....	217
Figura 5.12. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable altura de planta. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.....	218
Figura 5.13. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable potencial hídrico foliar (2 am). El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.....	219
Figura 5.14. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable potencial hídrico foliar diurno (10 am). El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.....	220
Figura 5.16. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable contenido relativo de agua. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.....	222

- Figura 5.17. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable acumulación de materia seca en el follaje. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal..... 223
- Figura 5.18. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable acumulación de materia seca en el tuérculo. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal..... 224
- Figura 5.19. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable número de tubérculos por planta. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal..... 225
- Figura 5.20. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable rendimiento. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal..... 226

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 3-2. Cuadrados medios del ANDEVA bajo el modelo de diseño en parcelas divididas en 115 genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y Andigenum) y dos niveles de humedad.....	64
Tabla 3-3. Correlaciones significativas de Pearson entre las variables evaluadas DF, AP, PtH10, PtH2, CCI, CRA, MSH, MST, NT, NTP y RTO en 115 genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y Andigenum) y déficit hídrico-DH.....	66
Tabla 3-4. Medias geométricas de las variables que componen el índice de selección (ISp).....	70
Tabla 3-5. Cuadrados medios del ANDEVA bajo el modelo de diseño en parcelas divididas en 20 genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y Andigenum) seleccionados y dos factores genotipos y niveles de humedad.	81
Tabla 3-6. Correlaciones significativas de Pearson entre las variables evaluadas DAE, CCle, CCIfes, PtH9, PtHdu9, PtHf9, CE, CEe, AF, Afd, MSH, CRAfinal, CCId, Pthdes2, CEEd, DCE, MSt, MSTu, IC, Nes, PtU, NTuPP, PTuPP y Ptuben 20 genotipos seleccionados de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> grupo phureja y Andigenum) y dos niveles de humedad.....	83
Tabla 3-7. Medias geométricas de las variables que componen el índice de selección (IS) acorde al modelo de regresión lineal StepWays.	95
Tabla 4-1. Listado de 87 genes candidatos asociados a características de estrés hídrico en papa.	107
Tabla 4.2. Cóctel para la amplificación por microsatelites para detección de genes candidatos.	115
Tabla 4.3. Cóctel para la indexación de primers AK y BK para identificación de genotipos.....	116
Tabla 4.4. Cóctel para la indexación de primers SI5 y SI7 para identificación de genotipos.....	117
Tabla 4.5. Genes candidato con número de lecturas de la librería Illumina y sus frecuencias en los genotipos de la población.....	122
Tabla 4.6. Genes candidato con número de lecturas de la librería Ion Torrent y sus frecuencias en los genotipos de la población.....	124

Tabla 4.7. Genes candidato con número de lecturas de la librería Ion Torrent y sus frecuencias en los genotipos de la población.	125
Tabla 4.8. SNPs detectados y sus tipos	132
Tabla 4.9. Nombres de genes candidatos multi-locus y la cantidad correspondiente de SNPs generados en los genotipos de papa.	135
Tabla 4.10. Estadística del STRUCTURE resultante del análisis de 2 poblaciones de papa (<i>S. tuberosum</i> grupo Phureja y <i>S. tuberosum</i> del grupo Andígena) utilizando 968 SNPs. El análisis Delta K seleccionó K = 2 grupos óptimos (Azul).	137
Tabla 4.11. Resultados de las estadísticas de diversidad genética obtenidos a partir de SNPs y haplotipos en los genes candidatos bialélicos.	140
Tabla 4.12. Resultados de las estadísticas de diversidad genética en función de las poblaciones estudiadas.	141
Tabla 4.13. Resultados de las medidas estadísticas aplicadas a nivel poblacional para evaluar la diversidad genética (N=99).	142
Tabla 4.14. AMOVA de las poblaciones basadas en las combinaciones alélicas obtenidas a partir de los marcadores SNP bialélicos.	142
Tabla 5-1. Asociaciones significativas entre marcadores moleculares y rasgos fenotípicos.	151

Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviaturas

Abreviatura Término

% MS	Porcentaje de Materia Seca
%MST	Acumulación de materia seca en tubérculos
ACM	Análisis de Correspondencias Múltiples
ACP	Análisis de Componentes Principales
ADHT	Angulo de divergencia entre la hoja y el tallo
AF	Área Foliar
AFea	Área Foliar antes del estrés
Afd	Área Foliar después del estrés
am	Mañana
AP	Altura de planta
AUP	Ubicación de la articulación del pedicelo
BCA	Bloques Completos al Azar
CBF	Cubrimiento del follaje
CCp	Capacidad de campo
CC	Cambio Climático
CCz	Color del cáliz
CCI	Índice de Concentración de Clorofila
CCIt	Contenido de Clorofila total
CCle	Índice de Concentración de Clorofila durante el estrés
CE	Color del envés de la hoja
CEs	Conductancia Estomática
CEae	Conductancia Estomática antes del estrés
CF	Color de los frutos
CFg	Color general de los frutos
CHF	Color del haz de la hoja
CIP	Centro Internacional de la Papa
CP	Color del pedicelo
CPF	Color predominante de la flor
CRA	Contenido relativo de agua
CRF	Color de los frutos

Abreviatura Término

CRFp	Color primario de los frutos
CS	Color secundario de la flor
CSF	Color secundario de los frutos
CST	Color secundario de tallo
CT	Color del tallo
CTT	Corte transversal del tallo
DAE	Días a emergencia
DCE	Daño por Conductividad Eléctrica
DCECon	Daño por Conductividad Eléctrica
DCSF	Distribución del color secundario de la flor
DF	Duración de la floración
DH	Déficit de agua
Ecf	Conductividad Eléctrica Final
Ect	Conductividad Eléctrica Total
FAF	Forma de las alas del tallo
FAFT	Forma del ápice del Foliolo Terminal
FAO	Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación
FBFT	Forma de la base del foliolo terminal
FBLC	Forma de la base de los lóbulos del Cáliz
FC	Forma de la corola
FE	Formación del estambre
FEG	Forma del estigma
FF	Forma del fruto
FFT	Forma del Foliolo Terminal
FLC	Forma de los lóbulos del cáliz
FPFL	Forma del primer foliolo lateral
GF	Grado de floración
gml	Modelo Lineal General
GT	Grosor de tallo
HC	Habito de crecimiento de la planta
HR	Habito de ramificación
IC	Indicé de cosecha
IS	Índice de Selección
LE	Longitud de estolones
LN	Longitud Norte
LO	Longitud Oeste
LP	Longitud del pedúnculo
MF	Madurez fisiológica
MP	Morfología del pistilo
MSH	Materia Seca Foliar
Msnm	Metros Sobre el nivel del Mar
MST	Materia Seca Total

Abreviatura Término

MSTu	Materia Seca de Tubérculo
%MSTu	Materia seca de tubérculo (%)
NE	Número de estolones por planta
NF	Número de frutos
NFI	Número de flores por inflorescencia
NPFL	Pares de folíolos laterales primarios
NPIL	Pares de inter-hojuelas o folíolos insertados en el raquis
NPSL	Pares de folíolos laterales secundarios sobre los peciólulos
NTP	Número de tallos primarios
NtuPP	Número de tubérculos por planta
OPS	Organización Panamericana de la Salud
PH	Pubescencias en hojas (tricomas)
PP	Pigmento del pistilo
PtH9	Potencial hídrico foliar antes del estrés
PtHd9	Potencial hídrico foliar durante el estrés
PtHf9	Potencial hídrico foliar el último día de estrés
PTPP	Peso de tubérculos por planta
Ptu	Peso de tubérculo
Ptub	Peso promedio de tubérculo
PTuPP	Peso de tubérculos por planta
RI	Ramificación de la inflorescencia
RTO	Rendimiento por planta
SCZ	Simetría del cáliz
SFLP	Sobreposición de los folíolos laterales primarios
TP	Tamaño de la flor
UAP	Ubicación de la articulación del pedicelo
UE	Unión de estolones

Introducción

La papa es el tubérculo más representativo a nivel global y el quinto cultivo de mayor importancia en el mundo, después de la caña de azúcar, el maíz, el trigo y el arroz; constituye un producto alimentario que se cultiva en más de 100 países y que ha crecido en el mercado debido a sus atributos positivos, particularmente por su alto valor nutricional. (Barandiarán, 2018; Zhang et al, 2021). Con una producción global de más de 487 millones de toneladas año⁻¹ en los últimos cinco años (FAO, 2021). Este cultivo se desarrolla en diversos tipos de suelo y condiciones climáticas y, a pesar de que su área cultivada se mantiene alrededor de los 19 millones de hectáreas desde la década de 1990, su productividad aumenta constantemente y actualmente supera las 19 toneladas ha⁻¹.

Acorde con FAO/OPS (2021), el cambio climático constituye una limitante para alcanzar el reto que implica obtener los alimentos necesarios para los 9000 millones de habitantes que se pronostican para el 2050; el cambio climático (CC) tendrá un impacto negativo en el sector agrícola a nivel mundial, ocasionando la pérdida de áreas de cultivo adecuadas, se espera una reducción del 40% en la producción de determinados cultivos.

Comprender los impactos potenciales del cambio climático en la producción de papa es fundamental para la seguridad alimentaria mundial futura. De hecho, se han realizado considerables esfuerzos para predecir los efectos potenciales del cambio climático en el cultivo de papa y su manejo en diferentes áreas del mundo. Las condiciones medioambientales producto del cambio climático pueden causar efectos en la fenología y fisiología de los cultivos, alterando su desarrollo y el comportamiento de los patrones de distribución de plagas y enfermedades, condiciones que pueden causar cambios considerables en la sostenibilidad de estos. (Nowell, 2018; Ahmed et al, 2021).

El cambio climático tiene un impacto variado en la producción de cultivos a nivel global. Aunque algunos cultivos C3, incluyendo la papa, pueden experimentar aumentos en su producción debido a ciertos beneficios fisiológicos, la mayoría de los efectos son adversos. La sequía, altas temperaturas y el aumento de plagas, enfermedades y malezas, generan estrés en las plantas, lo que puede resultar en pérdidas frecuentes en los cultivos (Aliche et al, 2020; Álvarez et al, 2022).

Las variedades de papa convencionales no están adaptadas a las condiciones ambientales actuales generadas por el cambio climático, lo cual genera baja productividad y pérdida de los cultivos (Kromann & Cuasapaz, 2017; Aliche et al, 2020; Alvarez et al, 2022). Varios estudios han demostrado que la baja tolerancia a la sequía en el cultivo de la papa se debe a la importancia fisiológica del agua en procesos como la asimilación de CO₂, así como en componentes celulares, más específicamente relacionado con la membrana celular y la pared celular, y en otras vías metabólicas como el metabolismo de los carbohidratos y el ajuste osmótico (Alvarez et al, 2022).

En todo el mundo se están llevando a cabo investigaciones para encontrar alternativas que permitan adaptar el cultivo de la papa a las condiciones del cambio climático, dada su importancia socioeconómica. Desde la publicación de la secuencia del genoma de la papa, se han aplicado herramientas genómicas como los análisis de asociación genética (GWAS), los marcadores SNP, análisis transcriptómicos, tecnologías de secuenciación de alto rendimiento y la captura del exoma, lo que ha permitido avances en la identificación de genes candidatos para características de interés mediante el uso de mapas genéticos relacionados con el genoma de referencia (Barandiarán, 2018; Saidi y Hajibarat, 2020). También es viable realizar estudios sobre la variación alélica de los genes en ciertas colecciones de germoplasma y su impacto en la expresión fenotípica. Algunos genotipos que poseen tolerancia a distintos tipos de estrés biótico y abiótico han sido identificados, los cuales pueden ser beneficiosos para el cultivo en áreas desfavorables y para la elección de progenitores en programas de mejora genética. En vista de los escenarios actuales de cambio climático, estas y otras tecnologías serán fundamentales para mejorar este cultivo.

Dicho lo anterior el estudio de la respuesta de las plantas de papa al estrés hídrico y su asociación con características fenotípicas, es conocimiento de importancia que puede ser utilizado en programas de mejoramiento genético para contribuir con la mitigación del efecto de este estrés abiótico en cultivos de interés (Dahal et al, 2019; Nelson et al, 2021).

Estudios previos sobre los mecanismos fisiológicos de respuesta al estrés hídrico han permitido identificar variables como indicadores de la expresión de tolerancia a la sequía, tales como el ajuste osmótico, la defensa antioxidante, el potencial hídrico foliar, el contenido relativo de agua, la tasa de fotosíntesis, la estabilidad de la membrana, la temperatura foliar, la reducción del área foliar, la reducción del período de crecimiento, así como la habilidad de las raíces para explorar el suelo en busca de agua para satisfacer las necesidades de evapotranspiración de las plantas. Además, según otras investigaciones, existe evidencia que indica que características como la recuperación, la capacidad radicular, la cantidad de materia seca de la raíz, la longitud de la raíz, la eficiencia en la utilización del agua, el peso y la cantidad de tubérculos son atributos apropiados para escoger clones con genes que les brinden resistencia al estrés hídrico ocasionado por la sequía (Barra, y otros, 2019).

Así mismo, algunos estudios sugieren que la tolerancia en el cultivo de papa puede deberse al incremento temprano en la concentración de prolina y ácido abscísico, esto ayuda en la regulación del equilibrio osmótico y en la absorción eficiente de agua. Debido a la reducción en la conductancia estomática, se logra mantener el equilibrio hídrico y experimentar un nivel de estrés hídrico de intensidad moderada a leve. Además, se observa una respuesta antioxidante que preserva el funcionamiento metabólico celular durante el periodo de estrés (Alvarez et al, 2022).

Por otra parte, se han reportado que hay diferentes grados de tolerancia entre las variedades evaluadas, siendo las variedades silvestres las mejor adaptadas a estrés hídrico (Zhang y otros, 2022). Por este motivo es importante, reconocer y aprovechar las potencialidades de las variedades nativas como fuente de genes de tolerancia a estrés hídrico, considerando que es necesario aportar a las regiones con la generación de conocimiento que permita identificar dichas características para que puedan ser usadas en futuros trabajos de mejoramiento genético tendientes a contribuir con la adaptación al

cambio climático. Por lo tanto, este proyecto de tesis plantea estudiar la tolerancia al estrés hídrico en 115 genotipos de papas criollas (*Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum) pertenecientes a la colección de trabajo de la Universidad de Nariño, inicialmente a través del conocimiento de sus características morfológicas, para posteriormente realizar una evaluación fenotípica de la tolerancia a estrés hídrico bajo condiciones de invernadero y una caracterización molecular de la variación alélica en secuencias de genes candidatos (CG) para estrés hídrico que finalmente permita detectar mediante mapeo por asociación los efectos de genes candidatos en los niveles de tolerancia a estrés hídrico.

Objetivos

Objetivo general

Seleccionar genotipos de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum con tolerancia a estrés hídrico en la colección de trabajo de la Universidad de Nariño

Objetivos específicos

1. Caracterizar morfológicamente los genotipos de papa *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum que conforman la colección de trabajo de la Universidad de Nariño.
2. Evaluar fenotípicamente la colección de papa *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum de la Universidad de Nariño para tolerancia a estrés hídrico bajo condiciones de invernadero.
3. Caracterizar molecularmente la variación alélica en secuencias de genes candidatos (CG) para estrés hídrico en la colección de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum de la Universidad de Nariño.
4. Detectar mediante mapeo por asociación los efectos de genes candidatos en los niveles de tolerancia a estrés hídrico.

1.MARCO TEÓRICO

1.1 Importancia socioeconómica del cultivo de la papa

Acorde al reporte de (FAO, 2021), la papa es el quinto cultivo más importante en el mundo, existen alrededor de 23.9 millones de ha cultivadas con una producción de 470 millones de toneladas al año y un rendimiento promedio de 21 toneladas ha⁻¹ (FAO, 2021). La papa se cultiva en 156 países alrededor del mundo, aunque se originó en la región de los Andes, se ha extendido a todos los rincones del globo terráqueo como fuente primordial para la seguridad alimentaria o como cultivo comercial (Nowell, 2018).

En cuanto al área y producción de papa a nivel mundial, Colombia se encuentra en el 27^o y 26^o lugar, respectivamente, con 120.190 hectáreas y 2.621.344 toneladas (FAO, 2021). Este cultivo se concentra principalmente en 14 departamentos del país, de los cuales solo cuatro concentran el 90% del área y producción. Los departamentos más importantes en la producción de papa son Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquia. Cundinamarca es el mayor productor nacional con 6.020.654 toneladas en 2022, seguido por Boyacá con 4.063.562 toneladas y Nariño con cerca de 3.674.606 toneladas, lo que representa el 38%, 25% y 23% de la producción total, respectivamente (UPRA, 2022).

En Colombia, la papa es un alimento básico que tiene muchas cualidades culinarias y es eficiente para proporcionar nutrientes. Es un alimento presente en todas las clases sociales y se puede consumir fresco o procesado, como alimento para el sector pecuario o como materia prima para fines industriales. Sin embargo, el consumo per cápita de papa ha disminuido en los últimos años debido a nuevas creencias y hábitos alimenticios, pasando de 75 kilos por persona en 1995 a 62 kg/persona/año en los últimos años, lo que representa una disminución del 20% (FAFP Y FEDEPAPA, 2018; Superintendencia de industria y turismo, 2019).

Debido a los factores mencionados anteriormente, es especialmente relevante hacer un seguimiento de los precios de la papa. Según los informes de Fedepapa, durante el período de 2020 a 2021, los precios pagados a los productores en las centrales de abastos oscilaron en un promedio anual de \$611 y \$953 por kilogramo. Por esta razón, durante ese período, alrededor de 90,000 familias productoras enfrentaron condiciones de rentabilidad muy desfavorables debido a varios factores, tales como un clima adverso, una alta incidencia de plagas y enfermedades, y los elevados costos de los insumos, lo cual tuvo un gran impacto en el crecimiento y la productividad de los cultivos. (FEDEPAPA & FAFP, 2018)

1.2 Comercialización y uso agroindustrial de la papa

En Colombia, la venta de papa se realiza principalmente en su forma fresca y la participación de la industria de procesamiento es limitada. Alrededor del 70% de toda la producción de papa se comercializa como producto fresco, no obstante, solo 11% se emplea para el consumo personal de las familias que producen, mientras que un 8% se destina como semilla y un 10% se utiliza en la industria de transformación. Aunque la mayoría de las papas (75%) que se venden en el mercado fresco, se comercializan sin haber sido lavadas, se ha observado un aumento en la valorización del producto mediante la realización de procesos como lavado, cepillado, selección, clasificación y empaquetado (FEDEPAPA & FAFP, 2018). (FAFP Y FEDEPAPA, 2020b)

Durante el año 2020, se registraron aproximadamente 50 empresas en Colombia dedicadas al procesamiento de la papa. Aunque estas empresas tenían diferentes niveles de tecnología, capacidad y participación en el mercado, alrededor de 10 empresas medianas y grandes dominaban el mercado de productos procesados, con más del 95% de la cuota, en especial en la producción de papas fritas prefritas congeladas y chips de papa. La mayoría de estas industrias operan a gran escala y utilizan tecnología avanzada en su producción, especialmente las más grandes. Estas empresas se concentran principalmente en la ciudad de Bogotá. Por otro lado, las pequeñas empresas representan solo el 5% del mercado y se componen principalmente de microempresas que producen productos fritos caseros, como el "coctel de fritos", para satisfacer la demanda de tiendas, pequeños supermercados y mercados informales (FAFP Y FEDEPAPA, 2020b)

El aumento significativo de las importaciones de papa pre-cocida congelada ha llevado a una capacidad ociosa en la industria procesadora de Colombia, afectando gravemente a algunas empresas e incluso provocando cierres. Las características específicas de la papicultura en Colombia, junto con los altos costos de producción de la materia prima en comparación con otros países productores, han generado dificultades para la competitividad de la industria de procesamiento, especialmente a raíz de los acuerdos comerciales que redujeron los aranceles (Fonseca et al, 2021; Sterie et al, 2022).

Acorde con lo descrito anteriormente, Colombia es un líder mundial en la producción, consumo y exportación de papas diploides, que poseen ventajas competitivas debido a su origen en el centro de diversidad de la papa y su alto contenido de proteína y masa seca (García & Valencia, 2022). Estas papas son apreciadas por su sabor, textura y facilidad de preparación, lo que las hace atractivas en el mercado y con alto potencial para diversas formas de procesamiento. Son una fuente de proteínas, (vitamina C y complejo B), minerales (hierro, zinc, cobre y calcio) y carotenoides. Se espera que, con el crecimiento de la población y el desarrollo de infraestructura, la demanda de papas procesadas aumente significativamente (Chunsheng et al, 2020).

1.3 Generalidades del cultivo de la papa

Debido a su capacidad de adaptarse a distintos climas y sistemas de cultivo gracias a su plasticidad fenotípica, la producción mundial de papa ha incrementado significativamente en la última década (FAO, 2021). La papa es capaz de adaptarse a diferentes altitudes, desde zonas bajas o valles a 1.000 metros sobre el nivel del mar hasta altiplanos a 4.000 metros sobre el nivel del mar (Benavides et al, 2022).

En Colombia, la producción de papa se ve limitada por factores como enfermedades, plagas, fertilización, calidad de la semilla y factores abióticos como sequías prolongadas y daños por heladas (FEDEPAPA & FAFP, 2018). El 90% de la producción comercial de papa se realiza en terrenos con pendientes pronunciadas, mientras que solo el 10% se cultiva en suelos planos adecuados para la mecanización. Estos cultivos se encuentran a altitudes que varían entre los 2000 y 3500 metros sobre el nivel del mar, siendo la zona más favorable para el cultivo aquella que se ubica entre los 2500 y 3000 metros sobre el nivel del mar (FAFP y FEDEPAPA, 2020; Benavides et al, 2022). Los agricultores, que

trabajan en predios de minifundio, sistemas de arrendamiento y aparcería, así como en explotaciones en tierra propia, utilizan diferentes esquemas de cultivo, especialmente de economía campesina. La elección de los períodos de siembra se basa principalmente en las condiciones climáticas, particularmente en el patrón de precipitaciones y la probabilidad de heladas.

1.3.1 Origen, evolución y migración

Investigar el centro de origen de la papa ha sido tema de estudio desde la segunda mitad del siglo XIX, en el entendido de este en dicha zona se encuentra una mayor variación en sus formas cultivadas y silvestres (Vavilov, 1951). Spooner et al., (2005), brindan una respuesta a esa incógnita usando un análisis genético de 365 variedades locales entre especies silvestres y variedades nativas, recolectadas a lo largo y ancho de los Andes, con lo cual se analizó la composición genética de, sus supuestos progenitores y grupos asociados. Concluyendo que hubo un punto de origen único de las papas cultivadas al norte del lago Titicaca, en el sur peruano, desafiando de esa manera teorías previas sobre orígenes múltiples, como las reportadas por Bukasov (1981); no obstante, los resultados coinciden con los reportadas por Hawkes (1992), sostiene que la región del Lago Titicaca podría ser el lugar de origen de la papa cultivada argumentan esto en base a la abundancia de diversas especies.

La papa, de acuerdo con la información obtenida a través de estudios de datación por radiocarbono (C-14), experimentó su proceso de domesticación hace al menos 10,000 años en la región del altiplano, específicamente en el sureste de Perú y el noreste de Bolivia (Engel, 1970). El origen de las papas cultivadas se dio a partir de variedades nativas desarrolladas por comunidades precolombinas a partir de especies que crecían en estado silvestre y varias de estas especies se han citado como ancestros de las papas cultivadas actualmente, entre ellas *S. leptophyes*, *S. canasense*, *S. sparsipilum*, *S. acaule*, *S. megistacrolobum*, *S. brevicaule* y *S. vernei* (Leal-Almanza et al., 2018; Bonnett, 2019).

La papa tiene su origen en *S. stenotomum*, considerada la primera papa domesticada. De esta especie, se derivó *S. andigenum* mediante procesos de poliploidización y hibridación interespecífica e intervarietal, lo que aumentó la diversidad y adaptabilidad

genética de la papa de los Andes. Los cultivares chilenos surgieron por hibridación con la especie silvestre *S. tarijense*. La papa se introdujo en Europa en el siglo XVI y desde entonces se ha diseminado por todo el mundo. Las papas cultivadas actuales se conocen como *S. tuberosum* (Aksoy, y otros, 2021).

1.3.2 La Papa Nativa

Las papas nativas son el resultado de la domesticación, selección y conservación llevada a cabo por los antiguos habitantes andinos. Son apreciadas por su agradable sabor y textura, alto contenido de materia seca (18,4% a 26,5%) y propiedades nutricionales que la hacen apetecidas en la gastronomía, así como su capacidad para resistir condiciones climáticas adversas y plagas.

Estas variedades se encuentran principalmente en la Zona Andina de América Latina (Zona Andina del occidente de Venezuela, Perú, Bolivia, Chile, Ecuador y el Sur Occidente de Colombia) y son cultivadas en pequeñas extensiones para garantizar la productividad ante factores adversos (sequías prolongadas, heladas, enfermedades y exceso de lluvias) y consumo familiar. El Centro Internacional de la Papa conserva una extensa colección de papas nativas de diversos países con alrededor de 3800 variedades. Para asegurar la sostenibilidad de su conservación, se promueve su consumo en mercados urbanos destacando su diversidad en formas, colores y calidad culinaria (Gasparini, Moreira, Pererira, & Zsogon, 2021).

1.3.3 Clasificación taxonómica de las papas cultivadas

La taxonomía de la papa ha sido complicada debido a numerosas variantes originadas por diversos procesos de reproducción, como la polinización cruzada, autopolinización, apomixis, propagación clonal y poliploidización. Estos procesos generan plantas con apariencias distintas pero que aún pueden cruzarse de manera natural, lo que dificulta la determinación de los límites entre especies en unidades fácilmente reconocibles. Esto ha provocado controversia entre los taxónomos de plantas a lo largo de la historia. Conforme con lo anterior Spooner et al., (2007), propusieron, a partir de un análisis molecular y morfológico que las papas cultivadas están clasificadas dentro de la posición taxonómica siguiente:

Reino: Vegetal
División: Fanerógamas
Subdivisión: Angiospermas
Clase: Dicotiledóneas
Subclase: Simétalas
Sección: Anisocárpeas
Orden: Tubfloríneas
Familia: Solanaceae
Género: Solanum
Sección: Petota
Subsección: Potatoe
Especie: *Solanum spp.*

Adicionalmente Spooner et al., (2007), plantearon una reclasificación de las papas cultivadas en cuatro especies:

- Especie 1: *S. tuberosum*, con dos grupos de cultivares (Grupo Andigenum de genotipos andinos de tierras altas que contienen diploides, triploides y tetraploides, y el Grupo Chilotanum de razas locales chilenas tetraploides de tierras bajas).
- Especie 2: *S. ajanhuiri* (diploide)
- Especie 3: *S. juzepczukii* (triploide)
- Especie 4: *S. curtilobum* (pentaploide).

Sin embargo, Huamán & Spooner (2002) reconoce a todas las poblaciones de razas cultivadas de papa como: "Una sola especie, *S. tuberosum*, con los ocho grupos de cultivares: Grupo Ajanhuiri, Grupo Andigenum, Grupo Chaucha, Grupo Chilotanum, Grupo Curtilobum, Grupo Juzepczukii, Grupo Phureja y Grupo Stenotomum". (p.47)

El uso del término "Grupo de cultivares" es útil para distinguir poblaciones de papa cultivada adaptadas a diferentes áreas y regímenes de luz del día, que pueden tener incompatibilidad sexual con poblaciones de los Andes. Sin embargo, basar la identificación en criterios de ploidia no permite clasificar a *S. phureja* como especie o

Grupo de cultivares, ya que no todos los elementos de este grupo son diploides ni tienen las mismas características de adaptación. La clasificación propuesta por Huamán y Spooner (2002), es considerada la más adecuada en este sentido (Narváez-Cuenca et al., 2018; del Río & Bamberg, 2021; Lizarazo Peña et al., 2022).

1.3.4 Biología reproductiva de la papa

La papa es un organismo complejo en términos de su genética. Es altamente heterocigota y solo se puede rastrear la procedencia del progenitor femenino. La papa es autotetraploide ($2n=4x=48$), lo que significa que tiene 4 juegos de cromosomas similares. Tiene 12 cromosomas que se organizan en diferentes series poliploides, incluyendo Diploides ($2n=24$), Triploides ($3n=36$), Tetraploides ($4n=48$), Pentaploides ($5n=60$) y Hexaploides ($6n=72$)

En su ciclo de vida, la papa pasa por una generación diploide ($2n$) con divisiones mitóticas (distribución equitativa de material genético), seguida de una fase haploide (n) con divisiones meióticas y la fusión de dos núcleos haploides (gametos) para formar el cigoto diploide ($2n$). La fase haploide se denomina gametofito y la fase diploide, esporofito, de acuerdo con la nomenclatura convencional de las angiospermas (Aksoy et al., 2021).

1.3.4.1 Ciclo de vida asexual – Reproducción vegetativa de la papa

La reproducción asexual, también conocida como reproducción por mitosis, asegura la conservación clonal del genotipo, lo que significa que la descendencia es genéticamente idéntica al progenitor único. En el caso de la papa, esta forma de reproducción ocurre a través de partes vegetativas como tubérculos, brotes o yemas. Los tubérculos-semilla son un ejemplo común de esta reproducción en el cultivo comercial de papas. Los tubérculos dan origen a brotes que producen raíces adventicias en la base y los nudos de la parte subterránea del tallo, permitiendo obtener varios tallos en un solo lugar (Nally & Kearns, 2020).

Para los mejoradores de papas, la reproducción asexual es ventajosa en el mejoramiento genético, ya que permite fijar características específicas y multiplicar el genotipo seleccionado. Al liberar una variedad como clon, se garantiza la completa uniformidad genética de la misma. Además, la propagación asexual se utiliza en la producción de

tejidos y el cultivo de meristemas para eliminar patógenos de las plantas (Nally & Kearns, 2020)

1.3.4.2 Ciclo de vida sexual – Reproducción sexual de la papa

El sistema de propagación sexual, mediante la semilla botánica, da lugar a un sistema radicular fibroso con raíz primaria, hipocótilo, cotiledones y epicótilo, que luego se desarrolla en tallo y follaje. Este proceso implica la intervención de los componentes de reproducción femenina (pistilos) y masculina (anteras) de las flores, seguido de la polinización y fecundación. Durante este proceso, se produce la fusión e intercambio del material genético de los progenitores, creando nuevas combinaciones alélicas y, por ende, nuevos genotipos con diferentes combinaciones genéticas. Cada semilla contenida en las bayas se convierte en un nuevo individuo (Caldiz, 2021).

1.4 Mejoramiento genético del cultivo de papa

El mejoramiento genético de la papa requiere dos aspectos esenciales: tener suficiente variabilidad genética para la selección y llevar a cabo una selección enfocada en objetivos específicos para el desarrollo del cultivo (FAFP Y FEDEPAPA, 2018; Ghislain y Douches, 2020).

Los objetivos del mejoramiento genético en papa incluyen mejorar el rendimiento, asegurando que las nuevas variedades produzcan igual o más que las utilizadas actualmente. El rendimiento depende de diversos factores como características morfológicas, fisiológicas, ontogenéticas y adaptabilidad a prácticas agrícolas, como densidad de siembra, aporque, control de malezas y almacenamiento (Aksoy et al, 2021; Caldiz, 2021; Lizarazo Peña et al., 2022).

Otro objetivo es la calidad del producto final, que puede variar según su uso. Esto se basa en un alto contenido de materia seca, sólidos totales, azúcares reductores, cualidades culinarias en cocción y fritura, color de la pulpa, periodo de almacenamiento en dormancia, propiedades organolépticas, contenido nutricional y tiempo de conservación sin cambios en el color, entre otros (Aksoy et al, 2021; Caldiz, 2021).

Además, la adaptación de la papa a las cambiantes condiciones climáticas es uno de los principales objetivos de investigación. Esto incluye la tolerancia a factores bióticos y abióticos, como enfermedades, plagas, temperaturas extremas, sequía y suelos salinos. Sin embargo, enfrentar estos desafíos es complicado debido a la alta variabilidad genética y capacidad de mutación de los patógenos, lo que demanda un gran esfuerzo para desarrollar resistencia en el follaje y enfrentar insectos y nematodos. La resistencia a factores abióticos, como la sequía, también presenta dificultades ya que está influenciada por numerosos genes (Mario, 2019; Fernández et al., 2022).

1.4.1 Biodiversidad de las especies de papa para el mejoramiento genético

El germoplasma vegetal es esencial en América Latina para satisfacer necesidades vitales de alimentos, medicinas y otros bienes; así como para impulsar el desarrollo industrial y apoyar programas de mejoramiento genético mediante cruzamientos y selecciones (Davaux et al, 2021).

La papa posee una amplia diversidad de especies y variedades nativas que crecen en diversos ambientes, lo que la convierte en un recurso genético valioso para el mejoramiento de las variedades cultivadas. Los principales bancos de germoplasma de papa tales como el Centro Internacional de la Papa en Perú, el Interregional Potato Project en Wisconsin (EE. UU.), Commonwealth (Gran Bretaña) y el Banco Genético Mancomunado Alemán-Holandés (Alemania), albergan alrededor de 200 especies silvestre y 4000 variedades, proporcionando genes para mejorar la resistencia a plagas, enfermedades y adaptación al cambio climático, lo que hace que la papa tenga un potencial único para el mejoramiento genético (Ghislain y Douches, 2020; Ortiz y Mihavilovich, 2020).

La papa es una valiosa fuente de genes con aplicaciones en diversas áreas como bioquímica, citogenética, fisiología, entomología, nematología, patología, procesamiento de alimentos, genética y mejoramiento de plantas. Estos genes son especialmente útiles para desarrollar resistencia y tolerancia a plagas, enfermedades y condiciones adversas, y se adaptan a las necesidades actuales de la agroindustria y los desafíos del cambio climático en los sistemas de cultivo (Wang & otros, 2019).

La papa destaca por su alta variabilidad genética debida a sus cinco niveles de ploidia y capacidad de cruzamiento sexual, lo que permite obtener híbridos vigorosos con alta fertilidad y apareamiento cromosómico adecuado. Sin embargo, aún es necesario evaluar las características morfológicas y moleculares para identificar otros factores epistáticos en el mejoramiento genético. Lo anterior ha permitido que cultivares del Grupo Phureja de *Solanum tuberosum*, conocidos por su adaptabilidad a períodos de luz solar reducida y tendencia a desarrollar brotes durante la cosecha, han sido ampliamente utilizados en investigaciones genéticas y mejoramiento debido a su resistencia a enfermedades (*Ralstonia solanacearum* y virus, tales como PVX, PVSS, PMV, PVA) y tolerancia al calor (Ellis et al., 2020; Ghislain y Douches, 2020; Ortiz y Mihavilovich, 2020).

1.4.2 Procesos de mejoramiento en papa

El mejoramiento genético de la papa presenta desafíos debido a características controladas por múltiples genes, lo que requiere una gran cantidad de plántulas para seleccionar cultivares mejorados. En casos de herencia mendeliana simple, la selección temprana de plántulas se enfoca en ciertos caracteres para reducir la población de estudio. Sin embargo, es raro que algunas plántulas superen a los progenitores en estos caracteres complejos (Chamorro et al., 2020; Bradshaw, 2021).

Sin embargo, para trabajar en la mejora de cualquier carácter de interés se requiere conocer si su herencia es de tipo cualitativa o cuantitativa.

Los caracteres cualitativos son gobernados por uno o pocos genes, en la que el fenotipo está muy estrechamente relacionado con el genotipo y no está influenciado por el medio ambiente; en papa se considera dentro de este tipo de herencia cualitativa la resistencia vertical a *Phytophthora infestans*, verruga (*Synchytrium endobioticum*), hipersensibilidad a los virus X, S, Y, A, PLRV, PVM, TRV, al quiste del nematodo (*Globodera pallida*), hábito erguido de las planta, color de piel y carne del tubérculo, profundidad de ojos, forma de tubérculos y el color púrpura de la flor (Carrasco, Gabriel, & García, 1996).

A su vez, la herencia cuantitativa o poligenica en la papa está determinada por múltiples genes con efectos genéticos menores y complejos, que pueden ser estimados por esquemas de apareamiento genético en el que se evidencie efectos aditivos, dominantes

o recesivos, modificadores, supresores o pleiotrópicos en otros genes y sistemas. Características como el color de los tallos, la forma de las bayas y hojas, rendimiento, calidad de almacenamiento y tolerancia a condiciones ambientales están influenciadas por el medio ambiente y reguladas por varios genes. No obstante, la reproducción vegetativa ha sido beneficiosa para los mejoradores de papa, ya que permite mantener el genotipo deseado sin modificaciones, pero también puede transmitir patógenos virales a través de los tubérculos (Aksoy et al, 2021; Caldiz, 2021; Bradshaw, 2021).

Acorde a lo anterior el potencial genético de la papa para el mejoramiento de características de interés se ha desarrollado considerablemente y aun continua en proceso de implementación, teniendo en cuenta el avance de las numerosas alternativas que ofrece la biotecnología además del mejoramiento genético convencional.

1.4.2.1 Mejora tradicional - métodos básicos para el mejoramiento genético en papa.

- **Introducción:** La introducción de variedades en un programa de mejoramiento es esencial para evaluar su comportamiento agronómico y potencial en caracteres de interés. Aunque algunas de estas variedades no puedan competir con las cultivadas, pueden aportar genes valiosos para ciertos caracteres, lo que las convierte en recursos genéticos importantes (Bradshaw, 2021).

- **Selección de padres y técnicas de cruzamiento:** El éxito en la mejora de plantas se basa en seleccionar cuidadosamente los padres para el cruzamiento, buscando combinar o complementar características deseables en su descendencia. La mayoría de los clones se descartan debido a su baja productividad o defectos en los tubérculos. Por lo tanto, se busca cruzar progenitores que produzcan una descendencia vigorosa con alto vigor híbrido y tubérculos aptos para la comercialización. La heterosis, que es una mejora en vigor y rendimiento, se logra al combinar efectos genéticos mayores y menores (Fernández et al., 2022).

Se puede considerar que mientras menos relacionados estén los progenitores genéticamente, hay una mayor probabilidad de obtener una descendencia con alto vigor. Por lo tanto, los cruzamientos entre especies y subespecies pueden ser una buena opción para lograr este objetivo (Wang et al., 2019). Moller (1965), aconseja realizar

cruzamientos de prueba con algunos clones, para probar y seleccionar parentales, que antes de usar un genotipo en cruzamientos, esta metodología es similar a la utilizada en el sistema de «top-cross» en maíz. Tai y Young (1984), corroboraron la afirmación previa al demostrar que es posible seleccionar cuatro veces más clones de un progenitor con una alta Aptitud Combinatoria General (ACG) en comparación con un progenitor de baja ACG.

- **Cruzamientos entre variedades:** En general las variedades son muy heterocigotas y segregan en líneas diferentes cuando se autofecundan. Pueden cruzarse dos variedades heterocigotas, cuando una de ellas es de polen estéril. En este caso puede no ocurrir segregación de todos los caracteres en la F1 porque uno de los padres puede ser homocigoto o puro por algún carácter dominante y en este caso se parecerá mucho al padre en este carácter. La ventaja de utilizar cruzamientos entre materiales heterocigotas es que ocurre segregación en la F1 y pueden obtenerse combinaciones que no serían posibles en generaciones posteriores si la F1 resulta de polen estéril. Otra ventaja es que hay considerable aumento del vigor (Rio & Bamberg, 2021).

- **Selección masal:** El método más simple de mejora en plantas alógamas es la selección masal. La selección masal consiste en elegir los mejores individuos (por sus fenotipos), recoger la semilla que ellos producen, mezclar esta semilla para formar la generación siguiente y repetir el ciclo de selección y mezcla de semilla sucesivamente. La selección masal puede tener varias formas, pero siempre implica la cosecha de un lote en masa de semillas a partir de algunas plantas seleccionadas esperando un progreso en la selección por acumulación de genes favorables (Berdugo et al., 2017).

La selección masal por el fenotipo es efectiva cuando los caracteres para los que se selecciona son fácilmente observables o medibles. Cuando los caracteres no pueden ser prejuzgados por el fenotipo individual de las plantas, se realizan ensayos con la descendencia de las madres seleccionadas, lo cual recibe el nombre de prueba de progenie (progeny test). La descendencia puede obtenerse mediante polinización abierta normal (sin control de los gametos masculinos) o puede hacerse controlando la reproducción. Esto dependerá de si el carácter que estemos teniendo en cuenta puede observarse o medirse antes de la fecundación. Si la selección se hace antes de la anthesis, las plantas se eliminan y se permiten cruces aleatorios sólo entre las elegidas. Si

se hace después de la fecundación, las plantas seleccionadas se habrán cruzado, en parte, con las no deseadas (Lamaoui et al., 2018; Rio & Bamberg, 2021).

- **Mejoramiento genético por genealogía y por poblaciones:** En el mejoramiento por genealogía o pedigree, se utilizan progenitores con características especiales, como resistencia, rendimiento, adaptación o calidad, para estimar su potencial en Aptitud Combinatoria Específica (ACE) o General (ACG) y producir descendientes con múltiples características deseables. Aunque este enfoque es más laborioso y lleva más tiempo, resulta útil para identificar candidatos destacados en términos de ACG o ACE. Por otro lado, el mejoramiento genético por poblaciones es menos complejo, ya que involucra el uso de polen de varios padres para obtener familias con más semillas y una selección general para incrementar los genes deseables en varias generaciones. Sin embargo, solo se conoce con precisión el progenitor femenino, y los clones de alta calidad obtenidos no pueden ser duplicados. Este método puede ser valioso en las etapas iniciales del mejoramiento genético para características exploratorias y es especialmente práctico cuando se trabajan con genes simples, como en la resistencia al virus PVY (Hosaka & Sanetomo, 2020).

Los anteriores métodos utilizarse conjuntamente, comenzando con un mejoramiento poblacional y luego aplicando el mejoramiento genético basado en genealogías (pedigrí). El mejoramiento por poblaciones no es capaz de combinar todos los caracteres, sin embargo, permite obtener clones con diferentes características que pueden ser utilizados en combinaciones específicas mediante otros métodos de mejoramiento genético (Carrasco, Gabriel, & García, 1996).

1.4.2.2 Mejoramiento genético molecular

El mejoramiento genético molecular utiliza herramientas biotecnológicas para obtener genotipos superiores al comprender la información genética y su relación con el fenotipo. Se basa en el enfoque tradicional de mejoramiento, pero con el respaldo de marcadores de ADN. Esto permite superar desafíos del mejoramiento convencional, como reducir el tiempo necesario al seleccionar en etapas tempranas del desarrollo de la planta, antes de que aparezca el rasgo deseado, aumentando así la eficiencia del proceso de selección (Rio, Bamberg & 2020).

Debido a esto, muchos centros y programas de investigación y mejora de cultivos están adoptando la selección asistida por marcadores en sus enfoques. Esto se debe a que muchos rasgos importantes en los cultivos, como la producción, la calidad y la resistencia a enfermedades, están relacionados con genes que se pueden identificar mediante marcadores moleculares. En el caso de la papa, este enfoque puede aumentar la producción, mejorar la calidad y fortalecer la resistencia a condiciones adversas (Ellis et al., 2018).

Además, el esfuerzo conjunto de varios países para secuenciar y ensamblar el genoma de la papa ha identificado 39,000 genes en 12 cromosomas. Estos genes representan una valiosa fuente de información para futuros programas de mejora genética (Ellis et al., 2018).

1.5 Selección asistida por marcadores moleculares

La "Selección Asistida por Marcadores" (SAM) o "MAS" (por sus siglas en inglés, "Marker Assisted Selection") es un conjunto de técnicas basadas en biología molecular que se utilizan para seleccionar individuos en función de sus perfiles genéticos. Para aplicar SAM, se requiere previamente un estudio genético de la especie en cuestión, que generalmente implica el desarrollo de marcadores moleculares. Al combinar técnicas de biología molecular con la observación de rasgos físicos en los organismos, SAM amplía la capacidad de seleccionar variabilidad efectiva, ya que los marcadores moleculares pueden detectar diversidad genética que no se puede apreciar mediante la selección basada en rasgos visibles. Esto mejora la precisión y eficacia de la selección, especialmente en rasgos que se manifiestan en etapas tardías del desarrollo o que son difíciles de evaluar fenotípicamente (Amundson et al., 2020).

Por ejemplo, la papa donde el rendimiento se define como la combinación del número de tallos, tubérculos y su tamaño por planta. Estas características se utilizan para seleccionar las mejores progenies en una población diversa. Los marcadores funcionales, que son genes responsables de ciertos rasgos, pueden utilizarse como marcadores específicos una vez que se han clonado y se conoce su función. Esto permite genotipar con precisión las poblaciones de mejora y determinar si las diferencias

en los rasgos observados se deben a diferentes alelos de uno o varios genes o a cambios en la expresión de genes reguladores (Deperi, 2019).

1.5.1 Herramientas moleculares para la selección asistida por marcadores

Los marcadores moleculares son herramientas que permiten identificar alelos difíciles de detectar mediante observación fenotípica. Estos marcadores consisten en fragmentos de ADN sin función definida y están asociados con ubicaciones específicas en los cromosomas, llamadas "locus". Son ampliamente utilizados en investigaciones agronómicas para detectar la variabilidad genética a nivel de ADN. Además, se aplican en estudios de genómica estructural y funcional que abordan el papel del ADN en todo el genoma, incluyendo genes, elementos no genéticos y los productos derivados del ADN, como ácidos nucleicos y proteínas. Los marcadores moleculares son versátiles y aplicables en diversos niveles de estudio, incluyendo el genoma, el transcriptoma y el proteoma (Naservafaei et al., 2021; Sharma et al., 2018).

Los marcadores moleculares son herramientas versátiles y valiosas en la mejora genética de plantas y la investigación genética debido a su capacidad para identificar variaciones específicas en el ADN. Estas variaciones son útiles en genotipificación, filogenia, evaluación de la variabilidad genética, autenticación varietal, mapeo genético y caracterización de genes. Estos marcadores poseen características importantes, como independencia del fenotipo, polimorfismo, independencia de efectos epistáticos y condiciones ambientales, aplicabilidad en etapas tempranas de desarrollo y utilización en diversos tipos de material vegetal (Amundson et al., 2020; Dong et al., 2023).

Acorde con lo anterior, existen diversas investigaciones relacionadas con marcadores moleculares en papa, con distintos propósitos para su utilización en programas de mejoramiento, conservación y exploración. Después de la invención de la técnica PCR (Reacción en cadena de la Polimerasa), se crearon varios tipos de marcadores moleculares, incluyendo tanto marcadores dominantes como codominantes, como los RFLPs ("Restriction Fragment Length Polymorphisms"), RAPD ("Random Amplified Polymorphic DNA"), AFLP ("Amplified Length Polymorphism"), SSR o Microsatélites (single sequence repeat), ISTR (Inverse Sequence Tagged Repeat), ISSR (Inter-Secuencias Simples Repetitivas), SCAR (Sequence Characterized Amplified Regions) y

CAP (Cleaved Amplified Polymorphic Sequence) (Naservafaei et al., 2021; Seguí-Simarro, Moreno, et al., 2021).

1.5.2 Mapas de ligamiento y QTL

Las estrategias para identificar genes que afectan determinados rasgos implican el uso de análisis de Loci de Rasgos Cuantitativos (QTL). Estos análisis permiten construir mapas genéticos con marcadores moleculares, a partir de progenies generadas mediante cruzamientos. Dichos mapas facilitan la localización de regiones cromosómicas asociadas con rasgos controlados tanto por un solo gen (monogénicos) como por varios genes (poligénicos). Este enfoque se ha aplicado para identificar genes relevantes en características agronómicas y evolutivas en plantas. (Carvalho, Gonzalez, & Natã, 2020) (Leonards-Schippers et al., 1994; Silene et al., 2016, p. 29; Carvalho et al., 2021).

La variación en muchos rasgos fenotípicos de las plantas se debe a genes poligénicos, que frecuentemente interactúan con el ambiente. Los QTLs vinculan fenotipos con marcadores genéticos en una población. Sin embargo, la expresión de un rasgo puede ser influenciada por múltiples QTLs, sus interacciones y factores ambientales. Utilizando marcadores moleculares, se puede detectar una región cromosómica específica y evaluar si hay diferencias significativas en los rasgos fenotípicos entre grupos definidos por un marcador. Diferencias observadas sugieren una conexión entre el marcador y el QTL responsable del rasgo (Díaz et al., 2021).

Se pueden analizar los efectos cuantitativos de los QTL mediante un enfoque mendeliano clásico cuando los marcadores y los QTL están estrechamente vinculados y tienen alta probabilidad de heredarse juntos. Al establecer relaciones estadísticas entre la herencia de rasgos y marcadores moleculares, se puede identificar qué marcadores están ligados a los genes/QTL que controlan los rasgos de interés. Esto facilita la aplicación de la Selección Asistida por Marcadores (SAM), que permite estimar la separación en la descendencia, ubicar el QTL en el cromosoma, evaluar su contribución al fenotipo y estimar la heredabilidad para comparar los efectos del genotipo con los efectos ambientales. Los estudios sobre rasgos cuantitativos han demostrado que los marcadores cercanos a los QTL con funciones biológicas conocidas pueden considerarse

genes candidatos, lo que los hace útiles en futuros programas de mejora genética (Calliope et al., 2018; Sampaio et al., 2021).

El uso de QTL es muy valioso en el análisis de características genéticas complejas, como la resistencia o tolerancia a factores bióticos y abióticos en papa. Para esta tarea, los marcadores SSRs se han considerado ideales debido a su alta polimorficidad, su herencia codominante y su capacidad para mapear en diferentes entornos genéticos en posiciones genómicas idénticas. Esto ha posibilitado la identificación de los QTL y su ubicación genómica en los distintos progenitores, así como la obtención directa de marcadores que están estrechamente ligados y tienen una alta probabilidad de transmitirse en conjunto a la descendencia lo que facilita la selección asistida en programas de mejora. Posteriormente, estos marcadores pueden ser empleados en cruzamientos dirigidos y retrocruzamientos recurrentes (Peña et al., 2021; Sampaio et al., 2021).

En la mayoría de los casos, la distancia genética entre el marcador y el gen/QTL es insuficiente para un diagnóstico preciso del rasgo. Para abordar esta situación, es importante desarrollar mapas de ligamiento genético de alta densidad y obtener marcadores moleculares físicamente cercanos a los genes de interés. Estos mapas son esenciales para identificar áreas cromosómicas que contienen genes que influyen en características agronómicas, cualitativas o cuantitativas, y para aplicar la Selección Asistida por Marcadores (SAM). Esta técnica utiliza marcadores moleculares estrechamente vinculados a los genes o QTL que controlan el rasgo de interés (Díaz et al., 2021).

Los mapas de ligamiento genético revelan la ubicación y la relación genética relativa entre los marcadores moleculares en los cromosomas, lo que es crucial para identificar genes que controlan características agronómicas, cualitativas o cuantitativas. El mapeo se basa en la variación genética, independientemente de su impacto en la función génica o el fenotipo. Seleccionar genotipos heterocigotos o parentales diversos para los rasgos de interés es esencial para crear un mapa genético efectivo. La genotipificación de toda la población, incluyendo los parentales, con marcadores moleculares seleccionados es fundamental para construir el mapa. Luego, se calcula la frecuencia de recombinación (FR) entre los marcadores durante la meiosis celular, y la distancia entre los marcadores

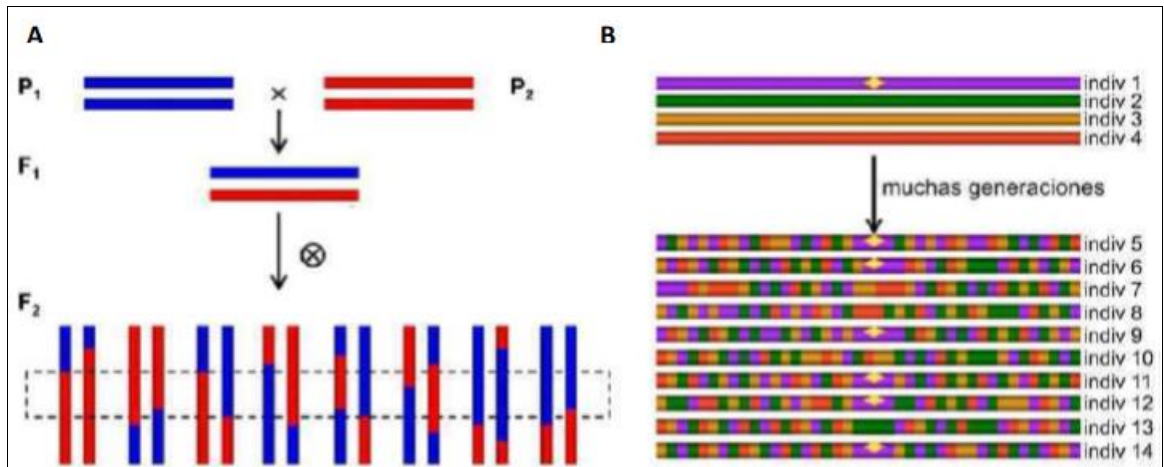
aumenta con un mayor valor de la FR. Los mapas de ligamiento genético de alta densidad son valiosos ya que permiten integrar información genética de varios tipos de marcadores para crear un mapa de referencia unificado (Ritter et al., 2004; Herrero, 2013; Díaz et al., 2021).

Los mapas genéticos son útiles en la investigación de asociaciones genéticas en poblaciones con dos progenitores y en análisis de asociación, que son enfoques comunes para detectar relaciones no aleatorias entre fenotipo y genotipo en caracteres complejos. Ambos se basan en la heredabilidad de polimorfismos funcionales o variantes alélicas cercanas, pero los análisis de ligamiento tradicionales tienen una menor resolución debido a la limitada recombinación en descendientes de cruzamientos biparentales (Zhu et al., 2007; Fusari, 2010).

En los últimos años, se han realizado estudios relevantes que han trabajado en la creación de mapas de ligamiento genético en papa en diferentes entornos genéticos, tanto a nivel diploide como tetraploide. El primer mapa a nivel diploide se obtuvo a partir de la segregación del cruce interespecífico entre *S. phureja* X (*S. tuberosum* X *S. chacoense*) usando 135 marcadores RFLPs (Bonierbale, Amoros, Espinoza, Mihovilovich, Roca, & Gómez, 2004). En la actualidad, hay una gran cantidad de mapas genéticos que incluyen tanto caracteres cualitativos como cuantitativos (QTLs), basados en diferentes marcadores moleculares, relacionados con la resistencia a diversas enfermedades en la papa, como PVY (Rysto y Ryadg), PVX (Rx1, Rx2, Nb y Nxp), nematodos (Gro1, H1, Gpa1, Gpa2, Gpa5) y tizón tardío *P. infestans* (genes R1, R3, R6 y R7), han sido identificados y mapeados en diferentes estudios genéticos. Estos estudios han utilizado marcadores moleculares como herramientas para determinar la posición genómica de estos genes y, así, facilitar su utilización en programas de mejora de la papa (Silene, Pinto, Pariente, & Angulo, 2016). De igual forma, también se han integrado caracteres cuantitativos como la resistencia poligénica a tizón en Rpi-phu1 (Śliwka, Jakuczun, Kamiński, & Zimnoch-Guzowska, 2010), así como para el quiste de la raíz en el gen RGP5-vrnHC (Sattarzadeh, Tacke, Hofferbert, Rothsteyn, & Gebhardt, 2006); y se han iniciado con trabajos dirigidas a plagas como *Tecia solanivora* (Cely, Barreto, Santa, & Pérez, 2015). Además de desarrollar mediante SLAF-seq, un mapa de ligamiento genético de alta densidad con 3001 marcadores SNP para papa tetraploide,

facilitando la localización de QTL, clonación genética y selección asistida por marcadores (Xiaoxia et al., 2020)

Figura 1-1. Comparación esquemática del análisis de ligamiento en poblaciones biparentales y mapeo por asociación con diversas poblaciones.



A. El análisis de ligamiento en poblaciones biparentales se realiza sobre una población (en este caso aplicado a una población F₂, procedentes de un cruce P₁xP₂) proveniente del cruzamiento de dos parentales (P₁ y P₂) con fenotipos contrastantes para el carácter en estudio (P₁=azul; P₂=rojo). En este caso, sólo existen pocas oportunidades de recombinación dentro de la familia (segmentos azul y rojo en los individuos F₂), resultando en un mapeo de baja resolución. (Zhu et al., 2008, p. 6)

B. En el mapeo por asociación el objetivo es la detección de la variante alélica o el haplotipo responsable de un fenotipo particular (diamante amarillo) o algún portador del alelo de interés (individuos 1 a 4) sobre una población natural. Gracias a los múltiples eventos de recombinación producidos a lo largo de muchas generaciones (individuos 5 a 14), se logra un mapeo de alta resolución. (Zhu et al., 2008, p. 6)

1.5.2.1 Genes candidatos

El mapeo de QTL (loci de rasgos cuantitativos) tiene como objetivo principal identificar genes específicos y los mecanismos que influyen la variación de un rasgo. Los genes candidatos, definidos por su función biológica conocida, son claves en este proceso, ya que regulan directa o indirectamente el rasgo de interés. Se localizan mediante marcadores genéticos estrechamente ligados y se encuentran en loci asociados a rasgos cualitativos o cuantitativos (Soriano et al., 2021; Wang et al., 2023; Schläppi et al., 2023).

La investigación de estos genes implica estudios del transcriptoma y proteoma para analizar las variaciones que se correlacionan directamente con los rasgos, así como la genómica comparativa y búsquedas in-silico con herramientas bioinformáticas. Inicialmente aplicada en la genética humana y animal, esta técnica se ha extendido a las plantas desde los años 90, permitiendo descubrir genes responsables de rasgos significativos. Por ejemplo, en *Arabidopsis thaliana*, se identificaron factores de transcripción que afectan el tiempo de floración y genes que inciden en rutas metabólicas como la glicolítica en procesos de defensa de la planta (Yan, Bhawal, Yin, Theodore, & Thannhauser & Zhang, 2022).

En el cultivo de papa, recientes estudios han identificado una variedad de genes candidatos asociados a la tolerancia a estrés abiótico y biótico, provenientes tanto de genes conocidos en papa como de otros análisis. Estos hallazgos han sido fundamentales para identificar tolerancia a estrés hídrico y resistencia a nematodos en etapas juveniles, demostrando la utilidad de los genes candidatos en la mejora genética de cultivos (Alvarez, Barandalla, Ritter, & Ruiz, 2022).

1.6 Mapeo por asociación

En la era de la secuenciación masiva, los costos del genotipado, especialmente de marcadores SNP, han disminuido notablemente. Esto ha impulsado la adopción de métodos de selección basados en marcadores, como el mapeo por asociación o desequilibrio de ligamiento (LD). Estas técnicas, consideradas herramientas innovadoras en la mejora agronómica, requieren la integración de disciplinas como genómica, genética estadística, genética de poblaciones, biología molecular y bioinformática. Su combinación permite identificar y asociar regiones genómicas con variaciones alélicas funcionales que influyen en rasgos fenotípicos de interés (Zahid et al., 2022; Ashwath et al., 2023).

A diferencia de los mapas de ligamiento basados en cruzamientos dirigidos, el estudio de asociación se realiza en poblaciones de individuos no relacionados, incluyendo colecciones de germoplasma, líneas y variedades de élite, o poblaciones naturales. El mapeo por asociación tiene ventajas significativas sobre el análisis de ligamiento tradicional: aprovecha los eventos de recombinación natural y la diversidad genética

existente en las poblaciones. Esto conduce a un mapeo de alta resolución que puede identificar genes específicos de manera más eficiente y rápida, y con un mayor número de alelos (Zahid et al., 2022; Ashwath et al., 2023).

Su aplicación en cultivo inicio para el presente siglo, el primer estudio fue reportado en maíz, a través de la secuenciación del el gen Dwarf8 en 92 líneas elite donde se encontraron asociaciones con el tiempo de floración (Thornberry et al, 2001), con el tiempo, se han llevado a cabo investigaciones adicionales en diferentes especies, por ejemplo la identificación de genes involucrados en el periodo de floración en la planta *Arabidopsis thaliana* con el receptor de fotoperíodo CRYPTOCHROME2 (CRY2) (Olsen, et al, 2004) y para el gen *Fri* y para la misma característica en *Brassica napus* con el *COL1* (Österberg, Shavorskaya, Lascoux, & Lagercrantz, 2002), de igual forma en cultivo de importancia mundial para la agricultura y la alimentación como arroz, maíz, trigo y cebada (Agrama & Eizenga, 2008; Breseghello & Sorrells, 2006; Kraakman et al., 2006; Malosetti et al., 2007; Palaisa et al., 2004; Skøt et al., 2007; Wei et al., 2006); en árboles frutales como manzano; peral; en ornamentales como el girasol (Fusari, 2010); en cultivos perennes como palma de aceite (López, 2017; Teh y otros, 2016); En cebada mejoró el poder estadístico y ayudó a desentrañar la arquitectura genética del tiempo de floración bajo alta salinidad (Kitony, 2022). Se combinó el mapeo por asociación con el mapeo de ligamiento para identificar regiones genómicas asociadas con el rendimiento y la tolerancia a la sequía en trigo (Chawla, y otros, 2023). Se identificó el gen OsSPL13 como controlador del tamaño del grano en arroz cultivado (Kitony, 2022). Y se han utilizado con éxito en cultivos de legumbres importantes como la soja, el garbanzo y el cacahuate para identificar bases genéticas de diversos rasgos agronómicos, de calidad, y resistencia a estrés biótico y abiótico (Susmitha, y otros, 2023).

En papa, se han llevado a cabo diversos estudios basados en mapeo por asociación que han revelado hallazgos significativos. Uno de ellos logró identificar un mapa altamente preciso del locus H1, que alberga la resistencia al nematodo del quiste de la patata *Globodera rostochiensis* (Bakker, 2004). Asimismo, se han encontrado variaciones alélicas de tres genes SBE que se relacionan con el contenido de almidón y de amilosa (Ritter et al., 2012), y se ha identificado el locus e Oxide Synthase 2 (StAOS2) como un factor que controla la variación natural de la resistencia a *Phytophthora infestans* (Pajerowska-Mukhtar, y otros, 2009). También se ha demostrado mediante análisis de

asociación que los genes DS_003, DS_004 y DS_026 se asocian con características fenotípicas relacionadas con la tolerancia al estrés hídrico, como el peso fresco y el peso seco (Barra-Jiménez, 2015), y se ha utilizado el mapeo de asociación para detectar efectos significativos sobre la tolerancia al estrés para varios GC y determinar valores genéticos de las accesiones evaluadas para el diseño de cruzamientos (Ritter y otros, 2012), así como para analizar la arquitectura genética de tolerancia a sequía y madures de la planta, en donde se identificaron 34 y 17 nucleótidos cuantitativos (QTNs) significativos asociados y 56 genes candidatos relacionados (Fontana et al., 2023). Por otra parte, el mapeo por asociación ha permitido descubrir la arquitectura genética de la morfología en la papa nativa peruana tetraploide. El mapeo por asociación constituye una herramienta valiosa en el mejoramiento agrícola, integrando diversas disciplinas científicas para identificar y evaluar regiones genómicas. Este enfoque permite correlacionar las variaciones alélicas con fenotipos relevantes, facilitando la selección de rasgos de interés (Nowell, 2018).

1.6.1 Desequilibrio de ligamiento: Base conceptual del mapeo por asociación

En estudios de mapeo por asociación, el Desequilibrio de Ligamiento (DL) es clave. Representa la combinación no aleatoria de alelos en dos loci, resultante de mutaciones y deriva genética en poblaciones sin apareamientos controlados a lo largo de la historia. El DL se mide por la discrepancia entre las frecuencias de haplotipos observadas y las esperadas bajo un equilibrio genético (Li et al., 2018; He y Gai, 2023). Como se muestra en la siguiente ecuación:

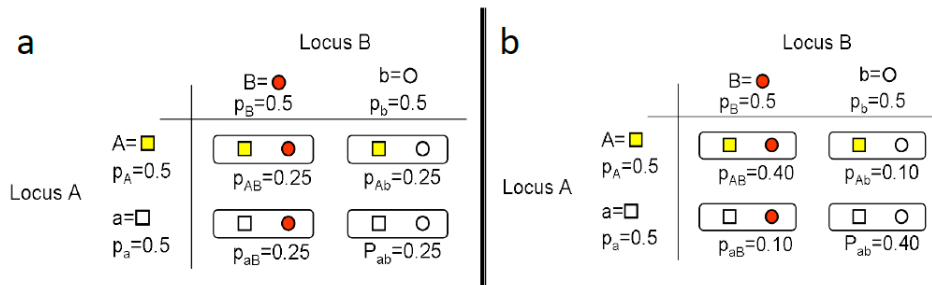
$$D = P_{AB} - P_A P_B$$

Ecuación 1: “ P_{AB} es la frecuencia de los gametos con el alelo A y el B en los 2 "loci", P_A la frecuencia del alelo A y P_B la frecuencia del alelo B” (Zhu et al., 2008, p.15).

La figura 2 ilustra dos escenarios de cruzamiento: uno en completo equilibrio genético donde las probabilidades de cada haplotipo son iguales (a), y otro en Desequilibrio de Ligamiento (DL) donde estas probabilidades varían (b). Estudios de investigación a lo largo de diez años han mostrado que el DL varía considerablemente entre especies. Factores como la recombinación, mutaciones, segregación, sistema de apareamiento, selección natural, estructura poblacional y frecuencia de alelos pueden influir en la

extensión del DL. Sin embargo, el mapeo por asociación en plantas cultivables puede enfrentar limitaciones debido a una estructura poblacional críptica, originada por procesos como la domesticación y el mejoramiento genético (Kumar et al., 2018).

Figura 1-2. a) Equilibrio de ligamiento y b) Desequilibrio de ligamiento.

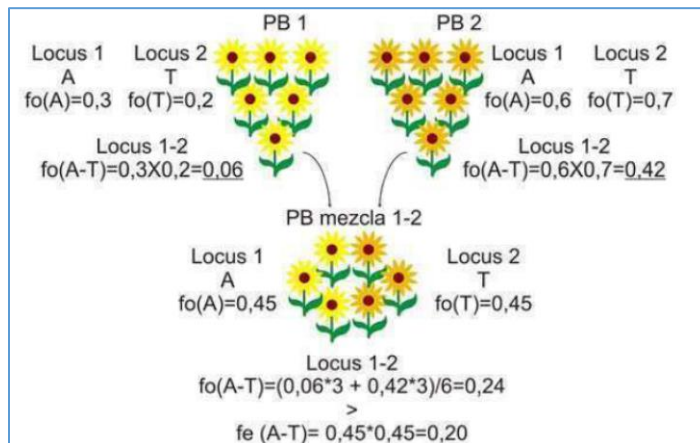


Fuente: López, (2017)

La variabilidad genética en una población es influenciada principalmente por la mutación y la recombinación, aunque estos efectos varían a lo largo del genoma. Las mutaciones generan nuevos sitios polimórficos, incorporándose al Desequilibrio de Ligamiento (DL), mientras que la recombinación reduce el tamaño del DL intra-cromosómico al romper su estructura. La segregación independiente también disminuye el DL entre cromosomas. En especies autógamas, el DL tiende a ser más amplio en comparación con las especies alógamas (Li et al., 2018; He y Gai, 2023; Rabiéyan et al., 2023).

El DL ocurre en poblaciones estructuradas con diferencias en las frecuencias alélicas entre subpoblaciones, independientemente del ligamiento entre loci. En poblaciones "mezcla" formadas por la unión de dos poblaciones con distintas frecuencias alélicas y linajes cromosómicos, se observa un DL significativo, incluso entre loci no ligados físicamente. Este DL, sin embargo, tiende a desaparecer tras generaciones de apareamiento aleatorio. Ignorar la estructura poblacional puede llevar a asociaciones espurias en el mapeo por asociación (figura 3).

Figura 1-3. Efecto de la estructura poblacional en el DL y en las asociaciones fenotípicas.



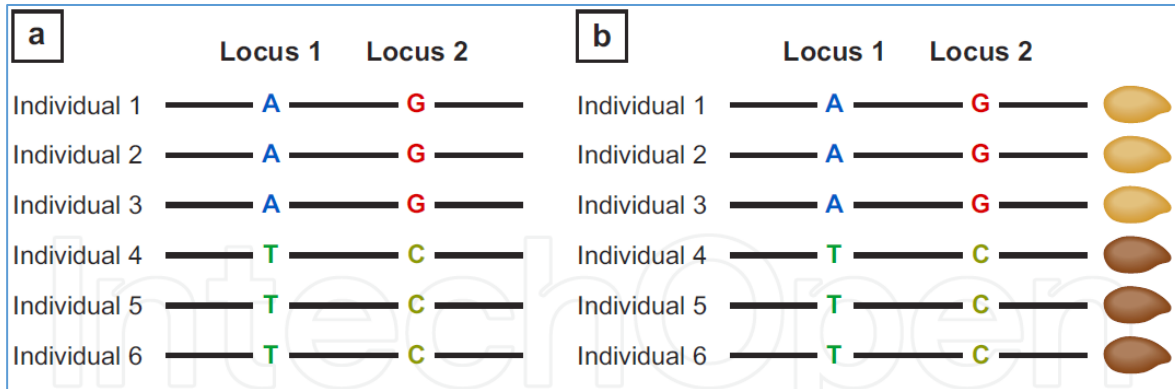
Nota. “Se presenta el caso de dos loci independientes que presentan DL significativo en una población “mezcla” como consecuencia de la estructuración” (Fusari, 2010).

En poblaciones homogéneas, los loci no están en DL, por lo que las frecuencias observadas de la combinación de loci son iguales a las esperadas. En una población “mezcla” formada por dos poblaciones, las frecuencias alélicas de los loci en el momento de establecimiento no coinciden con las frecuencias esperadas para loci independientes, generando DL. La selección de loci positivos puede crear un DL más amplio, limitando la diversidad genética y estructurando la población, lo que puede afectar la fuerza de la asociación en el mapeo por asociación. La mezcla de individuos con diferentes frecuencias alélicas en una población puede generar un DL significativo, llevando a falsas asociaciones entre marcadores y características. Conocer la extensión del DL en la especie de interés es crucial antes de realizar el mapeo por asociación (Li et al., 2018; He y Gai, 2023; Rabieyan et al., 2023).

1.6.2 Rutas metodológicas para abordar un estudio de mapeo por asociación

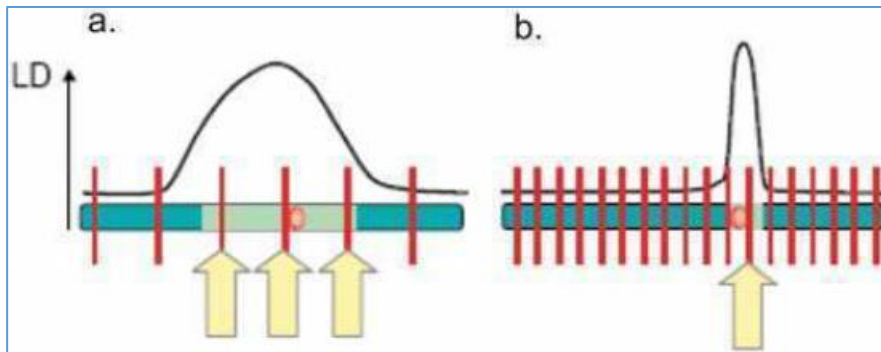
Para iniciar un estudio de mapeo por asociación, es esencial una cuidadosa selección de la población, ya que factores como la diversidad genética, la extensión del Desequilibrio de Ligamiento (DL) y las relaciones de parentesco entre individuos influyen en la eficacia del mapeo, la precisión de los marcadores y los métodos estadísticos utilizados (Lopez, 2017)

Figura 1-4. Principios del desequilibrio de ligamiento y el mapeo por asociación.



a) Desequilibrio de ligamiento: Asociación no aleatoria entre Locus 1 y Locus 2, $LD r^2 = 1.0$. El locus 1 y 2 presentan un patrón inusual de asociación entre los alelos A-G y T-C, aunque no tienen ninguna relación con el fenotipo. b) Mapeo por asociación. Asociación significativa (covarianza) entre Locus 1 y Locus 2 con el fenotipo de color de semilla. Los dos locos están en DL, y además hay una diferencia en el color de la semilla, para el alelo A-G es beige y para T-C marrón, por lo que hay una evidencia de asociación. (Soto-Cerda & Cloutier, 2012)

Figura 1-5. Relación entre el DL y la resolución de los estudios de asociación.



a. El DL decae lentamente con la distancia al gen responsable del fenotipo (círculo rojo). En este caso aún una baja densidad de marcadores (barras verticales) es suficiente para identificar marcadores asociados (flechas amarillas). b. El DL se extiende sobre unas pocas pares de bases alrededor del gen causativo y sólo analizando un gran número de marcadores (barras verticales) es posible detectar el marcador estrechamente cercano al gen que de una asociación positiva (flecha amarilla) (Rafalski, 2002)

La recopilación de datos experimentales meticulosa en el diseño de campo es un paso crítico en la investigación agronómica, siendo esencial para el éxito del estudio a pesar de su elevado costo en recursos y tiempo. Existen dos enfoques principales en el mapeo

por asociación: la asociación del genoma completo (GWAS) y la caracterización de genes candidatos (Niu, y otros, 2024).

El GWAS no requiere conocimiento previo de genes candidatos o mapas de ligamiento, basándose en la genotipificación de marcadores distribuidos uniformemente a lo largo del genoma, con la expectativa de que al menos un alelo funcional en el DL estará genotipado. Por otro lado, el enfoque de genes candidatos es más económico y rápido al requerir menos marcadores, pero depende del conocimiento previo de los genes involucrados en el rasgo de interés, seleccionando genes basados en su comportamiento bioquímico y/o fisiológico conocido (He y Gai, 2023; Niu et al., 2024).

1.6.3 Modelos estadísticos

En el mapeo por asociación de plantas, la selección del método estadístico adecuado depende de factores como el Desequilibrio de Ligamiento (DL), la composición de la población, los rasgos en estudio y los recursos genómicos disponibles. Dos medidas comunes para evaluar el DL son el coeficiente de desequilibrio estandarizado (D') de Lewontin (1964) y la correlación al cuadrado de frecuencias alélicas (r^2) de Hill & Weir (1994), siendo r^2 más usada por su menor varianza en muestras pequeñas.

El modelo estadístico más básico es el modelo lineal generalizado (GLM), que asume que los marcadores SNP no asociados con el rasgo de interés son independientes de cualquier genotipo específico. En poblaciones estructuradas, se utiliza la asociación estructurada (SA) para identificar grupos relacionados mediante métodos bayesianos, corrigiendo asociaciones espurias con matrices de agrupamiento (matriz-Q) y regresión logística.

Una alternativa son los modelos lineales mixtos, que eliminan datos espurios relacionados con la composición de la población en mapeo por asociación. Estos modelos combinan la estructura de la población (matriz-Q) con coeficientes determinados por las relaciones de parentesco en la población de mapeo (matriz-K), permitiendo un análisis más preciso de la asociación genética (Main et al., 2023).

1.7 El cambio climático y su relación con el rendimiento de los cultivos

El aumento excesivo de gases de efecto invernadero ha llevado a un incremento en la temperatura global, provocando efectos como el derretimiento de glaciares, aumento en precipitaciones y fenómenos meteorológicos extremos, y cambios en patrones climáticos. Este acelerado cambio climático, combinado con el crecimiento poblacional y económico, plantea un riesgo para la seguridad alimentaria global. La agricultura es especialmente vulnerable a estos cambios, con variaciones en las precipitaciones que pueden causar pérdidas de cultivos a corto plazo y disminución de la producción a largo plazo (Feng, Tian, Cong, & Zhao, 2023)

La Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático identifica el cambio climático como una alteración climática inducida por actividades humanas que modifican la composición atmosférica global, añadiéndose a la variabilidad natural del clima. Evidencias científicas incluyen la reducción de la cobertura de nieve, el ascenso del nivel del mar, cambios en patrones de precipitación y extremos ((IPCC), 2023) climáticos.

El cambio climático tiene un impacto socioeconómico notable, especialmente en áreas agrícolas dependientes de lluvias y temperaturas. Fenómenos como inundaciones y deslizamientos pueden causar pérdidas en cultivos y aumentar plagas y enfermedades, alterando ciclos vegetativos y ciclos de plagas, afectando la producción y la seguridad alimentaria (Jägermeyr & otros, 2021)

Los cambios en temperatura y precipitación por el cambio climático son cruciales para la agricultura, ya que afectan directamente el crecimiento y desarrollo de cultivos. Generalmente, el cambio climático reduce los rendimientos de muchos cultivos, debido a estrés térmico y hídrico, reducción de estaciones de crecimiento y aumento de plagas y enfermedades (Eyshi & otros, 2023)

Se han identificado diversos efectos del cambio climático en la agricultura, incluyendo mayor imprevisibilidad climática, aumento de extremos climáticos, amenazas a la agricultura costera por el ascenso del nivel del mar, reducción de biodiversidad, cambios

en zonas climáticas y agroecológicas, y avance de plagas y enfermedades a nuevas áreas (Feng et al., 2023; Eishy et al., 2023).

El déficit de agua impacta fisiológicamente a las plantas, afectando procesos como fotosíntesis y fotorrespiración. La falta de agua reduce el potencial hídrico en las plantas, aumentando el ácido abscísico (ABA) y provocando el cierre estomático para reducir la pérdida de agua. Aunque esto ayuda a mantener el equilibrio hídrico, también disminuye la fijación de CO₂ y, por ende, la fotosíntesis y el crecimiento de la planta. El estrés hídrico limita la fotosíntesis principalmente por restricciones estomáticas, reduciendo la absorción de CO₂ y la formación de compuestos orgánicos esenciales para el crecimiento vegetal (Kumar et al., 2023; Li et al., 2023; Zheng et al., 2023).

1.7.1 Estrés hídrico en papa y variables morfoagronómicas relacionadas con su adaptación

La producción de papa, sensible a la sequía, varía según la intensidad y duración de la sequía, así como la fase fenológica afectada y la tolerancia del genotipo. Para altos rendimientos en ciclos de 120 a 150 días, se necesita una precipitación de 500 a 700 milímetros; las lluvias menores a 10 milímetros son poco beneficiosas debido a la evaporación en las hojas (Gervais et al., 2021; Waqar, 2022).

En el cultivo de papa, hay dos periodos críticos para el agua: la etapa post-germinación y la formación de tubérculos. Durante la tuberización, entre las 5 y 7 semanas después de la siembra, los tubérculos crecen por el traslado de compuestos asimilados desde las hojas. La falta de agua afecta negativamente el rendimiento durante esta fase (Geirinhas, 2022)

Según Waqar y Toth (2022), el estrés hídrico en papa impacta:

- Reducción de follaje productivo.
- Disminución en la tasa de fotosíntesis.
- Acortamiento del periodo vegetativo.

La falta de agua puede retrasar la germinación, acortar el periodo vegetativo, reducir el tamaño del follaje y disminuir la tasa de fotosíntesis debido al cierre estomático. Hacia la

cosecha, la reducción en la actividad fotosintética y el llenado de tubérculos resultan de la redistribución de materiales fotosintéticos desde tallos y raíces (Akkamis & Caliskan, 2023)

Solanum tuberosum, cultivado globalmente y esencial para la seguridad alimentaria, es particularmente sensible a la sequía debido a su sistema radicular poco profundo. Durante períodos de sequía, la producción se ve limitada por la falta de agua (Gervais et al., 2021).

En zonas montañosas de Colombia y América del Sur, donde se cultiva la papa *S. tuberosum* sin riego, la sequía afecta comúnmente el cultivo. El déficit hídrico impacta significativamente la fisiología de las plantas, especialmente en procesos como fotosíntesis, fotorrespiración y respiración. En respuesta a la escasez de agua, las plantas de papa incrementan la concentración de ABA y cierran sus estomas, reduciendo la pérdida de agua por transpiración, pero también disminuyendo la fijación de CO₂ y la fotosíntesis, lo que conlleva a un menor crecimiento (Mahmud & Hossain, 2021).

Ciertas variedades de *S. tuberosum* presentan mecanismos de evasión y adaptabilidad fenotípica ante la falta de agua, como ajuste osmótico, protección antioxidante y preservación de la integridad celular. Entre las respuestas fisiológicas comunes se encuentra la reducción en la conductancia estomática, que controla la transpiración y previene la pérdida excesiva de agua, aunque puede limitar la capacidad fotosintética debido a la menor absorción de CO₂. El cierre estomático, aunque preserva la hidratación celular, puede restringir la fotosíntesis y el crecimiento de la planta (Mbugua & Shimelis, 2020)

Estudios han mostrado que el déficit hídrico en *S. tuberosum* induce una disminución en el potencial hídrico foliar y de la raíz, la conductancia estomática, la fotosíntesis, y el crecimiento, impactando negativamente el rendimiento. La respuesta al estrés hídrico incluye un aumento en la relación raíz/parte aérea, sugiriendo un reajuste en la distribución de recursos hacia las raíces para aumentar la absorción de agua. También se observa un aumento en la temperatura de la hoja debido a la disminución de la apertura estomática y la transpiración (George, Taylor, & Dodd, 2018).

El aumento de la concentración de clorofila en genotipos tolerantes a la sequía mejora la eficiencia fotosintética y la producción. La restricción en el suministro de agua se asocia con el mantenimiento de la concentración de clorofila en genotipos tolerantes, variando según la severidad y duración del estrés (Zaki, 2022).

Además, el ajuste osmótico, implicado en mantener el contenido de agua celular y aumentar la absorción de agua mediante la síntesis de prolina y azúcares reductores, es un mecanismo de tolerancia común en la papa. Otro mecanismo involucra el sistema antioxidante enzimático, que controla la producción de especies reactivas de oxígeno y protege la integridad y estabilidad de la membrana celular (Gervais et al., 2021).

Finalmente, el déficit hídrico afecta parámetros como la conductancia estomática, la fotosíntesis neta, la transpiración, el uso eficiente del agua, la temperatura de la hoja, y varios otros aspectos relacionados con la fotosíntesis y la salud de la planta (Zaki, 2022).

2. Capítulo 1. Caracterización morfológica de los genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y andigenum) que conforman la colección de trabajo de la universidad de Nariño

Introduccion

Los recursos fitogenéticos, un valioso patrimonio de la humanidad, enfrentan la amenaza de la erosión genética, decisivo para la estabilidad ecosistémica, el desarrollo agrícola y la seguridad alimentaria global. Preservar estos recursos implica actividades como la caracterización, colección, evaluación, regeneración, documentación e intercambio de semillas. La conservación se enfoca en mantener la diversidad y asegurar la máxima variabilidad genética posible dentro de una especie (Kumar, et al., 2018).

La identidad genética, basada en la diversidad entre y dentro de poblaciones, es de importancia en programas de conservación, donde la heterogeneidad genética determina respuestas diferenciales. Para identificar diferencias individuales, se emplean métodos estadísticos y multivariados que agrupan individuos con características similares, basados en datos de caracterización morfológica (Holodniak & Pavlova, 2021)

La caracterización fenotípica, centrada en la morfología botánica, sostiene que la arquitectura de las plantas es el resultado de un proceso adaptativo. La eco-morfología explora las interacciones entre la estructura de los órganos y su entorno. Sin embargo, no todos los órganos describen consistentemente a una planta, lo que requiere la selección de descriptores o marcadores morfológicos conocidos (Fernández, Lobos, Contreras, & otros, 2023)

Conocer la diversidad genética es clave para el uso eficiente del germoplasma, identificar duplicados y establecer colecciones núcleo. Es fundamental para el mejoramiento genético, aumentar rendimientos y estabilizar la producción frente a enfermedades y variaciones ambientales. Las variedades locales y silvestres, mantenidas en bancos de germoplasma, han tenido un uso limitado en el mejoramiento genético por rendimiento (Zhao, et al., 2023; Kumar y Singh, 2023; Mondal et al., 2023).

La caracterización morfológica, primer paso en la descripción y clasificación del germoplasma, facilita la identificación, selección de atributos deseables, diseño de nuevas poblaciones, transferencia de genes y resistencia a factores bióticos y abióticos. Se prefieren rasgos de alta heredabilidad y poca influencia ambiental, asegurando que la interacción genotipo-ambiente tenga un efecto reducido. Las variables afectadas por el ambiente son más utilizadas para evaluación y requieren diseños experimentales controlados (Guan et al., 2020; Mondal et al., 2023).

Para la caracterización morfológica se utilizan descriptores, características fácilmente observables y evaluables, formando una lista de variables con diferentes estados o caracteres importantes y útiles. Los descriptores deben estar asociados con caracteres de alta heredabilidad, gobernados por pocos genes, baja influencia ambiental, alto valor taxonómico y baja variabilidad dentro de la población (Liang et al., 2021; Athinodorou et al, 2021).

Los descriptores codificados como “estados de un descriptor” varían en valor numérico, escala, código o adjetivo calificativo. Se seleccionan basándose en características cualitativas y cuantitativas, considerando la variabilidad de los caracteres dentro y entre plantas. Los criterios botánicos y genéticos son relevantes, eligiendo caracteres morfológicos independientemente de su regulación genética y caracteres cualitativos monogénicos respectivamente. Los descriptores deben ser fácilmente observables, altamente discriminantes y poco influenciados por el ambiente. En la papa, los datos de caracterización incluyen aspectos de plantas, hojas, flores, frutos, semillas y partes subterráneas (Tripathi, Pamarthi, & Gore, 2024).

La preservación de los recursos fitogenéticos es crucial para la estabilidad de los ecosistemas, el desarrollo agrícola y la seguridad alimentaria (Fernández, Lobos,

Contreras, & otros, 2023). En este contexto, la caracterización, colección, evaluación, regeneración, documentación e intercambio de semillas son esenciales para evitar la erosión genética de especies importantes como la papa. Esta investigación se basa en la diversidad genética, que es un recurso clave para el mejoramiento genético, incrementando los rendimientos y estabilizando la producción frente a enfermedades y fluctuaciones ambientales.

El estudio aborda la identidad genética y la diversidad entre y dentro de las poblaciones de papa, utilizando herramientas estadísticas y métodos multivariados para agrupar individuos con características similares. La caracterización fenotípica, basada en la morfología botánica, permite comprender las interacciones entre la estructura de los órganos de las plantas y su entorno, y es fundamental en la descripción y clasificación del germoplasma.

Este capítulo presenta los resultados de la caracterización morfológica de los genotipos de papa criolla que conforman la colección de trabajo de la Universidad de Nariño, describiendo la variabilidad de caracteres morfológicos basada en una lista de descriptores cuantitativos y cualitativos. Los hallazgos de este estudio aportan conocimientos significativos para la conservación y el mejoramiento genético de la papa, destacando la importancia de la diversidad genética y morfológica en la adaptabilidad y resistencia de este cultivo esencial.

2.1 Materiales y métodos

2.1.1 Localización

Este trabajo de investigación se llevó a cabo en la Granja Experimental Botana de la Universidad de Nariño, ubicada en el Corregimiento Botanilla, del municipio de Pasto (Nariño) a una altitud de 2820 msnm, 01°09'12"LN y 77°18'31"LO.

2.1.2 Material vegetal

Se utilizaron 115 genotipos de *Solanum tuberosum* grupo Phureja y Andigenum que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño, de las cuales 76

proviene de la Colección Central Colombiana y 39 de la Universidad de Nariño; y 56 son del grupo Andigenum y 57 del grupo Phureja (Tabla suplementaria 2-1).

Con base en los descriptores morfológicos descritos por el “International Board for Plant Genetic Resources” (Mackay et al. 1985) y los reportados en trabajos realizados por la Universidad Nacional, Corpoica y el CIP, se construyó una lista de descriptores de variables cualitativas y cuantitativas (Anexo suplementario 2-2).

La caracterización morfológica se realizó con base en lo mencionado por Huaman & Spooner (2002) y Gómez (2000), quienes aseguran que la toma de la información se debe realizar en plantas propagadas a partir de tubérculos que se encuentren sanas y en plena floración (superior al 75%). Todos los datos de los descriptores de hojas son registrados de órganos ubicados en la porción media del tallo principal. Y se registran los valores promedio observados en, por lo menos, dos hojas maduras.

Las evaluaciones se realizaron en un total de 10 repeticiones (10 plantas por cada accesión). La moda y la media de las variables cualitativas y cuantitativas, respectivamente, se usaron en los análisis multivariados posteriores.

2.1.3 Análisis estadístico

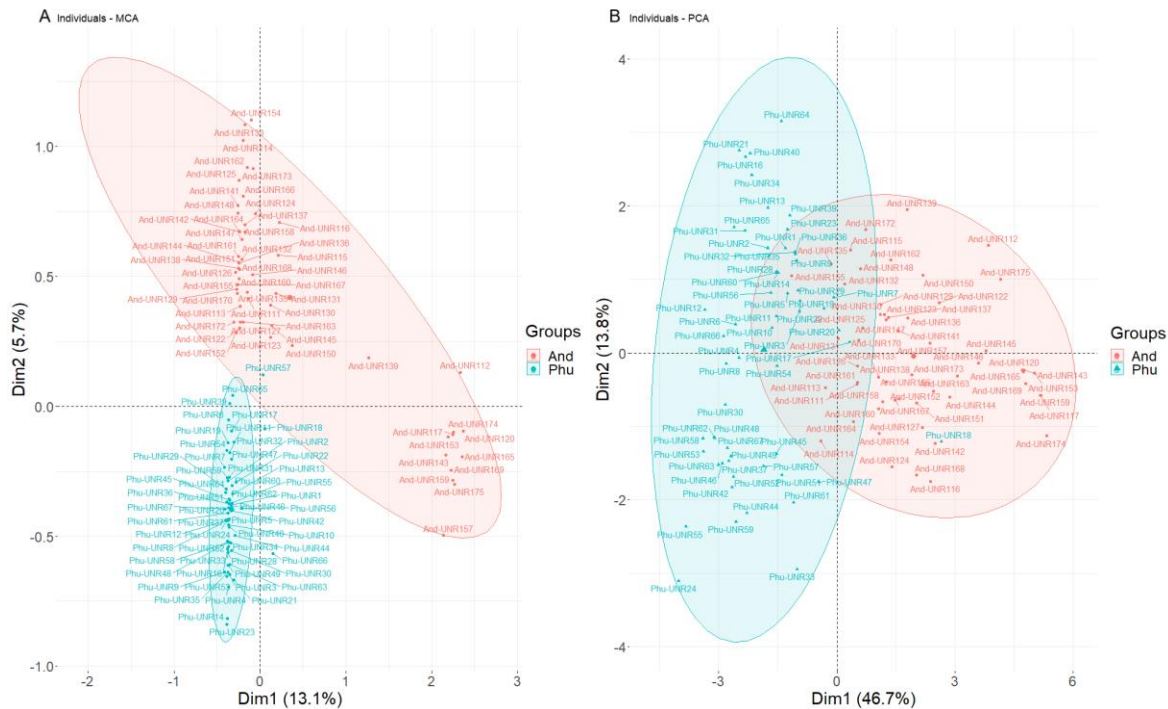
Los datos correspondientes a las variables cualitativas fueron procesados para eliminar aquellos que no eran representativos para el análisis (sin variación entre las categorías). Para determinar si existía una asociación significativa ($p < 0.05$) entre las variables, se realizaron tablas de contingencia y pruebas de chi-cuadrado. Después de estos análisis 31 variables categóricas fueron usadas para el Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM). Por otro lado, las variables cuantitativas se usaron para realizar un Análisis de Componentes Principales (ACP). Las variables se seleccionaron con base en la prueba de Kaiser-Meyer-Olkin (Costales, Catulay, & Bermudez, 2022). Descriptores que presentaron valores inferiores a 0.5 no fueron considerados en el análisis posterior. Finalmente, un gráfico biplot se construyó para facilitar la interpretación de los resultados. A partir de las coordenadas de un ACM general de las variables evaluadas, se incorporaron en el conjunto de variables usadas en el ACP para realizar un agrupamiento jerárquico siguiendo el método “Ward” con todos los genotipos evaluados. Además, se realizó una correlación entre la matriz de distancias geográficas de cada genotipo

(obtenidos a partir de latitud y longitud) y la matriz de distancias euclidianas (obtenidos a partir de las distancias morfológicas). La relación geográfica y las divergencias morfológicas y su grado de significancia estadística se determinó mediante un análisis de correlación de Pearson. Los procedimientos se realizaron usando de los paquetes estadísticos del software R v4.2.0 (Core Team, 2020) y los gráficos se realizaron usando la librería ggplot2 (Wickham, 2016).

2.2 Resultados y discusión

El nivel de ploidía de los genotipos tiene un impacto significativo sobre las características fenotípicas de los materiales de papa, que influye en la formación de grupos generados por los análisis multivariados (Figura 1). Las técnicas de reducción de dimensionalidad de datos revelaron que las diferencias citogenéticas del germoplasma generan patrones significativos de agrupamiento y separación de las accesiones de papa, de acuerdo con sus características cuantitativas y cualitativas (Figura 2.1).

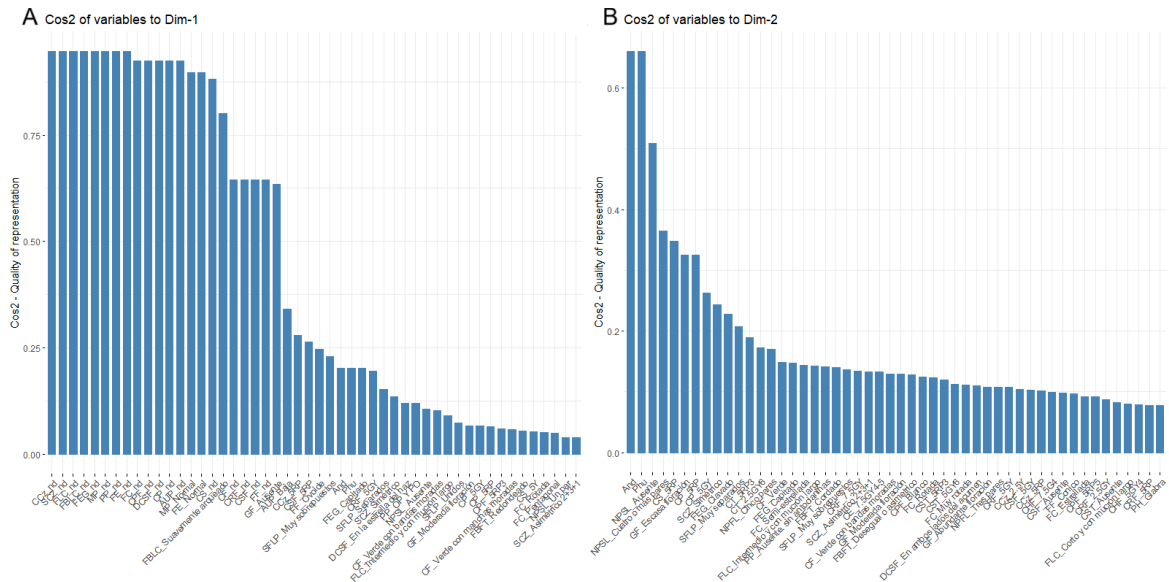
Figura 2.1. Análisis multivariado de los descriptores cualitativos y cuantitativos de los 115 genotipos evaluados. (A) Análisis de Correspondencia Múltiple. (B) Análisis de Componentes Principales.



Los resultados del ACM revelaron una clara separación entre los materiales diploides de los tetraploides (Figura 1A). Los genotipos de tipo phureja se agruparon más cercanamente en el espacio de las dos dimensiones (18.8% de la varianza acumulada), lo que sugiere que comparten descriptores cualitativos comunes y menos variables (Figura 1A). De tal manera que, existe una mayor variabilidad de categorías entre los genotipos de papa del grupo andigena (Figura 2.1). Inclusive, un grupo de genotipos tienden a concentrarse en el extremo derecho de la dimensión que representa el mayor porcentaje de la variabilidad total (Figura 1A). Estos materiales se caracterizan por la ausencia de estructuras reproductivas, y cuando están presentes, los lóbulos del cáliz son suavemente arqueados y la morfología del pistilo y estambre es de tipo normal (Figura 2A). Tres características son las que más representan la composición de la segunda dimensión, incluyendo el nivel de ploidía (phureja y andígena) y la ausencia de pares de folíolos laterales secundarios - NPSL (Figura 2.2). De tal manera que, la

ausencia de estas estructuras foliares pueden ser un indicador morfológico del aumento en el nivel de ploidía de los materiales de papa (Figura 2B). A pesar de que tres genotipos de tipo phureja (UNR57, UNR65, UNR39) mostraron valores positivos en la segunda dimensión (NPSL-ausente), este cambio en la arquitectura foliar podría ser un indicador inicial del aumento en el número de cromosomas homólogos. Adicionalmente, el mapa perceptual de las variables demuestra el alto grado de asociación entre el nivel de ploidía y las categorías NPSL (Figura Suplementar 2.2).

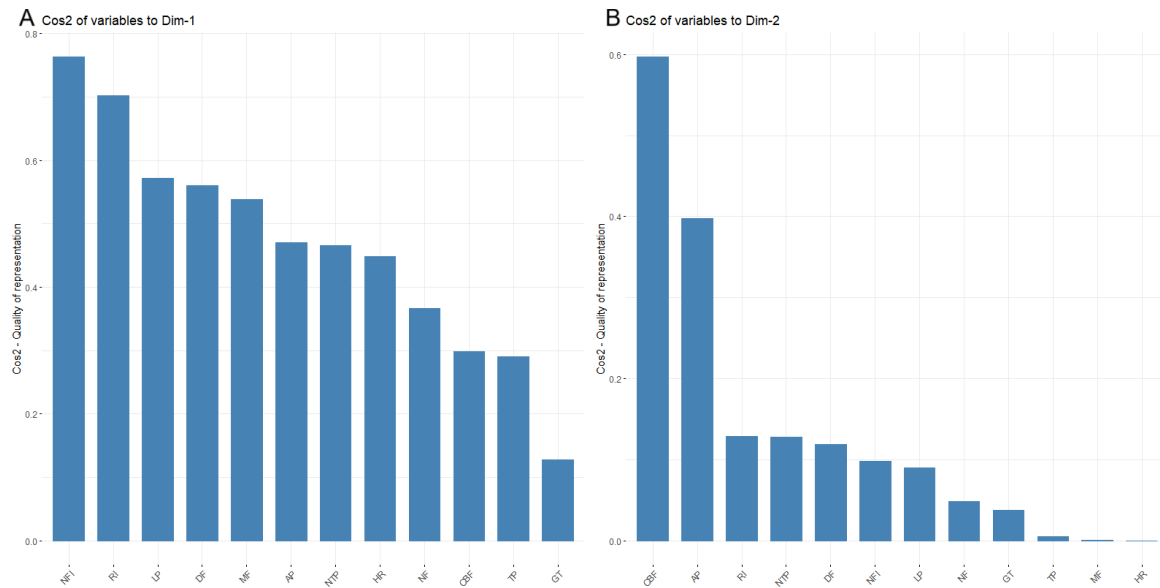
Figura 2.2. Calidad de representación (Cos2) de las variables en el Análisis de Correspondencia Múltiple. (A) Las 50 variables más representativas para la primera dimensión. (B) Las 50 variables más representativas para la segunda dimensión.



Por otra parte, las dos dimensiones principales del ACP, que en conjunto explican el 60.6% de la varianza acumulada, revelan patrones significativos sobre la estructura de la población de genotipos de papa (Figura 2.1). Las relaciones dominantes que representan el componente principal (46.7%) también representa los atributos que caracterizan los materiales de papa por su nivel de ploidía entre los grupos de papas de tipo phurejas y andigenas (Figura 2.1). De tal forma que, el tamaño del genoma de los genotipos de papa podría estar influenciando positivamente sobre características como el número de flores y ramificaciones por inflorescencia, la longitud del pedúnculo, el tiempo de floración y de madurez fisiológica (Figura 3A). Además, estas variables que fueron las más representativas también mostraron altos valores de correlación positiva, con excepción

del tiempo de madurez fisiológica (Figura Suplementar 2.2). Este último rasgo puede ser controlado por otros factores adicionales al nivel de ploidía, que parece estar asociado negativamente con los demás atributos morfológicos evaluados (Figura Suplementar 2.2). El segundo componente del ACP está representado principalmente por el cubrimiento del follaje, sin embargo, esta característica no es particular de genotipos de papa phurejas o andigenas (Figura 2.3). Con todo, el aumento del número de cromosomas homólogos en el germoplasma de la papa tiene efectos complejos principalmente sobre los atributos reproductivos y fisiológicos (Figura 2.3), cuyos mecanismos moleculares son hasta ahora desconocidos.

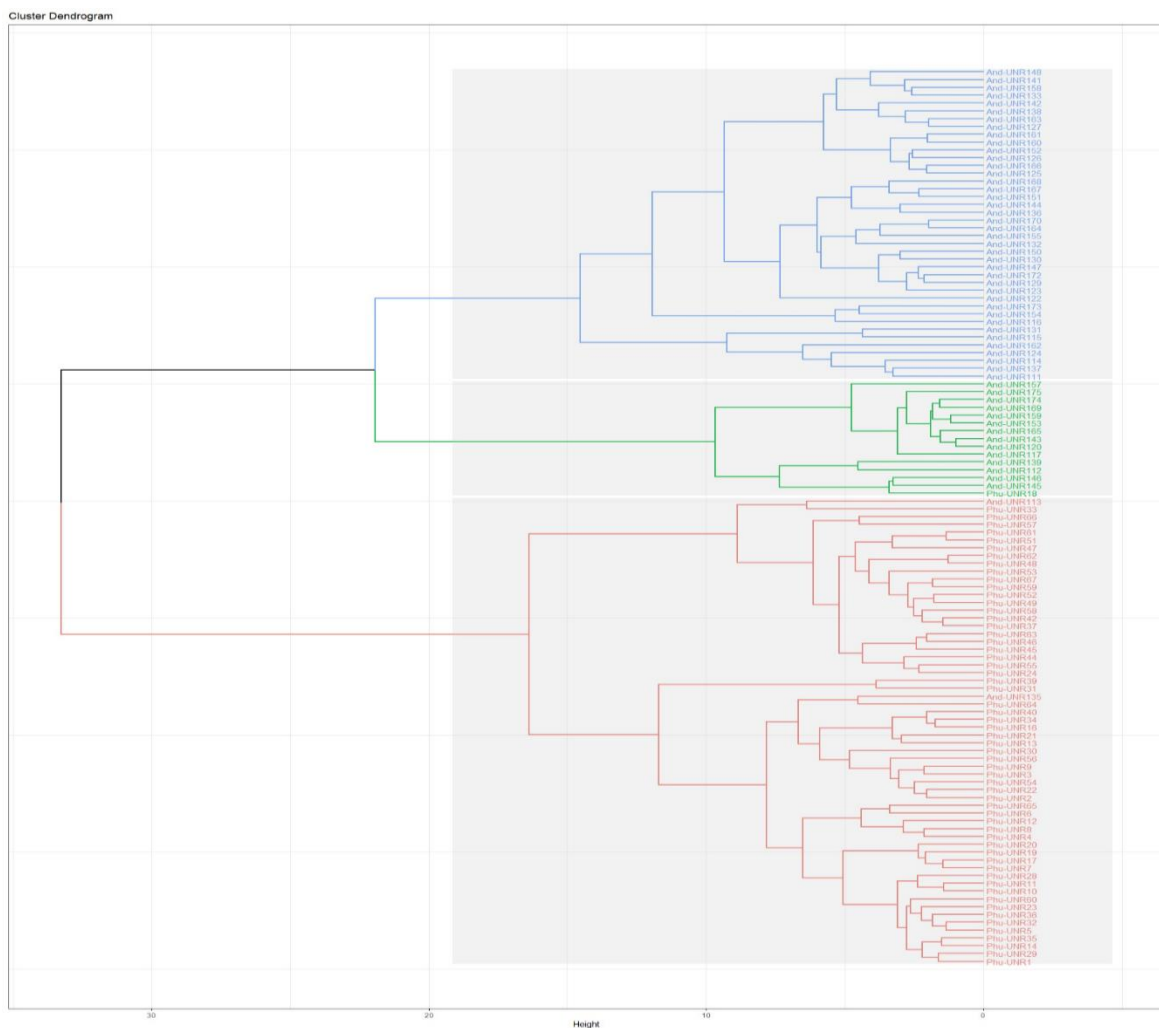
Figura 2.3. Calidad de representación (Cos2) de las variables en el Análisis de Componentes Principales. (A) Las variables más representativas para la primera dimensión. (B) Las variables más representativas para la segunda dimensión.



El dendograma reveló tres grupos claramente definidos que fueron agrupados por sus caracteres morfo-fisiológicos (Figura 2.4). Las características fenotípicas son influenciadas por el nivel de ploidía de los materiales. El grupo con mayor número de individuos corresponde al conjunto de materiales exclusivamente andigenas con 60 accesiones (Figura 2.4). El segundo grupo está conformado con individuos predominantemente phurejas con 40 accesiones, de los cuales, dos genotipos (UNR113 y UNR135) están clasificados en su pasaporte como andigenas (Figura 2.4). Un tercer grupo, que es más distante de los otros dos, está representado por 14 genotipos de tipo

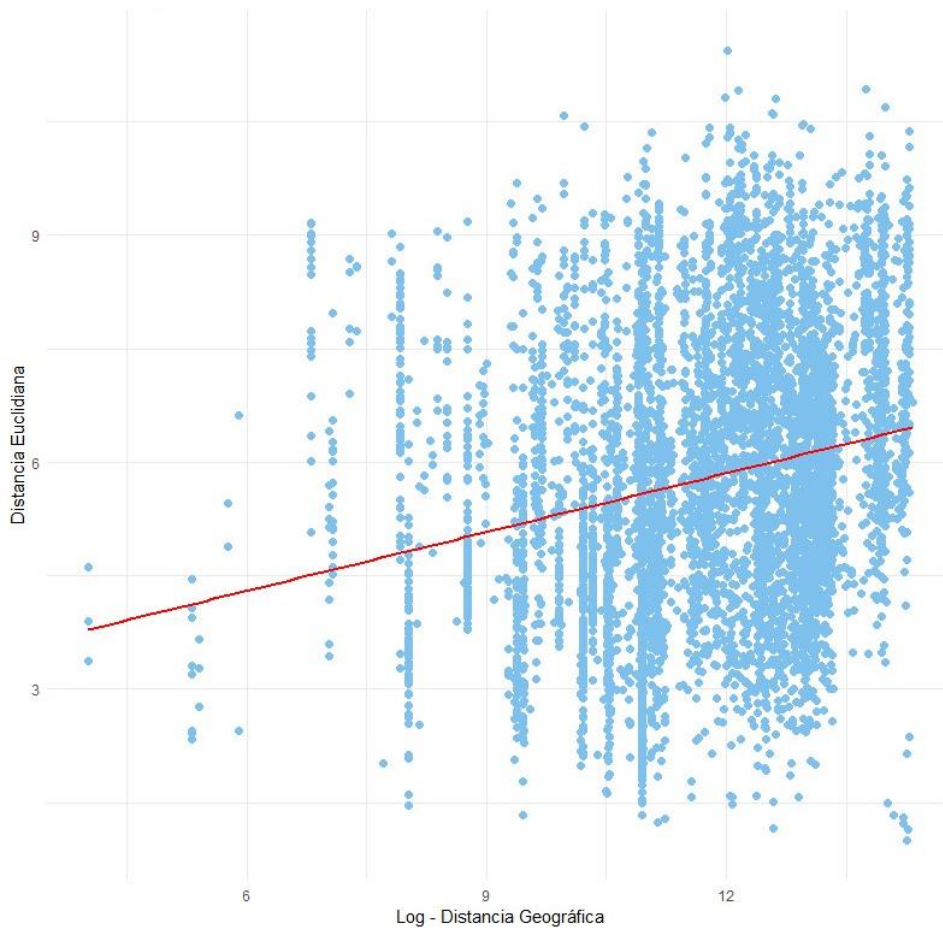
andígena y 1 genotipo de tipo phureja (Figura 4). Este grupo de genotipos se caracteriza por la ausencia de estructuras reproductivas (Figura 2.1-2.2) y son un germoplasma valioso para investigar más a fondo su estructura cariotípica. Por otro lado, la formación de subgrupos independientes de los genotipos de cada tipo también podría indicar una medida de la diversidad intragrupal (Figura 2.4). Los valores de similitud o diferencias entre los individuos proporcionan información valiosa sobre las posibles distancias genéticas.

Figura 2.4. Agrupación jerárquica de los 115 genotipos evaluados utilizando las distancias euclidianas obtenidas del Análisis de Componentes Principales y de las coordenadas obtenidas del Análisis de Correspondencia Múltiple. Tres grupos distintos fueron formados de acuerdo con la distancia entre los genotipos.



La separación del conjunto de genotipos por sus atributos morfo-fisiológicos puede ser el reflejo de diferencias en términos de origen geográfico (Figura 2.5). La correlación de Pearson entre las matrices de distancias euclidianas y geográficas dio como resultados un coeficiente de 0.37 (Figura 2.5). Aunque no es extremadamente alto, el coeficiente de correlación revela una relación positiva y significativa ($p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) entre las distancias espaciales y las distancias basadas en atributos fenotípicos.

Figura 2.5. Correlación entre los valores de la matriz de distancia geográfica y los valores de la matriz de distancia euclidianas. Los valores de distancia geográfica fueron transformados usando la función de logaritmo (*log*). Existe una relación positiva (0.37) y significativa ($p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) entre las dos variables, de acuerdo con la prueba de correlación de Pearson.



El análisis multivariado proporciona una comprensión más profunda de la estructura y variabilidad de la colección de genotipos de papa de la Universidad de Nariño. Los resultados demuestran el impacto del nivel de ploidía sobre las características fenotípicas del germoplasma de la papa. Los agrupamientos con base en los resultados del ACM y el ACP respaldan la idea de que las diferencias citogenéticas desempeñan un papel fundamental en la diversidad fenotípica de esta especie. Además, existe una amplia evidencia que demuestran los efectos del nivel de ploidía en las características morfológicas y fisiológicas de la papa (Kyriakidou y otros, 2020; Ortiz & Mihovilovich, 2020) y otras especies vegetales (Neill & Contreras, 2022; Revathi & Beena, 2022; Souza et al., 2022).

Los genotipos de tipo phureja se agruparon más en el espacio bidimensional del ACM comparado con las plantas del grupo andigena. Las poblaciones de papas andigena tiende a ser más diverso morfológicamente que las poblaciones phureja, considerando el grupo de descriptores categóricos. Estos resultados concuerdan con estudios de diversidad molecular, los cuales revelan que las plantas andigenas presentan mayor variabilidad genética comparado con las poblaciones diploides (Berdugo, Valbuena, Sánchez, Barrero, & Yockteng, 2017)

Atributos cuantitativos y cualitativos se destacaron como los principales contribuyentes de la caracterización de los genotipos de tipo phureja y andigena. La ausencia de estructuras reproductivas fue la característica más informativa para discriminar un grupo de 15 genotipos de papas andígenas. La ausencia de flores o frutos en el cultivo de la papa puede tener un gran valor agronómico. La remoción de órganos sumideros de nutrientes puede tener un efecto positivo en la redistribución de fotoasimilados en la planta. Prácticas agronómicas como la remoción de flores contribuyen al incremento substancial del número, peso y calidad de los tubérculos de papa (Gebregwergis et al., 2019, Jansky & Thompson, 1990). La misma competencia por los productos de la fotosíntesis fue registrado en plantas de *Helianthus tuberosus* (Gao, Zhang, Zhu, & Coulter, 2020). El control de la relación entre los órganos fuente y sumidero es una característica importante del manejo agronómico y el mejoramiento genético. El conocimiento de las bases genéticas de la ausencia de estructuras reproductivas puede tener implicaciones directas en el mejoramiento genético de la papa, como también contribuye al conocimiento sobre el control genético del desarrollo de las plantas.

Por otro lado, el atributo morfológico más asociado a las papas andígenas fue la ausencia de pares de folíolos laterales secundarios sobre los peciolulos. Al parecer, la formación de estas estructuras foliares es reprimida debido al aumento de tamaño del genoma en la papa. A favor de esta hipótesis, experimentos realizados por Sree et al., (1983) demuestran que el aumento del nivel de ploidía en papa causa la formación de folíolos secundarios muy poco desarrollados o inclusive ausentes. Además, plantas haploides obtenidas de híbridos interespecíficos mostraron la presencia de pequeños folíolos secundarios en hojas de papa (Dolnicar & Bohanec, 2000). Estos estudios sugieren efectos de genes individuales menores que podrían favorecer su expresión en estado haploide. No obstante, estos resultados difieren de estudios que demuestran que las plantas poliploides producen folíolos secundarios. Efectos heteróticos fueron expresados por híbridos interespecíficos hexaploides y tetraploides, los cuales producen generalmente un mayor número de folíolos primarios y secundarios (Cardi, 1998). Además, los folíolos laterales secundarios han sido caracteres importantes en la clasificación de poblaciones de papas cultivadas desde hace más de dos décadas. La ausencia de folíolos secundarios es un rasgo característico de grupos de papas como Ajanhuiri, Curtilobum, Juzepczukii, generalmente ausentes en grupos como Chilotanum, pudiendo estar presentes o ausentes en grupos como Andígena, Chaucha, Phureja y Stenotomum (Huamán & Spooner, 2002). No hay literatura reciente para asegurar que este atributo es una característica particular de poblaciones andígenas y las causas subyacentes de este rasgo fenotípico son por completo un enigma.

El aumento de cromosomas homólogos en las plantas de papa tiene un efecto directo en el aumento del tiempo de floración y la madurez fisiológica. Generalmente las plantas del grupo tuberosum florecen solo cuando crecen bajo días largos (Ghislain & Douches, 2020). Algunos genotipos que tienen madurez temprana inclusive no florecen bajo ninguna condición (Ghislain & Douches, 2020). Por otro lado, las papas andígenas se caracterizan por tener un periodo vegetativo más tardío que los cultivares diploides (Ignacio - Cárdenas et al., 2022). Estudios recientes buscan diseccionar el control genético de este importante atributo. Por un lado, cruzamientos interespecíficos sugieren que la madurez fisiológica está gobernada por genes menores que eran portados por los genotipos de *S. phureja* (Ruiz et al., 2022). Mientras que otros autores aseguran el tiempo de cosecha está controlado por un alelo dominante de efectos aditivos (Ortiz & Mihovilovich, 2020). Hallazgos recientes en otros cultivos aseguran que el tiempo de

desarrollo de las plantas puede estar también asociado al tamaño del genoma completo. En maíz, el incremento en el contenido de ADN provoca un mayor retraso en el desarrollo fenotípico, probablemente por un incremento en el tiempo de la fase S del ciclo celular (síntesis de ADN), en consecuencia en la tasa de división de las células y el crecimiento de los tejidos (Jian et al., 2017). No descartamos que las plantas andígenas tengan un mayor ciclo celular y tenga un efecto sobre los periodos de las etapas fenotípicas.

VARIABLES que tuvieron correlación inversa al tiempo de madurez fisiológica pero que caracterizan las poblaciones andígenas incluyen la longitud del pedúnculo, el número de flores por inflorescencia y el número de inflorescencias por racimo. El desempeño superior en estas características se debe al enmascaramiento de genes deletéreos en el cultivo de papa de tipo andígena (Blasio, Prieto, Pradillo, & Naranjo, 2022).

El grupo de plantas phureja exhibe una notable cohesión en términos de agrupamiento, con la mayoría de los genotipos formando un conglomerado distintivo. Sin embargo, la presencia de los genotipos Phu-UNR18 en el cluster del grupo andígena, sugiere que son duplicados de los genotipos And-UNR145 y And-UNR146, debido a la similitud en sus perfiles morfológicos (Figura 4). Similares resultados se obtuvieron con los genotipos And-UNR113 y And-UNR135, los cuales se agruparon con el germoplasma del grupo phureja. Este descubrimiento plantea cuestionamientos sobre la verdadera diversidad de estos materiales y su asignación taxonómica. No se pudo establecer una distancia genética significativa entre estos genotipos aparentemente cercanos, con los criterios evaluados en el presente estudio. Asimismo, se observa una coincidencia en las coordenadas geográficas de estos materiales (Tabla Suplementaria 1), lo que podría indicar su origen común o un historial de distribución similar en un contexto geográfico de la región Nariñense. Estos hallazgos resaltan la necesidad de un análisis más detallado y exhaustivo para dilucidar la relación genética que contribuye a la discrepancia fenotípica entre estos genotipos, así como para esclarecer su taxonomía y diversidad molecular.

A nivel general, se observó una relación positiva y significativa entre las distancias geográficas y las distancias euclidianas entre los 115 genotipos de papa. Este hallazgo resalta la influencia de la ubicación geográfica en la variación fenotípica y genética de las poblaciones. Los genotipos que son genéticamente similares también tienden a tener una

proximidad geográfica. Los resultados demuestran que el aumento de la distancia geográfica entre los genotipos también aumenta la distancia su divergencia en términos de características fenotípicas. Este resultado es coherente con el concepto de estructura genética geográfica, donde las poblaciones que están más cercanas geográficamente tienden a ser más similares genéticamente debido a factores como la propagación de semillas, la limitada dispersión de polen y la adaptación local a las condiciones ambientales (Aksoy et al., 2021; Rachappanavar, 2023; Rio & Bamberg, 2021; Salimi et al., 2016). Estos resultados también tienen implicaciones importantes para la conservación y el mejoramiento genético de la papa, ya que destacan la importancia de considerar la variación geográfica al seleccionar genotipos para programas de mejora y conservación, con el fin de preservar la diversidad genética y adaptativa en poblaciones de papa.

2.3 Conclusiones

Los análisis multivariados han demostrado que el nivel de ploidía influye significativamente en las características fenotípicas de los genotipos de papa, lo que a su vez afecta la diversidad fenotípica de esta especie. Este impacto se observa tanto en las características morfológicas como en las fisiológicas de la papa, y se sostiene también en otras especies vegetales.

Los genotipos de tipo phureja se agrupan de manera más cohesiva en comparación con los del grupo andigena, mostrando una menor diversidad morfológica. Un aspecto destacado es la ausencia de estructuras reproductivas en algunos genotipos de papas andígenas, lo cual podría tener un gran valor agronómico al mejorar la redistribución de fotoasimilados en la planta. Además, se observó que la formación de folíolos laterales secundarios es reprimida en los genotipos con mayor tamaño.

Se ha encontrado una relación positiva y significativa entre las distancias geográficas y las diferencias fenotípicas entre los genotipos de papa. Esto indica que los genotipos que son genéticamente similares tienden también a estar geográficamente próximos. Esta observación subraya la importancia de considerar la variación geográfica en los

programas de mejora y conservación de la papa para preservar la diversidad genética y adaptativa de las poblaciones.

3. Capítulo 2. Respuesta de 115 genotipos de papa *Solanum tuberosum* Grupo phureja y andigenum a estrés hídrico

Introducción

El cultivo de la papa *Solanum tuberosum*, esencial para la economía de la zona andina de Colombia, se destaca en el mercado global, cultivándose en más de 100 países y apreciada por su alto valor nutricional. En 2019, la producción mundial de papa superó los 462 millones de toneladas (FAOSTAT, 2021). Sin embargo, se enfrenta a desafíos significativos debido al cambio climático, que según FAO y OPS (2018), podría reducir hasta un 40% la producción de ciertos cultivos a nivel mundial. Esta disminución en la producción de papa representa un obstáculo importante para satisfacer las necesidades alimentarias de una población mundial proyectada de 9000 millones de personas para el año 2050 (FAO, 2021).

El cambio climático afecta significativamente las condiciones medioambientales, lo que a su vez impacta la fenología y fisiología de los cultivos. Estos cambios pueden alterar el desarrollo de los cultivos, así como los patrones de distribución de plagas y enfermedades, afectando considerablemente su sostenibilidad (Feng et al., 2023; Eyshi et al., 2023).

Globalmente, el cambio climático tiene un efecto mixto en la producción agrícola. Algunos cultivos C3 como la papa (*Solanum tuberosum* L) pueden beneficiarse de una fotosíntesis más eficiente y un menor consumo de agua y nitrógeno, lo que

potencialmente aumentaría su producción. Sin embargo, en la mayoría de los casos, las consecuencias son adversas. Problemas como la sequía y las altas temperaturas generan estrés significativo en las plantas, y el aumento de plagas, enfermedades y malezas puede anular cualquier beneficio fisiológico, llevando a pérdidas frecuentes en los cultivos (Hasegawa et al., 2022; Kumar et al., 2023).

En este contexto, la mayoría de las variedades tradicionales de papa no están adaptadas a los cambios en los patrones de cultivo provocados por el cambio climático. Esta falta de adaptación resulta en una disminución de la productividad y, en algunos casos, en la pérdida total de la producción de papa (Nowell, 2018).

En relación con la relevancia socioeconómica del cultivo de la papa, se ha demostrado que su baja tolerancia a la sequía conduce a una reducción en la producción. Esto se debe a la importancia del agua en procesos fisiológicos como la asimilación de CO₂ y las transformaciones bioquímicas en los órganos fisiogenéticos. La papa es particularmente sensible a la sequía por su sistema radicular superficial (Gervais et al., 2021)

Durante eventos como el XXIX Congreso de la Asociación Latinoamericana de la Papa en 2023, se destacó que a nivel mundial se han intensificado investigaciones para adaptar el cultivo de la papa a las condiciones del cambio climático. Estos estudios se enfocan en analizar los efectos del estrés hídrico y en identificar rasgos de tolerancia, información valiosa para programas de mejoramiento genético que buscan aumentar la productividad y la resistencia a enfermedades y estrés abiótico. (Acuña & Martínez, 2023)

Investigaciones sobre los mecanismos fisiológicos de respuesta al estrés hídrico han identificado indicadores de tolerancia a la sequía y del impacto de la deshidratación, incluyendo la adaptación osmótica, defensa antioxidante, potencial hídrico foliar, contenido relativo de agua, tasa de fotosíntesis, estabilidad de la membrana, temperatura foliar, reducción del área foliar, duración del ciclo de crecimiento y eficiencia de las raíces en la búsqueda de agua. Otros estudios sugieren que variables como la severidad, recuperación, afectación, volumen, peso seco y longitud de raíces, eficiencia en el uso del agua, y el peso y número de tubérculos, son atributos útiles para seleccionar clones resistentes al estrés hídrico (Waqar y Toth, 2022; Kumar et al., 2023).

Además, se ha propuesto que la tolerancia al estrés hídrico en papa está relacionada con un aumento temprano en el contenido de prolina para la regulación osmótica y la captación de agua, así como una rápida reducción en la conductancia estomática para mantener el estado hídrico. Una respuesta antioxidante también ayuda a mantener el metabolismo celular óptimo durante el estrés (Monneveux et al., 2013; Storani y Yanovsky, 2018).

Se ha reportado que existen diferentes grados de tolerancia al estrés hídrico entre variedades, con las variedades silvestres y nativas mostrando mejor adaptación. Por tanto, es crucial reconocer y utilizar las ventajas de las variedades nativas como reserva de genes de tolerancia al estrés hídrico, generando conocimiento en las regiones para identificar estas características y utilizarlas en futuros programas de mejoramiento genético adaptados al cambio climático.

En consideración con lo anterior, el objetivo de este trabajo plantea estudiar la respuesta de 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo phureja y andigenum) a estrés hídrico, a través de una evaluación fenotípica bajo condiciones de cubierta plástica.

3.1 Materiales y métodos

3.1.1 Localización

Este trabajo se ejecutó en dos fases, la primera corresponde a la fase de evaluación en parcelas bajo condiciones de cubierta plástica y la segunda a evaluación en maceteros bajo las mismas condiciones. Ambas fases estuvieron localizadas en la Granja Experimental Botana de la Universidad de Nariño, ubicada en el Corregimiento Botanilla, del municipio de Pasto (Nariño) a una altitud de 2820 msnm, 01°09'12"LN y 77°18'31"LO, en suelos con un 3,49% de materia orgánica, un pH del suelo de 5,92 (ácido), alto contenido de fósforo (159 mg/kg) y alto contenido de potasio (1,25 cmolcarga/kg).

3.1.2 Material vegetal

Para la primera fase se utilizaron 115 genotipos de papa *Solanum tuberosum* grupo phureja y andigenum que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño, de las cuales 76 provienen de la Colección Central Colombiana y 39 de la Universidad de Nariño; y 56 son del grupo andigenum y 59 del grupo phureja (Tabla suplementaria 2-1). Mientras que para la segunda fase se evaluaron 20 genotipos seleccionados por el valor superior obtenido del IS (Índice de selección) obtenido del análisis de información de la primera fase y un testigo. La semilla necesaria para ambas fases se obtuvo a partir de un proceso de multiplicación in-vitro de meristemas de cada uno de los genotipos utilizando el medio de cultivo y protocolo sugerido por Rivera & Perea, (2004), los microtuberculos obtenidos fueron llevados a invernadero para la obtención de minituberculos, los cuales posteriormente se multiplicaron en campo para la obtención de semilla que fue utilizada para la investigación.

3.1.3 Diseño experimental

Para esta evaluación se empleó un diseño experimental de bloques completos al azar (BCA). En la primera fase, se establecieron dos repeticiones y dos unidades experimentales por tratamiento, organizadas en un arreglo de parcelas divididas (Parcela principal = Niveles de humedad; Subparcelas = Genotipos de papa). Cada parcela estaba delimitada por un canal de aproximadamente 70 cm de profundidad para prevenir la mezcla de humedad entre parcelas (ver Figura 3-1). En la segunda fase, se utilizaron tres repeticiones con una planta por unidad experimental, empleando maceteros (ver Figura 3-2). Para diseñar los tratamientos, se determinaron previamente las propiedades físicas del suelo, como estructura, textura, capacidad de retención de agua, y el balance hídrico, basándose en mediciones realizadas en el invernadero a lo largo del ciclo de cultivo de las plantas (modificado de Ritter et al., 2016).

3.1.3.1 Niveles de humedad

De acuerdo con los resultados de la curva de retención de humedad, contenido gravimétrico de agua en el suelo y evapotranspiración se definió el tiempo de permanencia de los tratamientos. Para los tratamientos se instaló un sistema de riego por goteo.

- Déficit de agua (T1 – DH): inició con el suelo a capacidad de campo (CCp) la cual se consiguió llevando el suelo a saturación y posterior drenaje durante 24 horas; el contenido de agua en el suelo y su disponibilidad permaneció por debajo de CCp y se registró cada 12 horas con tensiómetro Irrometer 305623. La aplicación de este tratamiento se realizó una vez el 90% de los genotipos emergieron hasta completar su ciclo fenológico.
- Control (T0 - CC): el suelo permaneció en condiciones normales de humedad (CCp), y al igual que en el tratamiento de déficit se registró cada 12 horas con tensiómetro Irrometer 305623.

Durante el ciclo de evaluación de parcelas se evaluó las siguientes variables:

- Días a floración - DF: Número de días que transcurrieron desde la siembra hasta la aparición de la primera flor.
- Número de tallos - NT: Número de tallos primarios.

Figura 3-1. Diseño experimental de BCA con dos repeticiones y dos unidades experimentales por tratamiento en un arreglo en parcelas divididas para la evaluación de variables morfo-fisiológicas para estrés hídrico en 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño.

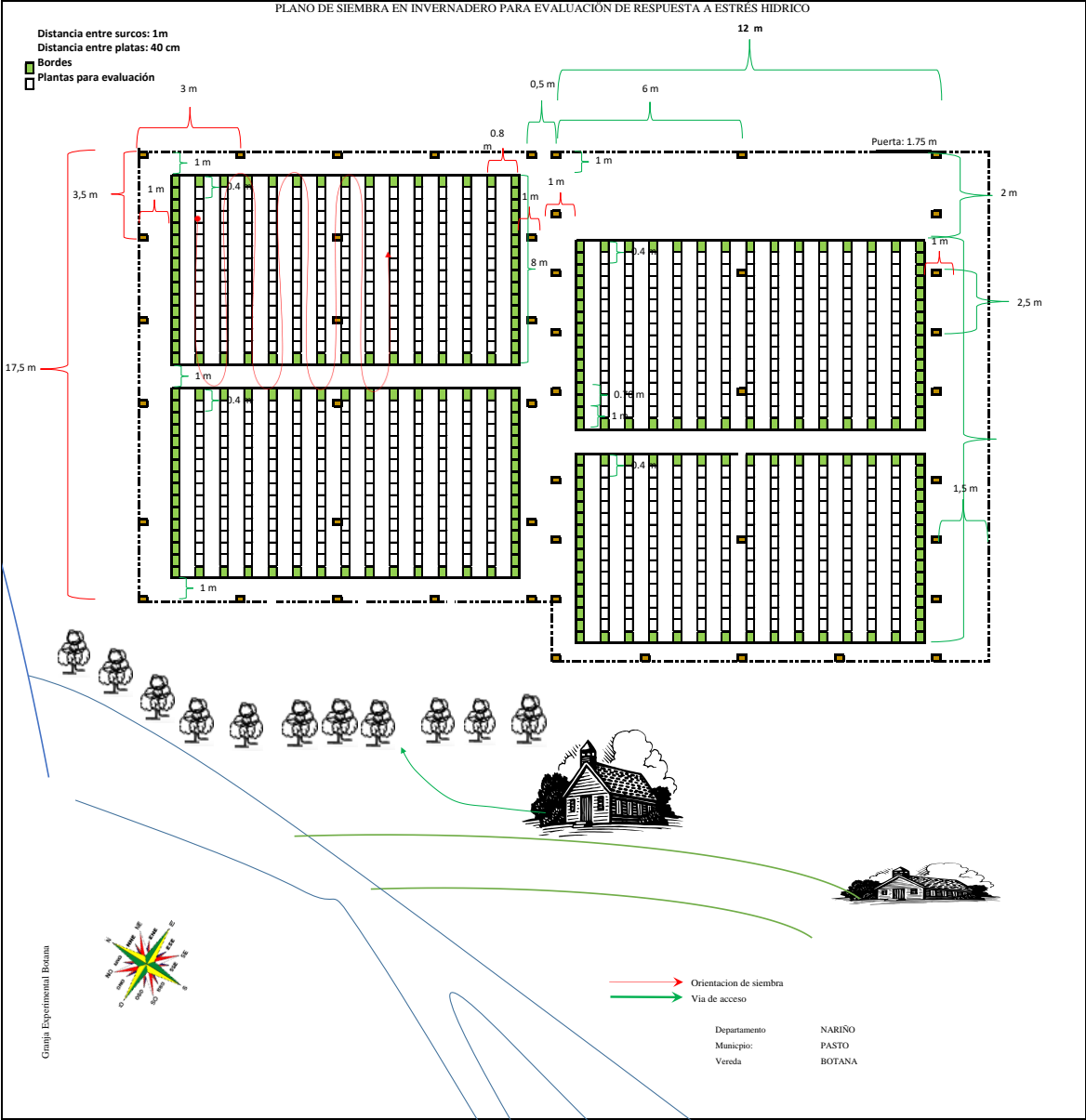
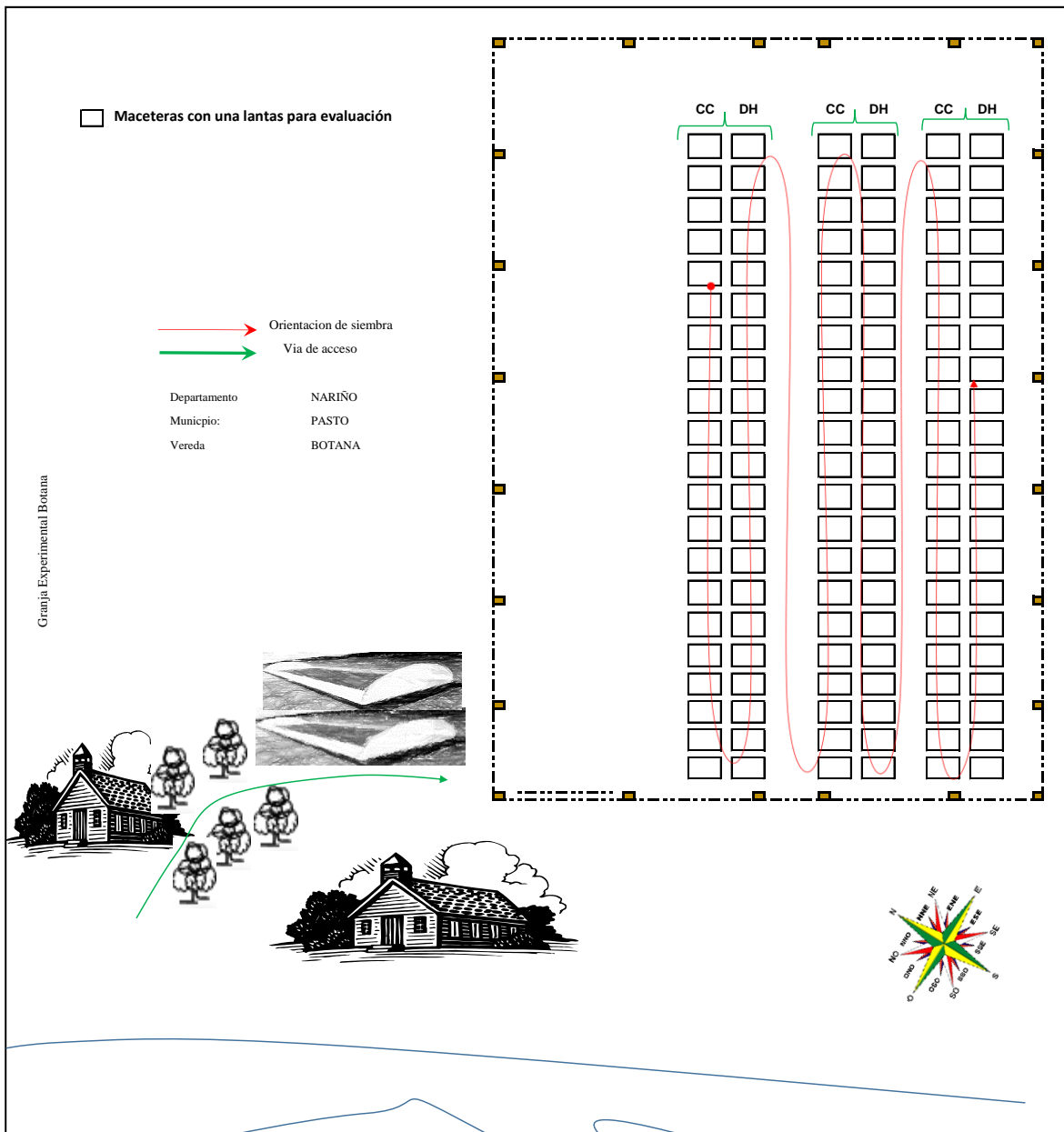


Figura 3-2. Diseño experimental de BCA con tres repeticiones y una unidad experimental por tratamiento en un arreglo en parcelas divididas para la evaluación de variables morfo-fisiológicas para estrés hídrico en 21 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño.



- Altura de planta - AP: “Longitud desde la base de los tallos hasta el brote apical más alto, No se considerará la altura de las inflorescencias si sobrepasan el brote apical más alto” (Huamán & Spooner, 2002).
- Contenido de Clorofila total - CClt: Para lo cual se toma 1 g de hojas frescas sin venas, la cuales fueron maceradas con nitrógeno hasta obtener un polvo muy fino. Todo el proceso se realizó con baja luminosidad. Del macerado y por triplicado se tomó una masa de 0,1g aproximadamente (se registró el peso exacto de cada muestra), en un tubo oscuro se adicionó 1,5 ml de acetona 80% v/v a -10°C, se mezcla en vótex por dos minutos asegurando el completo contacto del material vegetal con la acetona; posteriormente se centrifugo durante tres minutos a 10.000 rpm y 4°C, para proceder con la extracción del sobrenadante usando una micropipeta y llevándolo en el respectivo frasco ámbar, el cual fue rotulado y cubierto con papel aluminio. Este procedimiento se repitió hasta obtener lavados sin coloración verde. El sobrenadante quedó libre de materiales en suspensión; en algunos casos fue necesario filtrar o centrifugar.

Posteriormente, se transfirió cuantitativamente el sobrenadante recuperado, que fue almacenado en el frasco ámbar, a un balón aforado de 10 ó 25 mL de acuerdo con el número de lavados y se aforó con acetona 80% (v/v) previamente enfriada. Finalmente se realizaron lecturas de absorbancia en espectrofotómetro a las longitudes de onda 663nm y 647nm para la clorofila a y b respectivamente; si la absorbancia a 663 nm supera 0,600 se realizó una dilución tomando 500 µL y llevándola a 1mL con acetona al 80% v/v, y se midió la absorbancia nuevamente. El contenido de clorofilas y de carotenoides se registró como mg de clorofila/mg material vegetal. El blanco analítico fue acetona al 80% v/v.

Los valores se obtuvieron aplicando la siguiente formula:

$$\text{Clorofila a} = (12,25 \times A_{663nm}) - (2,79 \times A_{647nm})$$

$$\text{Clorofila b} = (21,5 \times A_{647nm}) - (5,1 \times A_{663nm})$$

$$\text{Clorofila b} = (7,15 \times A_{663nm}) - (18,7 \times A_{647nm})$$

Donde: A_{663nm} = absorbancia en longitudes de onda 663nm
 A_{647nm} = absorbancia en longitudes de onda 647nm

- Acumulación de materia seca en follaje - MSH: Se recolectó el follaje de cada planta, se colocó en la estufa a 60 °C durante 48 - 72 horas hasta alcanzar un peso constante. Se expresó en gramos.
- Potencial hídrico (Ψ_h) foliar - PtH: Se evaluó a cada planta, el potencial hídrico xilemático (ψ_{xm}), registrando los datos tomados en la mañana 10 am (PH10) y en horas de madrugada 2 am (PH2). Las mediciones se realizaron con la cámara de presión tipo Scholander 0-100bar, modelo 1515D (PMS Instrument Company), evaluando una hoja del tercio medio por planta. Primeramente, se tomó el foliolo y se colocó en la tapa de la cámara de presión, se cerró herméticamente, la lectura se hizo tan pronto surgió el agua en el corte de la hoja, se registró el valor en bares dado por la cámara.
- Contenido relativo de agua - CRA: Se calculó usando la siguiente fórmula:

$$CRA (\%) = (PF-PS) / (PT-PS)$$

PF = Peso Fresco

PS = Peso Seco

PT = Peso Turgente

Se recolectó un foliolo del tercio superior de cada planta para obtener datos. Primero, se determinó el peso fresco de la muestra. Posteriormente, se sumergió en agua destilada durante 12 horas en condiciones de oscuridad, con el fin de medir su peso turgente. Luego, se procedió a secar la muestra en una estufa a 65 °C durante 48 horas hasta lograr un peso constante. Al final del proceso, se registró el peso seco de la muestra (Ekanayake, 1993). Los datos fueron expresados en porcentaje.

- Acumulación de materia seca en tubérculos - %MST: Se pesó un tubérculo por cada planta previamente secado en una estufa a 80°C durante 72 horas hasta que llegó a un peso constante. Se expresó en porcentaje y se calculó con la siguiente fórmula:

$$\% MST = \frac{Pms}{Pmh} \times 100$$

Donde: % MS = porcentaje de materia seca
Pms = peso seco del tubérculo/planta
Pmh = peso fresco del tubérculo/planta

- Número de tubérculos por planta - NTP: “Se contabilizó y registró el número de tubérculos por planta, tratamiento y repetición. Se expresó en número de tubérculos por planta” (Huamán & Spooner, 2002)
- Rendimiento por planta - RTO: La masa de los tubérculos de cada planta se midió utilizando una balanza y se expresó en kilogramos por planta.

Para la evaluación de los 20 genotipos seleccionados evaluados en maceteros, desde el momento de la siembra hasta la etapa de prefloración, el suelo se conservó en capacidad de campo registrando este nivel con la ayuda de tensiómetros. Cuando se alcanzó el 50% de prefloración en la población, se inició la aplicación de los tratamientos midiendo las siguientes variables en tres momentos, antes (cada variable conserva la misma sigla), durante (se le adiciona la letra “e” a la sigla de cada variable), el último día de estrés (se le adiciona la letra “f” a la sigla de cada variable o la palabra final) y después (se le adiciona la letra “d” a la sigla de cada variable) de someter los tratamientos a estrés:

En las variables potencial hídrico (Ψ_h) foliar – PtH, contenido relativo de agua – CRA y número de tubérculos por planta – NTPP, se utilizó en la misma metodología de la primera fase.

- Días a emergencia –DAE: Número de días que trascurrieron desde el momento de la siembra hasta la aparición de los primeros brotes.
- Índice de Concentración de Clorofila - CCI: para realizar la lectura se usó el medidor de concentración de clorofila MC-100 Apogee Instruments, se tomaron cinco puntos de medición en un foliolo ubicado en el tercio medio de la planta. Se

registró el dato que el equipo indica para una medición relativa del nivel de clorofilas en cada lectura realizada en ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$).

- Conductancia Estomática - CE: la variable se registró entre los horarios de 9:00 am y 1:00 pm, la lectura se realizó colocando la hoja dentro del cabezal del sensor del equipo porometro de hoja SC^{-1} , el cual determina la presión de vapor y el flujo sobre la superficie de la hoja dada en $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.
- Área Foliar – AF: el área foliar fue determinada mediante las ecuaciones de regresión área foliar = $8,44 * (3,182 * (\text{largo} * \text{ancho}))$ obtenida a partir del análisis de una muestra de 100 láminas foliar tomadas del tercio medio de plantas de diferentes genotipos de papas criollas del grupo *andigenum* y *phureja*, midiendo el largo máximo desde la base del peciolo hasta el extremo del foliolo y el ancho máximo de la parte más amplia de la lámina foliar. Por lo tanto, de cada genotipo evaluado se obtuvo el largo y el ancho máximo para aplicar la fórmula de la regresión y se sumó las áreas obtenidas del número de hojas por cada genotipo.
- Daño por Conductividad Eléctrica – DCE: la estabilidad de la membrana se midió con base a la metodología descrita por Bajji et al., (2002) modificada. Terminado el periodo de estrés de 20 días, se cortó 3 gr de tejido foliar en trozos de cada tratamiento (capacidad de campo y déficit de humedad). Después de un lavado, se colocaron en recipientes de vidrio agregando 90 ml de agua desionizada en cada recipiente midiendo el primer dato de conductividad eléctrica en este periodo (ECi). En seguida las muestras se colocaron en un agitador por una hora para tomar la segunda lectura de conductividad eléctrica (ECf); posteriormente, se llevaron a una autoclave a 120°C durante 30 min; se midió por tercera vez la conductividad eléctrica total (ECt). Las lecturas se realizaron con un voltímetro PeakTech 3202 convirtiendo mediante cálculos aritméticos las unidades de ohmios a unidades siemens.

El daño a las membranas celulares fue expresado mediante el Índice de daño a las membranas (Id) (Flint, Boyce, & Beattie, 1967)

$$\text{Id} = [(\text{Rs} - \text{Rc}) / (1 - \text{Rc})] \times 100$$

Dónde:

Rs: $(EC_f - EC_i)/(EC_t - EC_i)$ muestras sometidas al estrés

Rc: $(EC_f - EC_i)/(EC_t - EC_i)$ muestras control

Eci: conductividad eléctrica inicial

Ecf: conductividad eléctrica final

Ect: conductividad eléctrica total

- Materia Seca Foliar- MSH: se obtiene la MSH con la fórmula $MSH = (PSH / PFH) \times 100$ la materia seca se calculó, colectando 5 o 6 hoja fresca la cual fue pesada y posteriormente llevada al horno durante 24 horas a 70°C con el fin de conseguir un peso constante y registrar este valor para su cálculo final.

$$\% MS = \frac{PSH}{PFH} \times 100$$

En donde:

% MS = porcentaje de materia seca

PSH = peso seco de hoja

PfH = peso fresco de hoja

- Materia Seca Total - MST: se recolecto el follaje, raíces, flores, frutos y estolones de una sola planta, registrando su peso fresco para posteriormente obtener su peso seco colocando las muestras en un horno 90 °C durante 48 - 72 horas hasta obtener a un peso constante (Rossouw & Waghmarae, 1995). Se expresó en porcentaje y se calculó con la siguiente fórmula:

$$\% MST = \frac{PSt}{PFt} \times 100$$

Donde: MST = porcentaje de materia seca total

PSt = peso seco total

PFt = peso fresco total

- Peso de tubérculos por planta - PTPP: se contabilizó y registró el peso de tubérculos por planta, tratamiento y repetición en gramos.
- Materia seca de tubérculo (%) – %MSTu: Para cada maceta, se extrajeron dos láminas centrales de un milímetro de grosor de dos tubérculos distintos, midiendo su peso fresco y seco en gramos. Este material se sometió a un proceso de secado a 70 °C durante 72 horas hasta alcanzar un peso estable. La medición se expresó en porcentaje, utilizando la fórmula siguiente:

$$\% MSTu = \frac{PSTu}{PFTu} \times 100$$

Donde: % MSTu = porcentaje de materia seca de tubérculo

PSTu = peso seco de dos hojuelas de un milímetro de grosor/planta

PFTu = peso fresco de dos hojuelas de un milímetro de grosor/planta

- Índice de cosecha – IC: Corresponde al porcentaje de rendimiento económico (tubérculos) con relación al rendimiento biológico (planta completa). Este se determinó con la fórmula: IC = [Peso seco de tubérculos / Peso seco total de la planta (hojas, tallos, flores, frutos, estolones y tubérculos)] x 100 (Núñez, Santos, & Segura, 2009).
- Número de estolones por planta - NE: En la época de cosecha, se contabilizó y registró el número de estolones por planta.
- Peso de tubérculo – Ptu: Se tomaron 10 tubérculos al azar y fueron pesados para obtener el peso promedio en gramos de tubérculo.
- Número de tubérculos por planta – NtuPP: Durante la cosecha, se contó y registró el número total de tubérculos por planta.

- Peso de tubérculos por planta – PTuPP: En la época de cosecha, se obtuvo y registró el peso de tubérculos totales por planta.
- Peso promedio de tubérculo - P_{tub} = Durante la cosecha, se determinó y registró el peso promedio de los tubérculos comerciales por planta.

El mantenimiento de las plantas para las dos fases se realizó acorde con recomendaciones técnicas y la fertilización según dosis recomendada por Pérez *et al.*, (2008).

3.1.3.2 Análisis estadístico

Los datos para cada una de las dos fases se registraron en una base de datos en Excel, para posteriormente mediante ANOVA determinar los efectos entre tratamientos y genotipos de acuerdo con el modelo lineal general (gml) y se realizó una comparación de medias mediante pruebas de diferencia mínima significativa (DMS, $p < 0,05$) utilizando el paquete estadístico SAS 9,4 (SAS Institute, 2009).

“Aquellos individuos con promedios que presentaron diferencias estadísticas a los demás, son los que superaron a la media general más una vez el error estándar ($\mu + \sigma$) o dos veces su correspondiente error estándar ($\mu + 2\sigma$)” (Lagos, Apraez, Lagos, & Duarte, 2015)

Para seleccionar los 20 genotipos que se evaluaron en fase de macetas, se aplicó un índice de selección (IS). Para establecer el IS, en primer lugar, se obtuvo los índices de tolerancia a estrés hídrico por déficit de humedad de las variables que hicieron parte del IS, mediante la ecuación: $(CCvsDH) = [(X_{IDH} / X_{ICC}) / (\bar{X}_{IDH} / \bar{X}_{ICC})]$, donde: X_{IDH} = observación del genotipo estresado por déficit de humedad, X_{ICC} = observación del genotipo a capacidad de campo, \bar{X}_{IDH} = promedio general del genotipo estresado por déficit de humedad, \bar{X}_{ICC} = promedio general del genotipo a capacidad de campo por el valor de cada variable. Una vez obtenidos los datos, se estableció el IS, así:

$$IS = (DF \times -0,002) + (NT \times 0,05) + (AP \times 0,01) + (PH2 \times 0,02) + (PH10 \times 0,02) + (CCI \times 0,04) \\ + (CRA \times 0,1) + (MSH \times 0,04) + (MST \times 0,06) + (NTP \times 0,1) + (RTO \times 0,8)$$

Dónde:

DF = Días a floración

NT = Número de tallos

AP = Altura de planta

PH2 = Potencial hídrico (Ψ_h) foliar 2 am

PH10 = Potencial hídrico (Ψ_h) foliar 10 am

CCI = Contenido de Clorofila total

CRA = Contenido relativo de agua

MSH = Acumulación de materia seca en follaje

MST = Acumulación de materia seca en tubérculos

NTP = Número de tubérculos por planta

RTO = Rendimiento por planta

Para la obtención del IS de la segunda fase, se efectuó mediante análisis de regresión múltiple empleando “PROC REG TEPWISE SLENTY” para determinar el coeficiente de cada variable estadísticamente significativa en el modelo para la predicción del rendimiento de cada genotipo, con el paquete estadístico SAS 9.4. (SAS Institute, 2009)

Finalmente, para cada variable de las dos fases se obtuvo el valor promedio, máximo y mínimo, así como su desviación estándar, y se llevó a cabo una correlación de Pearson para examinar posibles conexiones entre las variables. El software estadístico utilizado para estos análisis fue SAS 9.4 (SAS Institute, 2009), utilizando el algoritmo “PROC CORR”.

3.2 Resultados y discusión

3.2.1 Análisis de Varianza primera fase (ANDEVA)

En la Tabla 3-2 se presentan los cuadrados medios del ANDEVA, para las variables días a floración (DF), número de tallos (NT), Altura de planta (AP), potencial hídrico (Ψ_h) foliar 2 am (PH2), potencial hídrico (Ψ_h) foliar 10 am (PH10), contenido de Clorofila total (CCI), contenido relativo de agua (CRA), acumulación de materia seca en follaje (MSH), acumulación de materia seca en tubérculos (MST), número de tubérculos por planta (NTP) y rendimiento por planta (RTO), evaluadas en 115 genotipos de papa criolla

(*Solanum tuberosum* grupo phureja y andigenum) que conforman la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño bajo condiciones de estrés hídrico por déficit de humedad (Tabla 3-2).

Las variables CRA y MST no presentaron diferencias significativas entre los niveles de humedad evaluados. En interacción genotipo por humedad no hay diferencias significativas en la variable MST y MSH y para genotipo todas las variables presentan diferencias significativas. La DF a través de los niveles de humedad evaluados, osciló entre 39 a 118 días, con una media de 74,07 días.

Tabla 3-2. Cuadrados medios del ANDEVA bajo el modelo de diseño en parcelas divididas en 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) y dos niveles de humedad.

FV	G.L.	DF	AP	NT	CCI	MSH	PtH2
Bloque	1	67,55 ns	57,18 ns	0,093 ns	0,070 ns	890,60 ns	0,011 **
Humedad	1	3478,17 **	2693,03 **	20,56 **	184,61 **	21360,56 **	0,007 **
Error a	1	458,32 *	2111,11 *	0,045 ns	2,31 ns	38,53 ns	0,0008 ns
Genotipo	114	854,64 **	1678,30 **	9,20 **	31,67 **	1209,68 **	0,021 **
Genotipo*Humedad	112	147,73**	624,32**	7,33 **	19,04 **	582,48 ns	0,019 **
Error		215/95,37	217/347,42	216/0,41	213/1,38	208/474,89	215/0,00031
Media		74,07	89,76	4,72	9,28	61,03	-0.32
R2		0,85	0,78	0,96	0,95	0,69	0,98
CV (%)		13,18	20,76	13,50	12,68	35,71	5,53

FV	G, L,	PtH10	CRA	MST	NTP	RTO
Bloque	1	0,012 **	3,77 ns	35,86 ns	2,69 ns	0,0000007 ns
Humedad	1	1,06 **	0,66 ns	456,99 ns	1866,77 **	4,51 **
Error a	1	0,0011ns	1,64 ns	51,17 ns	0,69 ns	0,0002 ns
Genotipo	114	0,028 **	336,26 **	139,92 **	91,37 **	0,21 **
Genotipo*Humedad	112	0,030**	313,03 **	140,13 ns	35,48 **	0,07 **

Tabla 3-2. (Continuación)

FV	G, L,	PtH10	CRA	MST	NTP	RTO
Error		215/0,00046	208/2,62	199/112,26	198/2,83	198/0,0003
Media		-0,58	58,83	26,89	9,82	0,40
R ²		0,99	0,99	0,62	0,96	0,99
CV (%)		3,7	2,75	40,93	17,12	4,61

R²=coeficiente de determinación para el modelo del ANDEVA, Error=error agrupado, Error a=error de la interacción Bloque*Humedad, CV=coeficiente de determinación (%), * =diferencias significativas o significancia.

En la tabla 3-3, se presenta una correlación positiva significativa entre las variables AP y DF a través de los dos niveles de humedad CC y DH con valores de correlación de 0,60 y 0,45 respectivamente. En trabajos de caracterización con dos clones de papa, a diferencia de lo encontrado en esta investigación.

Se observó relación entre altura de la planta con vigor de la planta, tamaño de la hoja, tamaño del segundo par de folíolos laterales y anchura en relación con la longitud del segundo par de folíolos laterales, observándose una correlación de 0.90**, 0.62**, 0.65**y 0.61** respectivamente. (Quishpe, 2017)

DF también presenta una correlación negativa con CRA (-0,21) y en RTO (-0,24) para DH, resultados similares se obtuvo en maíz puesto que el rendimiento bajo todos los niveles de estrés hídrico por déficit de humedad fue correlacionado negativamente con el intervalo de floración y el intervalo de floración se incrementó debido a la sequía (Inzunza et al., 2018)

La altura de planta (AP) se encuentra en un rango de 29 a 221 cm, siendo la media 89,8 ± 20,8 cm. En la tabla 3-3, adicional a la correlación con DF, presenta una correlación positiva con las variables PH10 en el nivel de humedad DH (0,33) y con CCI (0,20). Esta relación directa entre AP y CCI, tal como lo afirmado por (Liu et al., 2005) donde muestra que la falta de agua provoca una disminución en el crecimiento de las plantas en condiciones de estrés hídrico a través de una reducción de la fotosíntesis, siendo que la tasa fotosintética en muchos casos también se afecta por el contenido de clorofila (Obidiegwu, Bryan, Jones, & Prashar, 2015). El número de tallo (NT) oscila entre 1 y 20 tallos, con una media de 4,7 ± 13,5. Acorde con la literatura el rendimiento de papa se

puede definir como la suma del número de tallos, tubérculos y tamaño de éstos por planta (Lynch, Kozub, & Kawchuk, 2001), por lo tanto el número de tallos es un factor determinante para la producción debido a que es una variable relacionada con el rendimiento de la planta, y se han encontrado una alta correlación entre esta variable y el número de tubérculos (Porrás-Martínez & Brenes-Angulo, 2015). Sin embargo, Seminario et al, (2017), afirma que “esta variación depende del cultivar, del estado fisiológico del tubérculo semilla al momento de la siembra y de la densidad de plantación” (p. 185). No obstante, en el estudio realizado por Bedogni et al, (2018), “Los genotipos del tratamiento control presentaron significativamente mayor altura que los tratamientos de sequía y con respecto al número de tallos, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos, pero sí las hubo entre los genotipos” (p.73).

Adicionalmente, esta variable presenta una correlación significativa con MSH para déficit de humedad DH (0,24) y con la variable NTP (0,19) (Tabla 3-3). Lo anterior puede deberse a una relación entre crecimiento y desarrollo, por ejemplo, los tallos laterales no se desarrollan cuando hay una escasez de carbohidratos disponibles, en tal caso, el desarrollo es restringido por el crecimiento. Por otro lado, a menos que las condiciones apropiadas se presenten, la formación de tubérculos no se iniciará aun cuando la planta tenga suficientes asimilados disponibles para el crecimiento del tubérculo, caso en el que el crecimiento es restringido por el desarrollo.

Tabla 3-3. Correlaciones significativas de Pearson entre las variables evaluadas DF, AP, PtH10, PtH2, CCI, CRA, MSH, MST, NT, NTP y RTO en 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) y déficit hídrico-DH.

Variables	Humedad	AP	PH10	CCI	CRA	MSH	MST	NTP	RTO
DF	CC	0.60	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	DH	0.45	ns	ns	-0.21	ns	ns	ns	-0.24
NT	CC	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.19
	DH	ns	ns	ns	ns	0.24	ns	0.19	ns
AP	CC	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.18
	DH	1	0.33	0.20	ns	ns	ns	0.22	0.17
PtH2	CC	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	DH	ns	ns	-0.21	0.20	ns	ns	ns	ns
PtH10	CC	ns	1	ns	0.25	ns	ns	ns	ns
	DH	0.33	1	ns	ns	ns	ns	0.32	ns

Tabla 3-3. (Continuación)

Variables	Humedad	AP	PH10	CCI	CRA	MSH	MST	NTP	RTO
CCI	CC	ns	ns	1	ns	-0.26	ns	ns	ns
	DH	0.20	ns	1	ns	-0.28	ns	ns	ns
CRA	CC				1	ns	ns	ns	ns
	DH				1	-0.35	ns	ns	ns
NTP	CC							1	0.61
	DH							1	0.70

Para la variable CCI, los valores se encuentran entre 24,9 y 0,90 con una media de 9,28. Esta variable se encuentra ligada a la relación entre AP en DH (0,20), con PH2 en DH (-0,21) y con MSH en CC (-0,26) y DH (-0,28). Lo cual se debe a que la disminución de la fotosíntesis causada por el estrés hídrico generado por el déficit de humedad reduce el crecimiento de la planta, afectando parámetros como masa seca total y distribución de foto asimilados dentro de las plantas (Chaves, y otros, 2002).

En la variable MSH los datos obtenidos oscilaron entre 100% y 4,02% con una media de $61,03 \pm 35,71\%$. Al respecto, Bedogni et al, (2018), en la evaluación del comportamiento de dos variedades de papa bajo estrés hídrico, determinaron que no hubo efecto del genotipo sobre la variable peso seco de follaje, evaluado a partir de la cosecha de cuatro plantas a los 45, 60, 75 y 90 días con valores que oscilaron de los 175 gr a los 341 gr. Adicionalmente, esta variable además de la correlación mencionada en los párrafos anteriores con CCI, tiene relación positiva con NT en DH con coeficientes de 0,24 y con la variable CRA una correlación negativa en DH con un valor de -0,35.

En las variables Pth2 y Pth10 los valores se encuentran entre (-0,13 a -0,8) y (-0,23 a -0,97) y obtuvieron una media de -0,32 y -0,58 respectivamente. Pth2 presenta una correlación significativa con CRA en DH (0,20) además de la mencionada anteriormente con CCI. Esta correlación puede estar asociada con que la disminución del potencial hídrico foliar como respuesta ante déficit hídrico, aumenta los niveles de ácido (ABA), induciendo al cierre estomático como defensa contra el estrés (Lim, Baek, Jung, Kim, & Lee, 2015).

Para CRA se obtuvo diferencias significativas y presenta una media de $58,83 \pm 2,75$ en un rango entre 189,48 y 19,08%. En un estudio de evaluación agronómica en cultivos de

papa con tolerancia a estrés hídrico realizado en el Ecuador, indican un efecto de la aplicación de agua y del genotipo en esta variable, no obstante, se obtuvieron promedios generales mayores a los obtenidos en esta investigación con porcentajes de $76,49\% \pm 7,67\%$ (Peña et al., 2019).

El contenido relativo de agua (CRA), representa una relación entre el contenido de agua de las hojas y el estado de turgencia, mide de manera indirecta la turgidez o turgencia de la hoja, por lo tanto, es útil para estimar el estado hídrico o el grado de hidratación de la planta. El CRA en las hojas es afectado por las condiciones climáticas, es decir cuando la humedad relativa decrece, se incrementa la demanda evaporativa y el gradiente de vapor de agua de las hojas hacia la atmósfera, no obstante, las plantas con riego óptimo pueden perder la turgencia en el día, pero estas vuelven a la turgencia completa durante la noche, lo cual no ocurre en las plantas sometidas a estrés por sequía. En tal sentido, el contenido relativo de agua permite conocer indirectamente el grado de recuperación de las plantas luego de un período de estrés hídrico (Bedogni et al., 2018; Gabriel et al., 2013; Porco et al., 2011, p.37).

Justificando de ese modo la participación de la variable dentro del índice de selección de esta investigación.

En la variable MST presento un rango entre 222,92gr y 10,2 con una media $26,89 \text{ gr} \pm 40,93$ y no tuvo correlación con otras variables. Mientras que las variables NTP con un rango $9,82 \pm 17,12$ tubérculos y RTO con rango de $0,4 \pm 4,61$ presentaron una correlación positiva entre ellas en los dos niveles de humedad CC (0,61) y DH (0,70) (Tabla 3). Según Seminario et al, (2017) el rendimiento promedio nacional de papa es de 15,25 t/ha lo que indica que algunos de los genotipos evaluados al proyectar la producción por planta (tabla 4) en una hectárea con una densidad de siembra de 16,600 plantas tales como 135, 8, 111 y 141, alcanzan este promedio, por lo tanto, se podrían “considerar para realizar procesos de mejoramiento genético, evaluando su potencial productivo y otras características de importancia agronómica (Márquez, Salomón, & Acosta, 2020). Cuesta et al, (2015), reportan una variedad tolerante a estrés hídrico en el Ecuador con un rendimiento de 0,8 a 1,4 kg/planta, 18 a 36 t/ha y con 15 a 2 tubérculos

por planta, lo cual evidencia el potencial de rendimiento de estos genotipos ante condiciones de estrés hídrico.

En la Tabla 3-4 se presentan los promedios geométricos de las variables que componen el índice de selección (ISp) para los datos obtenidos en el índice capacidad de campo contra déficit de humedad (CCp Vs DH), para las variables días a floración (DF), número de tallos (NT), altura de planta (AP), potencial hídrico (Ψ_h) foliar 2 am (Pth2), potencial hídrico (Ψ_h) foliar 10 am (Pth10), contenido de Clorofila total (CCIt), contenido relativo de agua (CRA), acumulación de materia seca en follaje (MSH), acumulación de materia seca en tubérculos (MST), número de tubérculos por planta (NTP) y rendimiento por planta (RTO) en 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum).

Tabla 3-4. Medias geométricas de las variables que componen el índice de selección (ISp).

<i>GEN</i>	<i>DF</i>	<i>NT</i>	<i>AP</i>	<i>PtH2</i>	<i>PtH10</i>	<i>CCI</i>	<i>CRA</i>	<i>MSH</i>	<i>MST</i>	<i>NTP</i>	<i>RTO</i>	<i>IS-p</i>
135	70,93	4,74	91,15	-0,28	-0,44*	8,36	59,18	69,21	27,85	18,37**	1,27**	3,92
8	54,50	5,03	73,36	-0,25*	-0,56	8,72	61,04	63,82	22,28	16,16*	1,16**	3,13
111	91,55*	0,00	126,12*	-0,39	-0,55	8,09	60,30	40,17	26,71	24,98**	1,09**	3,64
141	70,27	5,71	115,48*	-0,30	-0,43*	5,82	52,50	56,71	26,75	18,56**	0,92**	2,79
125	44,49	6,48*	94,96	-0,22*	-0,54	5,58	74,41*	76,18	24,55	14,75*	0,86**	1,93
65	69,47	3,62	90,36	-0,33	-0,79	7,52	57,48	49,11	25,69	7,14	0,83*	2,97
49	64,95	7,25*	91,65	-0,30	-0,48*	5,95	56,98	70,60	23,24	16,20*	0,80*	2,43
114	71,73	5,11	111,18*	-0,27	-0,60	7,24	54,26	40,43	25,11	10,39	0,74*	2,61
131	80,50	5,21	123,75*	-0,32	-0,57	6,22	57,08	56,69	26,04	14,87*	0,69*	1,32
22	76,02	4,74	73,35	-0,33	-0,67	7,86	66,47	42,34	34,61*	11,43	0,68*	1,79
137	75,33	5,20	125,16*	-0,33	-0,48*	16,09**	66,15	32,06	25,57	22,20**	0,66*	5,57
16	62,75	2,00	91,15	-0,28	-0,76	11,63	66,44	42,79	25,05	4,06	0,61*	1,55
133	75,20	3,24	116,75*	-0,39	-0,53	10,29	55,34	43,99	25,23	10,95	0,61*	3,49
162	81,74	4,32	133,51**	-0,39	-0,50	7,23	62,79	48,32	23,41	14,12*	0,60*	5,96
9	56,72	7,12*	69,12	-0,40	-0,64	7,81	60,17	58,97	24,16	16,73*	0,60	3,07
33	75,87	3,57	90,19	-0,29	-0,47*	6,31	51,07	53,52	29,80	16,31*	0,59	1,83
112	104,03**	6,37*	116,15*	-0,24*	-0,54	8,20	49,48	91,82*	22,76	7,65	0,57	1,49

Tabla 3-4. (Continuación)

<i>GEN</i>	<i>DF</i>	<i>NT</i>	<i>AP</i>	<i>PtH2</i>	<i>PtH10</i>	<i>CCI</i>	<i>CRA</i>	<i>MSH</i>	<i>MST</i>	<i>NTP</i>	<i>RTO</i>	<i>IS-p</i>
4	48,71	5,25	66,93	-0,38	-0,45	9,48	66,77	59,24	18,17	11,78	0,55	4,84
132	80,50	5,20	116,87*	-0,41	-0,60	12,29*	60,56	69,43	24,65	11,94	0,53	3,10
35	70,50	4,33	81,04	-0,27	-0,52	9,55	57,37	66,84	32,55*	10,39	0,52	2,59
11	61,24	6,24*	82,96	-0,32	-0,59	8,18	51,88	28,11	23,77	12,25	0,50	2,63
113	89,20*	5,73	114,60*	-0,36	-0,46*	8,39	46,22	72,71	29,21	15,99*	0,49	1,96
42	66,38	4,37	73,05	-0,51	-0,50	11,60	59,35	59,45	27,86	15,20*	0,48	1,46
124	79,11	5,70	128,04*	-0,30	-0,50	12,15*	66,62	41,73	21,02	14,58*	0,46	2,74
23	54,20	5,57	59,04	-0,23*	-0,70	8,29	54,27	73,98	28,08	7,19	0,46	2,92
148	78,00	3,21	81,62	-0,37	-0,63	4,76	55,71	63,90	25,64	7,25	0,46	3,69
168	68,99	3,35	103,40	-0,47	-0,58	8,77	57,17	46,12	31,54*	12,02	0,45	3,66
52	71,39	5,27	64,18	-0,23*	-0,46*	10,88	53,53	76,12	24,37	10,22	0,43	5,55
18	58,63	2,60	87,00	-0,22*	-0,64	6,65	58,26	35,62	23,87	4,18	0,42	2,53
157	67,04	3,37	74,93	-0,31	-0,48*	5,16	49,97	84,08*	19,89	5,29	0,42	2,24
116	65,21	3,89	59,50	-0,30	-0,75	6,32	56,11	81,51*	27,38	12,85	0,42	3,10
126	79,24	4,22	103,74	-0,23*	-0,71	5,59	52,58	74,60	29,14	8,15	0,42	3,21
39	60,47	4,69	82,14	-0,25*	-0,54	7,89	47,94	54,46	20,98	9,49	0,41	3,64
17	66,11	5,57	68,07	-0,44	-0,45*	6,44	105,98**	83,56*	16,71	19,08**	0,40	3,60
127	88,59*	5,23	101,52	-0,30	-0,60	6,70	41,32	82,67*	22,47	8,94	0,40	1,22
34	58,60	4,90	63,49	-0,26	-0,67	12,80*	58,47	33,25	17,58	6,75	0,38	5,38
139	94,30*	5,12	93,23	-0,36	-0,71	11,72	61,66	35,68	30,91	13,04	0,38	5,79
170	62,62	5,92	95,74	-0,30	-0,53	6,73	61,93	65,61	24,70	11,02	0,38	1,33
28	62,86	4,97	71,09	-0,26	-0,46*	13,76*	65,77	49,82	24,85	11,11	0,38	3,52

Tabla 3-4. (Continuación)

<i>GEN</i>	<i>DF</i>	<i>NT</i>	<i>AP</i>	<i>PtH2</i>	<i>PtH10</i>	<i>CCI</i>	<i>CRA</i>	<i>MSH</i>	<i>MST</i>	<i>NTP</i>	<i>RTO</i>	<i>IS-p</i>
13	63,74	4,91	69,61	-0,30	-0,52	5,67	55,93	73,17	26,05	16,93*	0,38	1,78
153	115,00**	4,02	118,92*	-0,26	-0,61	11,42	53,42	43,16	28,43	3,08	0,38	0,98
14	66,38	3,32	63,49	-0,27	-0,63	7,74	59,46	63,71	22,23	6,52	0,37	3,96
48	73,47	3,12	95,93	-0,26	-0,66	13,12*	56,89	41,29	25,30	2,65	0,36	3,39
155	65,12	5,34	115,03*	-0,27	-0,46*	7,18	64,43	67,77	32,42*	7,21	0,36	8,16
136	87,21	3,72	130,76**	-0,23*	-0,59	9,51	68,04	38,76	24,42	15,73*	0,35	1,65
44	55,24	4,82	76,34	-0,32	-0,59	12,50*	59,56	78,60*	24,36	8,12	0,35	3,54
32	63,25	3,24	70,81	-0,32	-0,59	6,36	54,84	69,96	30,01	15,81*	0,34	2,07
59	68,03	6,12*	95,82	-0,32	-0,49*	7,92	60,74	54,53	25,92	11,46	0,34	4,28
145	86,25	5,39	92,96	-0,37	-0,46*	12,62*	54,21	69,78	59,06**	5,92	0,34	3,64
46	62,75	6,93*	59,58	-0,30	-0,53	9,71	67,75	56,22	23,95	11,22	0,33	1,79
164	60,72	2,55	95,94	-0,24*	-0,57	4,22	59,35	34,92	17,77	3,35	0,32	7,18
163	66,14	3,37	89,70	-0,33	-0,53	7,01	52,94	64,50	24,93	4,33	0,32	4,31
45	69,44	4,83	77,93	-0,31	-0,59	6,92	54,60	50,97	22,38	11,84	0,31	3,60
29	58,36	4,15	71,00	-0,27	-0,54	6,77	59,98	70,79	38,06**	6,42	0,30	4,74
24	77,62	3,00	93,15	-0,42	-0,53	10,35	49,99	18,55	29,39	9,13	0,29	1,48
7	58,36	5,70	94,76	-0,22*	-0,59	7,64	63,57	94,60*	28,71	7,42	0,29	4,06
161	80,50	3,97	101,04	-0,37	-0,42*	16,62**	56,95	35,89	32,64*	8,08	0,29	2,97
57	74,29	4,50	98,81	-0,26	-0,65	12,26*	58,87	65,57	21,77	9,38	0,28	3,25
5	64,97	3,45	75,26	-0,40	-0,74	11,73	63,05	52,03	18,36	7,12	0,28	4,83
130	80,50	5,30	109,84	-0,42	-0,63	10,19	55,92	57,03	20,06	9,08	0,28	2,10
12	75,33	5,23	75,85	-0,30	-0,58	7,08	55,96	39,66	25,33	8,08	0,28	5,08

Tabla 3-4. (Continuación)

<i>GEN</i>	<i>DF</i>	<i>NT</i>	<i>AP</i>	<i>PtH2</i>	<i>PtH10</i>	<i>CCI</i>	<i>CRA</i>	<i>MSH</i>	<i>MST</i>	<i>NTP</i>	<i>RTO</i>	<i>IS-p</i>
21	64,22	4,18	88,11	-0,29	-0,58	10,32	59,11	50,01	24,14	6,06	0,28	13,93
2	60,52	4,08	90,80	-0,32	-0,55	10,97	60,74	60,50	21,93	6,12	0,27	10,28
31	58,39	7,38*	54,56	-0,28	-0,42*	7,90	59,29	67,77	25,59	11,62	0,27	3,48
138	88,46*	4,72	90,99	-0,32	-0,62	10,14	55,80	19,40	28,69	7,66	0,26	3,16
54	54,42	4,00	79,99	-0,44	-0,62	8,22	0,00	52,43	34,22*	11,49	0,26	1,67
173	95,98*	6,00	68,23	-0,28	-0,54	14,16*	53,93	84,11*	24,44	5,66	0,26	2,44
1	67,56	7,48**	65,97	-0,25*	-0,59	7,13	62,02	58,16	23,67	6,48	0,25	2,79
6	66,38	6,11*	58,08	-0,30	-0,63	10,29	57,73	52,81	27,73	5,74	0,23	3,07
172	104,87**	7,50**	110,01*	-0,57	-0,61	6,91	58,09	88,86*	21,74	12,20	0,23	10,90
30	64,47	4,58	65,32	-0,30	-0,48*	11,22	66,85	26,57	22,60	4,36	0,22	10,85
47	65,08	2,49	65,91	-0,29	-0,61	5,55	60,11	82,46*	25,61	3,61	0,22	2,82
143	103,21**	6,17*	118,98*	-0,25*	-0,62	9,24	60,93	79,91*	16,30	4,13	0,22	1,57
175	112,47**	6,01	118,99*	-0,30	-0,63	6,38	65,58	93,88*	26,87	9,87	0,20	3,16
152	80,50	4,72	102,13	-0,25*	-0,49*	8,79	70,02*	32,27	23,45	8,06	0,20	4,46
154	80,50	2,24	109,50	-0,29	-0,56	10,43	49,56	65,38	22,06	8,12	0,20	1,84
123	67,04	2,29	67,04	-0,26	-0,62	1,16	65,97	72,90	27,73	3,87	0,19	5,29
146	103,05**	2,52	92,61	-0,31	-0,57	8,36	54,07	76,31	27,06	3,99	0,19	1,11
160	71,86	5,12	85,95	-0,43	-0,48*	11,39	61,74	52,46	34,94*	6,48	0,19	1,68
166	80,50	6,12*	112,37*	-0,40	-0,64	7,28	50,39	26,66	28,98	6,20	0,19	3,21
58	67,26	4,18	61,36	-0,36	-0,57	5,23	63,75	78,26*	26,10	5,29	0,18	5,35
129	80,50	3,49	121,12*	-0,24*	-0,53	15,16**	68,48	50,86	30,94	4,36	0,18	12,20
3	62,50	4,94	71,50	-0,25*	-0,57	10,74	63,21	41,28	29,22	7,83	0,18	3,61

Tabla 3-4. (Continuación)

<i>GEN</i>	<i>DF</i>	<i>NT</i>	<i>AP</i>	<i>PtH2</i>	<i>PtH10</i>	<i>CCI</i>	<i>CRA</i>	<i>MSH</i>	<i>MST</i>	<i>NTP</i>	<i>RTO</i>	<i>IS-p</i>
19	71,32	4,97	67,46	-0,31	-0,49*	8,92	64,60	56,81	19,10	7,75	0,18	2,03
36	64,22	4,90	74,39	-0,30	-0,56	10,40	56,61	84,63*	19,41	6,32	0,18	2,71
62	65,09	3,45	82,97	-0,25*	-0,56	10,27	59,70	36,76	18,77	6,20	0,17	0,86
151	77,25	4,23	92,23	-0,32	-0,54	14,07*	47,71	52,40	25,05	5,20	0,17	2,95
51	75,33	4,00	63,43	-0,27	-0,75	7,74	47,65	56,34	24,59	6,24	0,16	4,21
115	75,20	3,46	71,84	-0,41	-0,63	8,12	59,49	76,49	23,00	3,74	0,16	2,06
66	56,32	5,12	62,49	-0,32	-0,70	9,30	52,03	77,77	26,47	7,25	0,16	9,32
20	61,99	2,65	71,49	-0,28	-0,47*	10,02	57,24	74,88	13,82	7,42	0,16	21,76
158	78,00	4,29	103,71	-0,31	-0,60	10,16	57,61	33,78	25,05	5,48	0,16	3,26
37	70,07	4,07	79,28	-0,34	-0,47*	8,19	52,68	78,22*	25,73	5,84	0,15	22,31
61	62,62	3,97	62,44	-0,26	-0,65	6,54	67,39	66,22	27,19	3,16	0,15	5,88
120	112,23**	3,24	94,23	-0,31	-0,60	7,21	49,61	76,45	25,02	4,58	0,15	1,94
150	110,50**	4,42	108,79	-0,31	-0,66	13,21*	0,00	88,44*	24,54	6,18	0,15	8,74
64	56,71	3,82	60,75	-0,35	-0,61	11,67	0,00	87,60*	23,61	3,67	0,13	1,13
142	81,12	4,95	127,74*	-0,41	-0,57	12,44*	55,42	39,04	20,02	5,61	0,13	3,02
60	67,55	7,29*	78,25	-0,33	-0,66	12,25*	60,90	32,34	23,30	6,29	0,11	3,72
40	61,21	9,10**	67,42	-0,25*	-0,61	8,71	53,17	95,00*	27,87	5,10	0,11	19,20
147	93,05*	2,74	97,56	-0,30	-0,60	7,35	63,73	47,34	23,61	4,24	0,08	1,18
159	78,00	4,86	86,50	-0,30	-0,78	6,62	28,62	76,17	24,33	6,63	0,07	9,15
167	94,10*	4,24	119,75*	-0,31	-0,49*	12,27*	64,58	44,33	24,46	4,77	0,05	5,31
165	90,93*	1,87	118,43*	-0,51	-0,51	10,96	63,61	49,24	0,00	0,00	0,00	0,32
μ	73,40	4,61	89,12	-0,32	-0,57	9,05	56,89	59,23	25,24	8,98	0,36	-

Tabla 3-4. (Continuación)

GEN	DF	NT	AP	PtH2	PtH10	CCI	CRA	MSH	MST	NTP	RTO	IS-p
σ	14,58	1,43	20,81	-0,07	-0,08	2,74	12,70	18,56	5,87	4,66	0,23	-
$\mu + \sigma$	87,97	6,04	109,93	-0,25	-0,49	11,79	69,59	77,79	31,11	13,64	0,60	-
$\mu + 2\sigma$	102,55	7,47	130,74	-0,18	-0,41	14,54	82,29	96,34	36,98	18,30	0,83	-
μ 20MGS	71,29	4,73	99,91	-0,24	-0,52	8,51	59,79	56,61	25,71	13,95	0,74	-

μ_g = media general de los 115 genotipos; σ_g = desviación estándar de los 115 genotipos; μ 20MGS = media de los 20 mejores genotipos seleccionados; * =diferencias significativas; ** =diferencias altamente significativas. Días a floración (DF), número de tallos (NT), Altura de planta (AP), potencial hídrico (Ψ_h) foliar 2 am (PtH2), potencial hídrico (Ψ_h) foliar 10 am (PtH10), contenido de Clorofila total (CCI), contenido relativo de agua (CRA), acumulación de materia seca en follaje (MSH), acumulación de materia seca en tubérculos (MST), número de tubérculos por planta (NTP) y rendimiento por planta (RTO) en 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) bajo la interacción en el índice Capacidad de campo contra Déficit de Humedad (CCp Vs DH).

En la variable días a floración (DF) se obtuvo diferencias altamente significativa con los valores más altos en los genotipos 112 (104,03 días**), 120 (112,23 días**), 143 (103,21 días**), 146 (103,05 días**), 150 (110,50 días**), 153 (115,00 días**) y 172 (104,87 días**) con un promedio de 107,56 días superando al valor promedio de los 115 genotipos evaluados (73,40 días) bajo esta condición de estrés hídrico, mientras que con los 20 genotipos seleccionados se obtuvo un promedio de 71,29 días (Tabla 3-4). Peña et al., (2019), reportan diferencias altamente significativas para genotipos evaluados a estrés hídrico, con un promedio general de 70 días y un coeficiente de variación de 8,9%, valor inferior a los obtenidos en esta investigación.

Para a variable altura de planta (AP) los genotipos 136 (130.76 cm**) y 162 (133.51 cm**) obtuvieron los mayores promedios; con relación a los 115 genotipos se obtuvo un promedio de 89,12 cm, mientras que los 20 seleccionados obtuvieron una media de 99,91 cm (Tabla 3-4). De Carpio (2018), al evaluar el efecto del estrés hídrico en la fenología de tuberización de trece variedades de papa, obtuvo alturas a los 20 días después de la emergencia valores desde 4,27 cm hasta 78,73 cm, siendo la mayor altura de correspondiente a la variedad Única.

En la variable número de tallos (NT) fueron los genotipos 1, 40 y 172 aquellos que obtuvieron los mayores promedios con valores de 7.48** tallos, 9.10** tallos y 7.50** tallos respectivamente, con un promedio de 8,03 tallos, superando a la media general de los 115 genotipos (4,61 tallos) y a la media de los 20 mejores genotipos seleccionados (4,73 tallos; Tabla 3-4). Al respecto, Bedogni et al. (2009), reportan en la evaluación del comportamiento de variedades nativas y especies silvestres de papa sometidas a estrés hídrico en relación al número de tallos, se informó que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de estrés evaluados, pero sí se observaron diferencias entre los genotipos. Resultados similares se reportan por Rodríguez (Rodríguez, 2015), "La caracterización de la respuesta fisiológica de estrés de tres variedades de papa bajo condiciones de estrés hídrico por déficit" (p.98). Obtuvo diferencias significativas entre las variedades evaluadas, con valores de 3 a 4,67 tallos principales, pero no por efecto del estado hídrico. No obstante, otras investigaciones mencionan que el estrés por sequía reduce el número de tallos (Lahlou, Ouattar, & Ledent, 2003).

Para potencial hídrico foliar evaluado a las 2 am (PtH2) los genotipos 4 (-0.38 bares**), 5 (-0.40 bares**), 9 (-0.40 bares**), 17 (-0.44 bares**), 24 (-0.42 bares**), 42 (-0.51 bares**), 54 (-0.44 bares**), 111 (-0.39 bares**), 115 (-0.41 bares**), 130 (-0.42 bares**), 132 (-0.41 bares**), 133 (-0.39 bares**), 142 (-0.41 bares**), 160 (-0.43 bares**), 162 (-0.39 bares**), 165 (-0.51 bares**), 166 (-0.40 bares**), 168 (-0.47 bares**) y 172 (-0.57 bares**) obtuvieron los valores más alto de potencial hídrico a las 2 am, con una media de -0,43 bares superando al -0,32 bares de los 115 genotipos evaluados y de los 20 mejores genotipos seleccionados (Tabla 3-4).

Para la variable PtH10 los genotipos 5 (-0,74 bares**), 16 (-0,76 bares**), 51 (-0,75 bares**), 65 (-0,79 bares**), 116 (-0,75 bares**) y 159 (-0,78 bares**) obtuvieron los valores más alto de potencial hídrico a las 10 am, con una media de -0,76 bares, superando al -0,57 bares de los 115 genotipos y al -0,56 bares de los 20 seleccionados (Tabla 3-4).

Evaluaciones realizadas por Rivadeneira et al. (2020), en Ecuador con 39 genotipos bajo condiciones de invernadero, mostraron que los genotipos bajo condiciones de estrés hídrico se observó un rango de valores del potencial hídrico foliar que osciló entre -6,8 y -16 bares, con un valor medio general de -10,05 bares, este patrón se debe a la escasez de agua en el suelo, lo que dificulta la absorción de agua por parte de la planta y requiere un mayor esfuerzo en la absorción y transporte de agua. Adicionalmente, los seis genotipos que obtuvieron la mejor respuesta estuvieron en un rango de -6.8 a -8 bares, lo cual es menor a lo obtenido en esta investigación.

Además, según lo informado por Rodríguez (2015), se llevó a cabo la evaluación de la respuesta fisiológica de tres tipos de papa a condiciones de estrés por déficit hídrico, reporta potenciales hídricos bajo condiciones de déficit de -2,0Mpa con una posterior recuperación bajo condiciones de rehidratación.

En CCIt los genotipos 129 (15.16 mg**), 137 (16.09 mg**) y 161 (16.62 mg**) obtuvieron los valores más altos de contenido de clorofila total, con una media de 15,96 mg, superando al 9,05 mg de los 115 genotipos y el 8,51 mg obtenido por los 20 genotipos seleccionados (Tabla 3-4). Díaz (2016), en la evaluación de la tolerancia a estrés hídrico en genotipos de papa criolla evaluado con métodos no destructivos, encontró que los

regímenes de aportes hídricos no generaron efectos significativos sobre el contenido de clorofila total, con un valor medio en déficit hídrico de $28,3 \mu\text{mcm}^{-2}$.

El valor más alto de contenido relativo de agua (CRA) se obtuvo con el genotipo 17 ($105,98\%^{**}$), la media de los 115 genotipos estuvo en $56,89\% \pm 12,70\%$ y la media de los 20 genotipos seleccionados estuvo en $59,79\%$ (Tabla 3-4). En muchos casos, el contenido de agua relativo se considera un criterio fisiológico importante para seleccionar plantas tolerantes a la sequía (Gabriel et al., 2013; Morales et al., 2016). Gabriel et al. (2013), analizó el contenido relativo de agua en hojas de seis variedades de papa, observando que cuando el suelo presentaba una alta humedad, la variación del contenido relativo de agua en las hojas era leve. Sin embargo, cuando la humedad del suelo disminuía considerablemente, se evidenciaban mayores diferencias en el contenido relativo de agua en las hojas. Algunas investigaciones indican que existen variaciones en el contenido relativo de agua en las hojas entre distintas variedades, incluso en condiciones de alto potencial de agua en el suelo. (Gabriel, Veramendi, Angulo, & Magne, 2013)

Para MSH los genotipos 7 ($94,60 \text{ gr}^*$), 17 ($83,56 \text{ gr}^*$), 36 ($84,63 \text{ gr}^*$), 37 ($78,22 \text{ gr}^*$), 40 ($95,00 \text{ gr}^*$), 44 ($78,60 \text{ gr}^*$), 47 ($82,46 \text{ gr}^*$), 58 ($78,26 \text{ gr}^*$), 64 ($87,60 \text{ gr}^*$), 112 ($91,82 \text{ gr}^*$), 116 ($81,51 \text{ gr}^*$), 127 ($82,67 \text{ gr}^*$), 143 ($79,91 \text{ gr}^*$), 150 ($88,44 \text{ gr}^*$), 157 ($84,08 \text{ gr}^*$), 172 ($88,86 \text{ gr}^*$), 173 ($84,11 \text{ gr}^*$) y 175 ($93,88 \text{ gr}^*$) obtuvieron los valores más alto en acumulación de materia seca en follaje, los 115 genotipos evaluados obtuvieron una media de $59,23 \text{ gr} \pm 18,56 \text{ gr}$, mientras que los 20 genotipos seleccionados obtuvieron un promedio de $56,91 \text{ gr}$ (Tabla 3-4).

En MST los genotipos 29 ($38,06\%^{**}$) y 145 ($59,06\%^{**}$) obtuvieron los valores más altos en acumulación de materia seca en tubérculos, la totalidad de los genotipos evaluados obtuvo una media de $25,24\% \pm 5,87\%$, mientras que la media de los 20 genotipos seleccionados fue de $25,71\%$ (Tabla 3-4).

Cuesta et al. (2015), en cuanto al rendimiento relativo de biomasa evaluado en genotipos superiores con tolerancia a estrés hídrico reportan valores entre el $82,6\%$ y el $97,1\%$, con pesos secos entre $29,8 \text{ gr}$ y $22,6 \text{ gr}$, los cuales son superiores a los obtenidos en esta investigación.

Para NTP los genotipos 17 (19,08 tubérculos**), 111 (24,98 tubérculos**), 135 (18,37 tubérculos**), 137 (22,20 tubérculos**) y 141 (18,56 tubérculos**) obtuvieron los valores más altos en número de tubérculos por planta, con una media de 8,98 tubérculos \pm 4,66 tubérculos, mientras que los 20 genotipos seleccionados obtuvieron un promedio de 13,95 tubérculos (Tabla 3-4). Rivadeneira et al, (2020), obtuvieron diferencias significativas e la evaluación del número de tubérculos para déficit hídrico, genotipos y para la interacción genotipos por déficit hídrico. Para genotipos, estableció 8 rangos de significancia estadística, ocupando los primeros rangos aquellos genotipos con más de 10 tubérculos y el menor rango los 3 tubérculos por planta. En relación a la influencia de la deficiencia hídrica en la interacción genotipos, se encontraron 10 rangos estadísticamente significativos, correspondiendo el primer rango a las variedades con 15 tubérculos por planta y el último rango a aquellas con 2 tubérculos por planta. A pesar de esto, la mayoría de los genotipos analizados mostraron una disminución en el número de tubérculos por planta debido al déficit hídrico.

En la tabla 3-4 se observa los promedios de las variables que componen el índice de selección (ISp) de CC Vs DH para RTO, en esta variable los genotipos 8 (1.16 kg**), 111 (1.09 kg**), 125 (0.86 kg**), 135 (1.27 kg**) y 141 (0.92 kg**) obtuvieron los valores más altos de rendimiento por planta, la media de los 115 genotipos evaluados fue de 0,36 \pm 0,23 Kg/planta, de la fracción de los 20 genotipos seleccionados para RTO se obtiene una media 0.74 Kg/planta, se calculó un diferencial de selección de 0,38 Kg, lo cual indica una ganancia en el rendimiento. Bedogni et al. (2018), reporta en variedades evaluadas bajo condiciones de estrés hídrico por déficit de humedad, reducciones en el rendimiento entre un 48 y 57%, sin embargo, hay diferencias significativas entre variedades con comportamiento superior de una a otra de 15% en rendimiento total y 27% en el rendimiento comercial, lo cual lo atribuye posiblemente, a una afectación del estrés hídrico en la etapa final del llenado de los tubérculos.

Por otra parte, Corrales, (2019), clasifica tres niveles de rendimientos de papa en 27 genotipos de papa después de ser sometidos a estrés por sequía, como genotipos con promedios bajos de producción con rangos entre 0 y 0,15 kg, genotipos con producción intermedia en rangos entre 0,15 y 0,3 kg y los genotipos de producción alta cuyos rendimientos superaron los 0,3 kg. Valores que se encuentran por de debajo de los obtenidos en esta investigación.

3.2.2 Análisis de varianza segunda fase (ANDEVA)

En la Tabla 3-5 se presentan los cuadrados medios del ANDEVA, para las variables días a emergencia (DAE), índice de concentración de clorofila durante el estrés (CCle), índice de concentración de clorofila durante el último día de estrés (CClfes), potencial hídrico (Ψ_h) foliar antes del estrés a las 9 am (PtH9), potencial hídrico (Ψ_h) foliar durante el estrés a las 9 am (PtHd9), potencial hídrico (Ψ_h) foliar el último día de estrés a las 9 am (PtHf9), conductancia estomática antes del estrés (CEae), conductancia estomática durante el estrés (CEs), área foliar antes del estrés (AFea), área foliar después del estrés (Afd), materia seca de hoja (MSH), contenido relativo de agua el último día de estrés (CRA final), índice de concentración de clorofila después el estrés (CCld), potencial hídrico (Ψ_h) foliar durante el estrés a las 2 am (PtHd2), conductancia estomática después del estrés (CEd), daño por conductividad eléctrica (DCECon), materia seca total (MSt), materia seca de tubérculo (MSTu), índice de cosecha (IC), número de estolones por planta (NEs), peso de tubérculo (Ptub), número de tubérculos por planta (NTuPP), peso promedio de tubérculo (Ptub), rendimiento (PTuPP) y peso promedio de tubérculo (Ptub), evaluadas en 20 genotipos seleccionados de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y andigenum) bajo condiciones de estrés hídrico por déficit de humedad (Tabla 3-5).

La variable DAE fue la única variable que no presentó diferencias significativas entre los niveles de humedad evaluados; mientras que genotipo y la interacción genotipo por humedad presentó diferencias significativas en todas las variables. Resultados similares obtuvo Peña et al., (2019), en la evaluación de emergencia a los cuarenta y cinco días con seis genotipos en estrés hídrico por déficit. La DAE a través de los niveles de humedad evaluados, osciló entre 10 a 60 días, con una media de 22,9 días (Tabla 3-5).

Tabla 3-5. Cuadrados medios del ANDEVA bajo el modelo de diseño en parcelas divididas en 20 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) seleccionados y dos factores genotipos y niveles de humedad.

FV	G.L.	DAE	CCle	CCIfes	PtH9	PtHdu9	PtHf9	CE	CEe	AF	Afd	MSH	CRAfi nal
Bloque	2	119,98ns	109,5ns	182,1ns	0,058**	0,346*	0,172**	163509,4*	28571,2ns	7,7ns	4,31ns	2,3ns	196,1ns
Humedad	2	136,40ns	928,1**	1636,69**	0,120**	0,231**	0,173**	1130710,5**	14176999,4**	67,8**	255,42**	68,2**	8773,3**
Error a	4	31,28ns	37,9ns	326,9ns	0,054**	0,106**	0,084**	36711,3ns	139350,6ns	5,6ns	14,22ns	8,6ns	573,2ns
Genotipo	19	14371,7**	3256,0**	5699,9**	0,743**	0,512**	0,341**	7832335,2**	11579787,3**	1516,2**	3662,20**	500,4*	5634,6**
Genotipo* Humedad	38	1540,8*	1833,2*	3791,7**	0,267**	0,291*	0,388*	3514626,6**	29594654,5**	2194,6**	1425,53**	164,7*	6467,5**
Error		111/2740,8	111/3363,6	111/4009,9	111/0,34	111/0,50	111/0,69	111/2040907,3	111/1993052,6	111/147,5	111/491,8	111/111,7	111/6684,6
Media		22,9	22,3	20,1	-0.3	-0.3	-0.3	623.4	465.1	6,2	8.2	11.8	55,6
R ²		0,8	0,6	0,7	0,8	0,7	0,6	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0,8
CV(%)		21,7	24,6	29,8	-19.3	-23.6	-28.6	21.7	28.8	18.6	25.7	8.5	13,9

Tabla 3-5. (Continuación)

FV	G.L.	CCld	thdes	CEd	DCE	MSt	MSTu	IC	Nes	Ptu	NTuP P	PTuP P	Ptub
Bloque	2	131,4ns	0058r	23441,8ns	1,9ns	5,4ns	85,3ns	252,03ns	68,8ns	3339,8 ns	111,1*	1551,2 ns	7,5ns
Humedad	2	779,3**	0142*	1793678**	1976,1**	122,8**	3566**	37180,6**	7343**	21273 41**	6192,2 **	31495 33**	11353* *
Error a	4	315,5**	0099r	22366ns	9,2ns	32,5ns	47,7ns	109,1ns	53,3ns	4844,0 1ns	43,6ns	1505,5 **	18,8ns
Genotipo	19	402,4*	2153*	1939073**	231,05**	376,7**	3112**	36242,1**	5696**	14629 95**	5239,3 **	16004 96**	5988**
Genotipo*	38	767,6*	0,079*	4782745**	305,3**	734,7**	2074**	18409,4**	6591**	14127 99**	5731,7 **	17386 24**	3155**
Error		111/34209/0,109/64887		109/147,9	110/635,82	109/284	109/8095	110/235 1	110/12 6352	110/19 50	110/16 7185	110/93 4	
Media		22,8	-0.17	289	4,74	12.25	13,69	25.85	15.6	140.8	13.59	163.68	10.75
R ²		0.76	0,89	0.93	0,94	0.67	0,75	0.92	0.89	0.96	0.9	0.97	0.96
CV(%)		24,6	-21.57	26.69	24,6	19.62	30,29	29.34	29.64	30.83	30.98	23.82	27.1

R²=coeficiente de determinación para el modelo del ANDEVA, Error=error agrupado, Error a=error de la interacción Bloque*Humedad, CV=coeficiente de determinación (%), * =diferencias significativas o significancia.

Además, DAE presenta una correlación negativa con PtH9 para los dos tratamientos (DH=-0,58 y CC=-0,36), con PtHf9 en CC (-0,58), con PtHdes2 en DH (-0,39) y en CC (-0,62). Con las variables AF y Afd se obtuvo correlación para los niveles DH (0,37 y 0,39, respectivamente) y CC (0,29 y 0,39 respectivamente). En CRAfinal hubo correlación en DH (0,47) y CC (0,33). En la Variable MSt se correlaciono en DH (0,30). Para IC se obtuvo una correlación negativa en DH (-0,28), en NEs también hay una correlación inversa a capacidad de campo (CCp =-0,49) en el mismo nivel de humedad también se correlaciono de manera inversa con la variable NTuPP con un valor de -0,46; y con DCE se correlaciono positivamente en el nivel de humedad DH (0,33). Peña et al., (2019), determinaron en la evaluación de seis genotipos con tolerancia a estrés hídrico que aún bajo sequías relativamente severas, la capacidad fotosintética del mesófilo de la lámina foliar es resistente a reducciones, y solamente se produce una disminución significativa en las tasas de fotosíntesis cuando se pierde más del 40% del contenido de clorofila debido a la sequía. Esto, a su vez, puede afectar negativamente el proceso fotosintético y reducir la fijación de carbono, además de que en plantas que no han iniciado su fase más sensible a estrés y cuando el estrés hídrico es de corta duración la mayoría de las células se recuperan.

Para la variable CCle, los valores se encuentran entre 38,1 mg*m⁻² y 10 mg*m⁻² con una media de 22,3 ± 24,6 mg*m⁻² (Tabla 5). Esta variable se encuentra ligada a la relación entre CCIfes en los dos tratamientos DH (0,39) y CC (0,34), al igual que en la variable CCId (DH=0,33 y CC=0,48) y en CRAfinal (DH=0,34 y CC=0,42). Con PtH9 obtuvo una relación inversa en DH (-0,28). En el nivel de humedad DH estuvo correlacionada con la variable PtHdes2 (-0,31; tabla 6).

Los valores obtenidos para CCIfes se encontraron entre 39 mg*m⁻² y 3.9 mg*m⁻² con una media de 20,1 ± 29,8 mg*m⁻² (Tabla 5). Esta variable obtuvo una correlación para los dos niveles de humedad con CCId (DH=0.54 y CC=0.46) y con MSt (DH= 0.34 y CC=-0.35), con las variables PtH9 obtuvo correlación inversa en DH (-0, 59), al igual que en PtHdes2 (DH=-0,45), mientras que con Afd estuvo correlacionada positivamente (0,31), al igual que con CRAfinal (0,74), DCE (0,30) y negativa con IC (-0,46).

Los valores obtenidos para CCId se encontraron entre 37.0 mg*m⁻² y 5.0 mg*m⁻² con una media de 24,55 mg*m⁻² (Tabla 3-5). Esta variable obtuvo una correlación inversa

con Pth9 en DH=-0.54, de igual forma para los dos niveles de humedad con Pthdes2 (CC=-0.31 y DH=-0,52) y con IC (CC=-0.28 y DH=-0,35), mientras que con NEs también fue inversa en CC (-0,35), al igual que con NTuPP (CC=-0,33). Con la variable MSt obtuvo correlación inversa en CC (-0, 41) y directa en DH (0,39). Con CRAfinal se correlaciono en DH (0,45).

Con relación a las tres anteriores variables Peña et al., (2019), obtuvo según el análisis de varianza, antes del déficit un promedio general de $46,04 \pm 3,88$ spad, en déficit $48, 43 \pm 4,93$ spad y en recuperación un promedio de $47,13 \pm 3,34$ spad en contenido de clorofila.

Además, Ortega et al, (2020), determino en su estudio de selección de cultivares de papa resistentes a sequía y heladas en Bolivia, que existe una correlación negativa y altamente asociada por la severidad del estrés hídrico, por lo tanto, entre menor fuese la severidad del estrés hídrico, mayores valores de contenido de clorofila debieron haberse presentado en la planta. Lo cual se asemeja con alguna de las relaciones encontradas en esta investigación tales como las relaciones inversas CCle con Pth9, puesto que entre mayor clorofila mayor capacidad de retención de agua tiene la planta, al igual que las relaciones obtenidas en CCIfes y CCId.

Los datos obtenidos con Pth9 estuvieron entre -0.2 y -0.5 bar, con un promedio de -0,3 bar. Los valores de potencial hídrico foliar para los genotipos evaluados en esta investigación fueron mayores a los reportados para el cultivo de papa en el punto de marchitez permanente (-2.0 MPa) (Rodríguez, 2015). Esta variable estuvo correlacionada directamente para los dos niveles de humedad con IC (DH = 0.57 y CC = 0.27) e indirectamente con AF (DH=-0,34 y CC=-0,33). Con la variable Pthdes2 estuvo correlacionada en DH (0,33), en el mismo nivel de humedad se correlaciono con CE (0,27). Con relación a CE en muchas plantas, la disminución del potencial hídrico foliar bajo condiciones de estrés por sequía está relacionado con la regulación de la pérdida de agua a través de la reducción de la conductancia estomática (Osakabe et al., 2014). Con MRTu estuvo correlacionada en DH (0,43) y de manera inversa con Afd (DH = -0,49). En los niveles DH se correlaciono inversamente con MSH (-0,27), CRAfinal (-0,59) y MSt (-0,33; Tabla 3-6).

Para la variable Pthdu9, los valores se encuentran entre -0.1 bar y -0.4 bar con una media de -0,3 bar. Esta variable se encuentra ligada a la relación entre Pthdes2 en CC (0,39), con CEe en DH (0,34), con AF obtuvo una correlación negativa en DH (-0,43), en la variable MSTu se correlaciono en los dos niveles de humedad (DH=0,39 y CC=-0,27) y en IC estuvo correlacionada en DH (0,34; Tabla 3-6). Para la relación con CEe, Rodriguez et al. (2015 y 2016), reporta una correlación significativa entre el potencial hídrico foliar y la conductancia estomática, lo que muestra que el déficit hídrico redujo la fotosíntesis neta, por cierre estomático para evitar la pérdida de agua por transpiración. Además, Rivadeneira et al., (2020), mencionan una correlación positiva entre el potencial hídrico con déficit hídrico con el rendimiento de la planta, algo similar a lo obtenido con IC para esta investigación.

En las variables Pthf9 los datos obtenidos oscilaron entre -0.1 bar y -0.4 bar al igual que Pthdu9, con una media de -0,3 bar \pm 28,6% (Tabla 3-5). Esta variable además de las correlaciones mencionadas en los párrafos anteriores tiene relación positiva en CC con Pthdes2 (0,46,) con IC (0,35), NEs (0,46), NTuPP (0,46) y PTuPP (0,26; Tabla 3-6). Al respecto Corrales et al., (2019), reporta una correlación positiva entre variables de rendimiento con potencial hídrico (0,04).

Los datos obtenidos con Pthdes2 estuvieron entre -0,1 bar y -0,3 bar, con un promedio de -0,17 bar (Tabla 3-5). Esta variable estuvo correlacionada para los dos niveles de humedad con MSH (CCp = -0.31 y DH = -0.35) y con IC (CC = 0.34 y DH = 0.32). En CCp estuvo correlacionada con AF (-0,33), en el mismo nivel de humedad se correlaciono con Afd (-0,35), NEs (CCp=0,51) y con NTuPP (CC=0,49). Mientras que en DH se correlaciono con CRAfinal (-0,42), MSTu (0,34) y con DCE (-0,25; Tabla 3-6). Al respecto, Rivadeneira et al., (2020), reportan una correlación positiva del potencial hídrico evaluado bajo condiciones de estrés hídrico con el contenido relativo de agua de la planta registrado a los 13 y 16 días de déficit hídrico, contrario a los resultados obtenidos en esta investigación cuya correlación fue inversa.

En contraste con los resultados obtenidos en esta investigación, para los diferentes épocas en los que se evaluó el potencial hídrico donde se obtuvo diferencias estadísticas entre los tratamientos evaluados, Diaz et al., (2016), en su evaluación de dos variedades de papa ante estas hídrico, reporta no haber obtenido diferencias significativas para esta

variables, probablemente con la baja variabilidad de las dos variedades evaluadas, con promedios de -1,34 y -1,82 MPa, sin embargo reporta una disminución en la variable conforme se incrementaron los días de déficit, al igual que en esta investigación, esto se debe a la escasez de agua en el suelo, lo que impacta la capacidad de la planta para absorber el agua y la obliga a realizar un mayor esfuerzo para llevar a cabo la absorción y el transporte del agua a través del proceso continuo de Suelo-Planta-Atmósfera.

“Diversos autores han señalado que el potencial hídrico foliar representa un indicador para describir el estado hídrico de las plantas” (Yatapanage & So, 2001). En este sentido, se ha encontrado que:

Las determinaciones periódicas del potencial de agua, puede ser un método alternativo para el conocimiento de la necesidad del agua de la planta durante la programación del riego; así como para controlar la magnitud del estrés hídrico ya sea por exceso de agua como por defecto (Ferreyra, Selles, Silva, Ahumada, Muñoz, & Muñoz, 2006).

En las variables CE, CEe y CEd los valores se encuentran entre 1240,4 a 114,1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 2390,5 a 38,3 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y de 1515,9 a 21,3 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con medias de 623,41; 465,05 y 289 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. En evaluaciones realizadas por Bedogni et al., (2018), se registran rangos de conductancia estomática bajo condiciones de estrés hídrico evaluadas a los 90 días de 486 a 717 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que en condiciones de riego se registran valores de 677 a 1089 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, evidenciando una disminución del comportamiento de esta variable ante déficit de humedad, igual a lo evidenciado en esta investigación. Resultados similares se obtuvieron por Yactayo & Sanchez (2015), en el que la conductancia estomática (medida con el Porómetro) en promedio disminuyó en el tiempo una vez iniciados los tratamientos, variando en promedio desde 431 $\text{mmol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ (a los 8 días después de iniciado el tratamiento) hasta 136 $\text{mmol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ (a los 51 días después de iniciado el tratamiento).

CE y CEd en CC no estuvieron correlacionadas con ninguna variable, mientras que CEe en CC esta inversamente correlacionada con MSH (-0,29), CRAfinal (-0,35), IC (-0,36), NEs (-0,34), NTuPP (-0,31) y PTuPP (-0,26). En DH, CE tiene relación positiva con CEd (0,30), con MStu (0,30), mientras que con AF obtuvo una relación inversa con un

coeficiente de -0,41. Para el mismo nivel de humedad CEe se relacionó negativamente con AF (-0,31) y con MSH (-0,38) y de manera positiva con MSTu (0,34) y con IC (0,34). Mientras que CE_d tuvo una relación inversa con MSt (-0,32) y directa con MSTu (0,32), NEs (0,42) y NTuPP (0,27; Tabla 3-6). Las anteriores relaciones con algunas de las variables de rendimiento se podrían explicar con el hecho de que disminuciones en la conductancia estomática reduce la pérdida de agua a través de la transpiración, pero también disminuye el intercambio de gases como el dióxido de carbono, y como consecuencia se reduce la producción de fotoasimilados, por lo tanto, el crecimiento de las plantas (Lahlou, Ouattar, & Ledent, 2003).

La conductancia estomática representa el principal mecanismo de control biológico de la transpiración. Estudios realizados por Pérez et al., (2008) y Ortega (2006) observaron que, en varias especies vegetales, bajo condiciones de estrés hídrico, una reducción de la conductancia estomática de las hojas. Esta disminución provocaría una reducción en la fotosíntesis, pudiendo producir una pérdida de rendimiento en caso de persistir el estrés a lo largo del ciclo del cultivo.

Para AF se obtuvo diferencias significativas y presenta una media de 6,2 m² en un rango entre 20.8 y 0.3 m², mientras que Afd presentó un promedio de 8.2 m² con un rango entre 26.8 m² y 0.8 m². Rodríguez et al., (2015), registraron los mayores datos de área foliar tanto en condiciones de riego y déficit de riego con valores de 5,755.5 y 5,584.3 cm², y aunque el déficit hídrico indujo reducción en los valores de la variable, no se obtuvo diferencias significativas. Resultados similares fueron obtenidos por Torres et al., (2018), donde el mayor valor fue de área foliar fue de 41.17dm², y la más baja fue de 15,10 dm², sin embargo, no se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos.

Adicionalmente, las dos variables estuvieron correlacionadas positivamente en los dos niveles de humedad evaluados (CCp=0.55 y DH=0.49). Con MSH, Afd se relacionó en CCp (-0,29) y DH (0.30). Con CRA_{final} las dos variables AF y Afd se relacionaron positivamente en DH con 0,26 y 0,35 respectivamente, al igual que en MSTu con una relación negativa de -0,31 para AF y -0,44 para Afd. En IC, AF se relacionó negativamente en CCp (-0,41) mientras que con Afd se relacionó en CCp (-0,41) y DH (-0,35). Por otra parte, AF en el nivel de humedad DH se relacionó con MSt (0,29) y DCE (0,28; Tabla 6). Rodríguez et al., (2015), obtuvieron una correlación entre área foliar con

materia seca total (0,91). Mientras que Torres et al. (2018), obtuvo una relación positiva de área foliar con el rendimiento (0,93).

Para la variable CRAfinal los valores se encuentran entre 74,2% y 30,4% con una media de 55,6% (Tabla 3-5). Peña et al. (2019), obtuvo porcentajes en el contenido de agua en condiciones de déficit de 63,1% y 75,6%. Adicionalmente, en evaluaciones realizadas con una variedad de papa en Perú donde se evaluó la eficiencia del uso de agua en diferentes niveles de riego, se obtuvieron valores de CRA de $0,88 \text{ gg}^{-1}$, evidenciando que esta variable para los tratamientos de reducción de humedad tiende a ser decreciente y ligeramente creciente para las últimas evaluaciones (Yactayo & Sánchez, 2015). Esta variable se encuentra ligada a la relación negativa con MSTu en DH (-0,39), al igual que con IC (DH= -0,55), PTu (DH=-0,29) y con PTuPP (DH=-0,29). Con PTuB obtuvo una relación directa en CC (0,41; Tabla 3-6). Al respecto, “al tener disponibilidad de elementos como agua, los asimilados promueven el crecimiento de raíces, estolones, hojas y ramas, lo que infiere en la acumulación de materia seca” (Peña, León, & Parra, 2019).

Los datos obtenidos con IC estuvieron entre 0 y 78,3%, con un promedio de 25,85% (Tabla 5). Al respecto bajo condiciones productivas de capacidad de campo en cultivos de papa con dos variedades en Cuba se reportan índices de cosecha de 0,68 y 0,78 (Prieto, 2018). Mientras que Rojas y Seminario (2014) reportan IC bajos de 22% y 46% para diez cultivares promisorios de papa chaucha. Esta variable estuvo correlacionada para los dos niveles de humedad con Ptu (CCp = 0,60 y DH = 0.68), con NTuPP (CCp = 0,28 y DH=0.42), con PTuPP (CCp = 0,61 y DH=0.68) y con Ptub (CCp = 0,57 y DH = 0.55). Con la variable NEs estuvo correlacionada en DH (0,39; Tabla 6). Naturalmente, al obtenerse el IC de variables de rendimiento existe una correlación lógica entre las variables relacionadas, no obstante, se conoce que a medida que se incrementa el número de tallo, aumenta la posibilidad de formación de raíces, estolones y por ende de tubérculos por planta (Gámez, 2017).

Los datos obtenidos con DCE estuvieron entre 0 y 10 ECt, con un promedio de 4,74 ECt (Tabla 5), los cuales fueron menores a los reportados por Espinosa (2017), en la evaluación de daño por frío en 24 genotipos de papa y a los encontrados por Ramos (2018), en la evaluación de la respuesta y rendimiento durante el estrés por calor en 24

genotipos. Esta variable, además de las correlaciones mencionadas anteriormente, estuvo correlacionada para el nivel de humedad DH directamente con MSt (0,41) y con Ptub (0,88); e indirecta con NTuPP (-0,48) y PTuPP (-0,39; Tabla 3-6). Ramos (2018), menciona que existe una correlación de fuga de electrolitos con el rendimiento de 0,064%, lo cual expresa un valor muy cercano a 0 de correlación, siendo así un parámetro nulo para estimar la productividad basada en el nivel de DCE.

La Nes, a través de los niveles de humedad evaluados, osciló entre 0, y 43,3 estolones, con una media de 15,16 estolones (Tabla 3-5). Gervasio et al, (2019), reportan entre 3 y 4 estolones por planta, que acorde con los datos obtenidos en esta investigación de un promedio de 4 tallos por planta se tendrían entre 12 y 16 estolones, números similares a los obtenidos bajo condiciones de estrés hídrico en este trabajo. En la tabla 6, además de las correlaciones mencionadas anteriormente se presenta una correlación positiva significativa entre las variables PTu en el nivel de humedad DH (0,41), en el mismo nivel se correlaciona positivamente con PTuPP (DH=0,41) y con Ptub (DH=0,32). Con NTuPP obtuvo una correlación positiva con los dos niveles de humedad (CC=0,92 y DH=0,89; Tabla 6). Estas correlaciones positivas encontradas entre número de estolones con variables productivas para los dos niveles de humedad evaluados, se debe probablemente a que del número de estolones y tallos principales son indicativos del rendimiento de una planta de papa; en el caso de la papa, cada planta surge de un tubérculo y se compone de una serie de tallos que generan raíces, estolones y tubérculos. Cada tallo funciona como una planta autónoma, conocida como tallo principal, por eso el número de tallos y estolones son un factor agronómico determinante en la producción (Velásquez, Paula, Racines, Cruz, & Araujo, 2017).

En la variable MSt presento un rango entre 18,3% y 7,1% con una media 12,25% (Tabla 5). Peña et al., (2019), según el análisis de varianza para el porcentaje de materia seca de la planta completa obtuvieron como resultado un promedio general de 21,03% y el coeficiente de variación 27,17%. El mayor contenido de materia seca fue del 26%, mientras que el menor contenido de materia seca fue del 16%. Adicionalmente a las relaciones descritas en los párrafos anteriores esta variable obtuvo correlaciones en el nivel de humedad CC de forma inversa con MSTu (-0,26) y directa con NEs (0,37; Tabla 3-6). La relación directa de MSt con NEs, se debe probablemente a que el aumento del número de tallos es proporcional a la acumulación de materia seca en los diferentes

órganos de la planta, también al desarrollo del área foliar, al índice de área foliar (Hernández, 2019).

La MSH, a través de los niveles de humedad evaluados, osciló entre 17,3 % y 7,4 %, con una media de 11,8% (Tabla 3-5). En estudios realizados por Prieto et al., (2018), con dos variedades de papas determino promedios en esta variable de 14,03% y 16,77%, los cuales fueron obtenidos por algunos de los genotipos evaluados en este estudio bajo condiciones de estrés hídrico. En la tabla 3-6, además de las correlaciones mencionadas anteriormente se presenta una correlación positiva significativa entre las variables IC en el nivel de humedad CCp (0,31), y con DCE en el nivel DH (0,29). La relación con IC se debe probablemente por ser una variable usada para el cálculo de este índice.

Mientras que las variables MSTu con un rango 23,3% y -0,4% y una media de 13,69% (Tabla 3-5). Al respecto Prieto et al., (2018) obtuvieron valores promedio de 102 y 129gr en dos variedades de papa evaluados bajo condiciones normales de humedad de suelo. Además de las correlaciones presentadas anteriormente, se correlaciono directamente con IC en DH (0,73), el mismo nivel de humedad se correlaciono con NEs (DH=0,55), con Ptu (DH=0,47), con PTuPP (DH=0,45). Mientras que con PTub se correlaciono en los dos niveles (CC=0,48 y DH=0,45; Tabla 6), estas correlaciones resultan lógicas por tratarse de variables derivadas y relacionadas con el rendimiento y producción del cultivo.

En la variable NTuPP presento un rango entre -0,3 y 40,3 con una media 13,59 tubérculos (Tabla 3-5). Seminario et al., (2017), en su evaluación del rendimiento de cosecha de diecisiete cultivares de papa del grupo phureja no encontraron diferencias significativas en esta variable, registraron valores promedio de 22 ± 9 tubérculos por planta, con una variación de 9 a 35 tubérculos por planta. Esto equivale a un rango de 25 a 97 tubérculos m^{-2} . Mientras que Rojas y Seminario (2014) reportan para diez cultivares promisorios de papa chaucha una media de 23,5 tubérculos. Adicionalmente a las relaciones descritas en los párrafos anteriores esta variable obtuvo correlaciones en DH con PTuPP (0,80) y Ptub (-0,39; Tabla 3-7), De manera similar a lo señalado por Rojas y Seminario (2014), se encontró una relación directa y positiva entre el número total de tubérculos y el peso total de los mismos (0,75).

En las variables Ptu, PTuPP y Ptub los valores se encuentran entre 0 y 836,3 gr; 0 y 868,3 gr y de 0 a 41,0 gr con medias de 140.8 gr, 163.68 gr y 10.75 gr respectivamente (Tabla 5). Segovia (2019), reporta bajo condiciones de estrés una producción neta en kg por planta máxima de 0,5Kg los cuales se encuentran por debajo de los máximos obtenidos en esta investigación. PTu está correlacionada directamente con NTuPP en DH (0,51) y tiene relación en los dos niveles de humedad con PTuPP (CC=0,94 y DH=0,99) y con Ptub (CC=0,76 y DH=0,85). Finalmente, PTuPP y PTub están relacionadas positivamente en CC (0,66), mientras que en DH tuvieron una relación inversa (-0,29; tabla 6). Al respecto Bedogni et al., (2009), encontraron que las variedades Sipacachi, Unknown y el genotipo detrijC1S1802 tuberizaron bajo condiciones regulares de humedad, y con tratamientos de estrés hídrico con déficit parcial y total de humedad, mientras que la variedad Amarilano tuberizo en ningún tratamiento, lo cual evidencio diferencias significativas tanto en el número de tubérculos como en peso de estos en cuanto al tratamiento aplicado como al genotipo.

En la tabla 3-7, se muestran las medias geométricas de las variables que componen el índice de selección (IS) y rendimiento estimado (PTuPPes) de las variables con significancia acorde al modelo de regresión lineal StepWays obtenidos para la interacción en el índice Capacidad de campo contra Déficit de Humedad (CCp Vs DH).

La obtención de los modelos para el índice de selección (IS) de esta segunda fase, se efectuó mediante análisis de regresión múltiple empleando las variables que en el andeva presentaron un efecto significativo en la interacción genotipo y nivel de humedad; por lo tanto, mediante el análisis de regresión se determinó el coeficiente de cada variable que resulto estadísticamente significativas en el modelo para la predicción del rendimiento de cada genotipo. Dicho lo anterior para seleccionar los 5 genotipos sobresalientes en Déficit de Humedad (CCp Vs DH), se estableció el IS, así:

$$\begin{aligned} \text{IS} = & (\text{Ptu} * 1,03) + (\text{CEe} * -0,09) + (\text{NTuPP} * 5,18) + (\text{CRAfinal} * 0,55) + (\text{Afd} * 1,73) + (\text{PtHf9} * -561,19) \\ & + (\text{NEs} * -5,10) + (\text{CE} * 0,04) + (\text{CCle} * 0,94) + (\text{DAE} * 2,47) + (\text{PtH9} * -149,95) + (\text{PtHdu9} * - \\ & 261,43) + (\text{AF} * 5,44) + (\text{DCEcon} * 13,75) + (\text{MSTu} * -2,09) + (\text{IC} * -0,38) \end{aligned}$$

Dónde:

IS= Índice de selección

Ptu= Peso de tubérculo

CEae= Conductancia Estomática durante el estrés

NTuPP= Número de tubérculos por planta

CRAfinal= Contenido relativo de agua el último día de estrés

Tabla 3-7. Medias geométricas de las variables que componen el índice de selección (IS) acorde al modelo de regresión lineal StepWays.

Gen	Ptu	CEe	NTuPP	CRAfinal	Afd	PtHf9	NEs	CE	CCle	DAE	PtH9	PtHdu9	AF	DCECon	MSTu	IC	PTuPP	PTuPPes	IS
65	<u>517.60</u>	121.60	15.79	46.62	5.56	0.25	13.81	523.99	21.64	13.45	0.21	0.30	5.33	0.05	16.61	62.96	<u>0.55</u>	<u>0.56</u>	474.04
112	243.61	128.50	22.33	64.36	21.23	0.33	24.83	403.72	29.80	36.82	0.36	0.29	7.22	0.05	15.76	32.17	0.31	0.30	171.70
125	230.51	115.94	10.75	63.53	10.12	0.31	19.62	897.46	21.80	30.11	0.34	0.31	9.28	0.05	17.12	22.73	0.26	0.26	120.65
124	230.71	277.24	15.58	63.91	5.14	0.32	18.07	675.83	28.43	31.75	0.27	0.33	7.42	0.05	17.48	32.06	0.26	0.25	114.52
175	228.33	455.49	14.49	46.84	9.03	0.27	17.20	567.70	24.99	24.25	0.27	0.27	6.87	0.05	18.27	30.57	0.24	0.25	105.79

Gen	Ptu	CEe	NTuPP	CRAfinal	Afd	PtHf9	NEs	CE	CCle	DAE	PtH9	PtHdu9	AF	DCECon	MSTu	IC	PTuPP	PTuPPes	IS
135	241.64	126.58	16.02	59.51	9.83	<u>0.40</u>	16.83	385.91	17.66	<u>42.72</u>	0.32	0.31	6.76	0.06	17.15	39.64	0.24	0.24	103.61
9	211.83	232.43	20.39	47.67	7.70	0.22	22.85	239.86	22.58	11.11	0.20	0.27	6.76	<u>0.04</u>	18.42	39.05	0.23	0.23	89.06
153	257.18	541.32	12.46	53.34	2.95	0.27	15.71	789.76	<u>32.50</u>	21.82	0.25	0.21	0.64	0.05	<u>22.75</u>	<u>71.68</u>	0.23	0.23	85.11
49	170.83	62.35	14.72	45.36	5.67	0.22	17.55	653.41	21.68	13.45	0.18	0.25	5.38	0.05	22.45	41.49	0.21	0.21	65.86
8	179.29	130.43	22.98	43.69	7.80	0.24	<u>28.16</u>	901.24	17.39	16.98	0.24	0.26	5.57	0.05	16.75	55.15	0.21	0.21	58.69
40	133.58	414.77	<u>25.81</u>	53.83	5.11	0.22	24.96	880.82	23.69	16.98	0.20	0.28	3.35	0.05	21.33	44.59	0.17	0.17	11.51

Gen	Ptu	CEe	NTuPP	CRAfinal	Afd	PtHf9	NEs	CE	CCle	DAE	PtH9	PtHdu9	AF	DCECon	MSTu	IC	PTuPP	PTuPPes	IS
22	113.29	95.01	17.20	46.46	8.03	0.24	19.38	448.21	19.21	12.11	0.23	0.25	4.81	<u>0.04</u>	9.89	28.92	0.15	0.16	-1.18
131	20.92	136.23	5.99	61.05	<u>22.60</u>	0.31	7.64	542.73	26.03	28.00	0.31	<u>0.37</u>	<u>16.28</u>	0.05	7.73	1.88	0.02	0.13	-27.17
141	99.96	116.28	16.00	61.13	3.21	0.26	14.58	524.92	30.71	21.00	0.26	0.37	2.31	0.05	12.98	17.84	0.13	0.13	-32.59
33	103.06	<u>619.14</u>	16.69	54.36	5.64	0.22	20.33	932.13	19.96	15.79	0.24	0.20	2.15	<u>0.04</u>	19.70	29.85	0.11	0.11	-57.61
42	60.10	344.91	17.19	42.98	1.35	0.23	19.30	<u>1165.68</u>	15.34	16.98	0.19	0.29	1.92	0.05	12.97	41.99	0.08	0.08	-96.55
137	89.57	321.86	13.27	46.61	3.38	0.26	15.65	671.05	25.61	22.45	0.34	0.36	4.01	0.05	15.99	10.91	0.08	0.07	-99.20

Tabla 3-7. (Continuación)

Gen	Ptu	CEe	NTuPP	CRAfinal	Afd	PtHf9	NEs	CE	CCle	DAE	PtH9	PtHdu9	AF	DCECon	MSTu	IC	PTuPP	PTuPPes	IS
137	89.57	321.86	13.27	46.61	3.38	0.26	15.65	671.05	25.61	22.45	0.34	0.36	4.01	0.05	15.99	10.91	0.08	0.07	-99.20
133	42.55	471.25	8.73	56.81	6.40	0.30	10.58	378.52	24.83	24.25	0.31	0.31	7.57	0.05	11.51	5.70	0.04	0.04	-135.50
114	17.87	293.07	5.22	55.48	11.76	0.34	6.02	379.35	25.04	21.00	<u>0.37</u>	0.30	6.90	0.05	1.19	0.30	0.02	0.03	-151.90
162	16.33	121.50	5.00	<u>65.45</u>	9.49	0.37	8.01	537.44	26.46	24.25	0.29	0.29	6.69	0.06	11.61	3.35	0.02	0.03	-156.68
μ_g	160.4	256.3	14.8	53.9	8.1	0.3	17.1	625.0	23.8	22.3	0.3	0.3	5.9	0.1	15.4	30.6	0.2	0.2	-
σ_g	118.6	168.8	5.7	7.7	5.4	0.1	5.9	238.4	4.6	8.4	0.1	0.0	3.3	0.0	5.2	20.1	0.1	0.1	-
$\mu_g + \sigma_g$	279.1	425.0	20.6	61.7	13.5	0.3	23.0	863.4	28.4	30.7	0.3	0.3	9.2	0.1	20.6	50.7	0.3	0.3	-

Gen	Ptu	CEe	NTuPP	CRAfinal	Afd	PtHf9	NEs	CE	CCle	DAE	PtH9	PtHdu9	AF	DCECon	MSTu	IC	PTuPP	PTuPPes	IS
$\bar{Y}S$																			
S																			
DS	129.71	-36.54	0.96	3.10	2.12	0.02	1.65	-11.25	1.56	5.01	0.02	0.01	1.36	0.00	1.67	5.46	0.14	0.14	-

$\bar{Y}S$ = media de la fracción seleccionada; S = desviación estándar de la fracción seleccionada; μ_g = media general de los 20 genotipos; σ_g = desviación estándar de los 20 genotipos; DS = diferencial de selección ($\bar{Y}S - \mu_g$). Peso de tubérculo (Ptu), Conductancia Estomática durante el estrés (CEs), Número de tuberculos por planta (NTuPP), Contenido relativo de agua el último día de estrés (CRAfinal), Área Foliar después del estrés (Afd), Potencial hídrico (Ψ_h) foliar el último día de estrés (PtHf9), Número de estolones por planta (NEs), Conductancia Estomática antes del estrés (CEae), Índice de Concentración de Clorofila durante el estrés (CCle), Días a emergencia (DAE), Potencial hídrico (Ψ_h) foliar antes del estrés (PtH9), Potencial hídrico (Ψ_h) foliar durante el estrés (PtHdu9), Área Foliar antes del estrés (AFea), Daño por Conductividad Eléctrica (DCECon), Materia seca de tubérculo (MSTu), Índice de cosecha (IC), rendimiento (PTuPP) y rendimiento estimado (PTuPPes) en 20 genotipos seleccionados de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum) bajo la interacción Capacidad de campo contra Déficit de Humedad (CCp Vs DH).

Afd= Área Foliar después del estrés

PtHf9= Potencial hídrico (Ψ_h) foliar el último día de estrés

NEs= Número de estolones por planta

CEae= Conductancia Estomática antes del estrés

CCle= Índice de Concentración de Clorofila durante el estrés

DAE= Días a emergencia

PtH9= Potencial hídrico (Ψ_h) foliar antes del estrés

PtHd9= Potencial hídrico (Ψ_h) foliar durante el estrés

AFea = Área Foliar antes del estrés

DCECon= Daño por Conductividad Eléctrica

MSTu= Materia seca de tubérculo

IC= Índice de cosecha

En CC Vs DH la variable DAE fue el genotipo 135 aquel que obtuvo el mayor promedio con un valor de 42,7 días y en esta variable los 5 mejores genotipos seleccionados obtuvieron una ganancia de 5,01 (Tabla 3-7). Mientras que con la variable CRAfinal el genotipo 162 el que obtuvo el promedio más alto (65,4) y los genotipos seleccionados presentan una ganancia de 3,1 (Tabla 3-7).

En la variable AFea tomada antes de la aplicación del tratamiento de estrés se obtuvo el mayor promedio con el genotipo 131 (16,28 m²), este genotipo también obtuvo el mayor promedio (22,6 m²) en la evaluación tomada después de la aplicación del tratamiento de estrés (AFd), para antes y después los cinco genotipos seleccionados tuvieron una ganancia de 1.36 m² y 2.12 m² respectivamente (Tabla 3-7).

Para CE, el genotipo 42 obtuvo el mayor promedio tanto en CC Vs DH (1165.68). Mientras que en CEe el mayor promedio lo obtuvo el genotipo 33 (619,14). Se calculó un DS para ambas variables, lo que no generó una ganancia para ninguna de las dos variables, lo cual puede estar acorde con que algunas variedades tienen mayor ahorro de agua debido a que poseen una mayor sensibilidad estomática a expensas de la asimilación de carbono y otras variedades mantienen un nivel de apertura estomática para el intercambio gaseoso en los mismos niveles de déficit hídrico (Bedogni, Capezio, & Echaide, 2018). Acorde con Rodríguez et al., (2015), reportan diferencias significativas para esta variable entre las variedades y los tratamientos evaluados en su investigación,

alcanzando valores de hasta $0,01 \text{ molH}_2\text{O m}^{-2}\text{S}^{-1}$ cuando la planta alcanzó los menores potenciales hídricos foliares. Asimismo, se observa que la tolerancia a la sequía en ciertos genotipos se relaciona con una recuperación rápida después de la rehidratación, lo que sugiere una regulación de la pérdida de agua a través de una disminución en la conductancia estomática durante el estrés por sequía. (Rodríguez, 2015; Díaz, 2016).

La variable PtH9 obtuvo el mayor promedio con el genotipo 114 (0,37) y en esta variable la sección seleccionada de los 5 genotipos tuvo una ganancia de 0,02. En la variable PtHdu9 el genotipo 131 alcanzó el mayor promedio con un valor de 0,37, y los mejores genotipos seleccionados alcanzaron una ganancia de 0,01. Mientras que en la variable PtHf9 el mayor promedio lo obtuvo el genotipo 135 (0,40) y los 5 genotipos seleccionados tuvieron una ganancia de 0,02 (Tabla 3-7). Al respecto Corrales et al., (2019), realizaron una clasificación de los genotipos evaluados ante esta variable, dentro de la cual se distingue un grupo con un potencial hídrico alto con valores menores o iguales a -3,5 bas, por potencial hídrico intermedio con rangos entre -3 y 3,49 bar, y los genotipos con potencial hídrico bajo con valores mayores a -3 bar, no obstante, bajo estrés por sequía obtuvo datos alrededor de los -8 bar, mucho mayores que los obtenidos en esta investigación.

En la variable NEs fue el genotipo 8 aquel que obtuvo el mayor promedio con un valor de 28,16 estolones y en esta variable los 5 mejores genotipos seleccionados obtuvieron una ganancia de 1,65 estolones (Tabla 3-7).

Para CCI se obtuvo significancia en la evaluación realizada durante el estrés hídrico (CCIe) una media general de 23,8, una \bar{Y}_S de 25,33 y un 1,56, el genotipo 153 obtuvo el mayor promedio con un valor de 32,50 (Tabla 3-6).

La variable índice de concentración de clorofila es considerada como un indicador importante de la susceptibilidad al estrés hídrico, ya que los genotipos susceptibles manifestaron decrementos relevantes en los valores de clorofila en comparación con los tolerantes. Esto se pudo observar en estudios realizados por Aleman et al., (2010), quienes evaluaron la respuesta a estrés hídrico de materiales de *Phaseolus vulgaris* L. de Cuba y Venezuela, encontrando que los genotipos susceptibles en condición de estrés severo mostraron una reducción significativa en el contenido de clorofila. Por el

contrario, los genotipos clasificados como tolerantes manifestaron un comportamiento homogéneo en los niveles de clorofila.

En la variable DCECon, los genotipos que obtuvieron el promedio más alto son aquellos con valores de 0,04. Los 5 genotipos seleccionados presentaron un DS de 0.0015, con una \bar{Y}_S de 0,052 en comparación con la media general de 0,051 (Tabla 3-7). En trabajos realizados para se encontró que el valor más alto del daño a la membrana celular estuvo en un 3,92%, los demás valores obtenidos estuvieron por encima del 5%, según los autores las variedades que perdieron menos cantidad de electrolitos son los más tolerantes a la sequía (Morales, Morales, Rodríguez, & Rodríguez, 2015).

Para MSTu, el genotipo 153 obtuvo el mayor promedio (22,7%). Se calculó un DS de 1,67% generando una ganancia de selección debido a que la media general fue de 15,4% y la de los genotipos seleccionados de 17,05% (Tabla 3-7). Seminario et al., (2017), obtuvieron con los 17 cultivares evaluados de papa chaucha por promedio general de 22,1% mayor al obtenido en esta investigación, al igual que Cuesta et al., (2015), quienes mencionan para la variedad mejorada INIAP-Josefina un promedio de 23% en materia seca de tubérculo. Sin embargo, podría deducirse que los cultivares más resistentes casi no incrementan biomasa durante el periodo de estrés, más bien utilizaron el agua en mantenerla turgencia (Ortega, Magne, Angulo, & Veramendi, 2020).

En la variable NTuPP se obtuvo el mayor promedio con el genotipo 40 (25,81 tubérculos), el promedio general estuvo en 14,8 tubérculos y el promedio de los 5 genotipos seleccionados fue de 15,79 tubérculos, por lo tanto, se obtuvo una ganancia por selección en esta variable de 0,96 tubérculos (Tabla 3-7). Rojas y Seminario (2014) reportan bajo condiciones óptimas productivas un número de tubérculos comerciales de 2 a 4,2, sin embargo, en el % de tubérculos comerciales en relación con el total de tubérculos fue de 13% para un total de 15 y 32, evidenciando el comportamiento potencial de la fracción seleccionada bajo condiciones de estrés hídrico por déficit. Mientras que Cuesta et al., (2015), en variedades tolerantes a estrés hídrico obtuvo de 15 a 29 tubérculos por planta.

En la variable IC se obtuvo el mayor promedio con el genotipo 153 (71,68%), el promedio general estuvo en 30,6% y el promedio de los 5 genotipos seleccionados fue de 36,10%

por lo tanto se obtuvo una ganancia por selección en esta variable de 5,46% (Tabla 3-7). Estos valores son superiores a los reportados por Rojas y Seminario (2014), pero menores a los obtenidos por Seminario et al., (2017), donde obtuvieron promedios de 64,5%.

En la variable Ptu y PtuPP fue el genotipo 65 aquel que obtuvo el mayor promedio con un valor de 517,5 g y 0,55Kg respectivamente, en estas variables los 5 mejores genotipos seleccionados obtuvieron una ganancia de 129,71 g en Ptu, debido a que la media general fue de 160,4 g y la \bar{Y}_s de 290,15 g, mientras que en PtuPP la ganancia fue de 0,124 Kg, con una media general de 0,2 Kg y la media de la fracción seleccionada (\bar{Y}_s) de 0,324 kg (Tabla 3-7). Segovia (2019), clasifico las variedades tolerantes aquellas con rendimiento que obtuvieron valores entre 0,3 y 0,4 Kg/planta, medianamente tolerantes las de rendimientos entre 0,15 y 0,3 kg y susceptibles aquellas con rendimientos menores a 0,15 kg/planta. Esto indica que, al aplicar el índice de selección, se obtuvo una ganancia en el rendimiento y al tener una correlación significativa con la MStu se puede afirmar una selección influye en el aumento de la calidad del tubérculo.

Estas ganancias y diferencias entre cultivares en las variables en estudio indican el potencial del germoplasma para el mejoramiento genético y agronómico, de modo que se puede seleccionar los materiales más productivos o formar compuestos clonales (Rojas y Seminario, 2014, p.169).

Estos resultados concuerdan con lo manifestado por Chávez (citado por (Díaz, 2011) quien afirma que:

El mejoramiento poblacional consiste en formar nuevas poblaciones que incrementen la medida de rendimiento después de cada ciclo de selección, y que dicho incremento se debe a que los individuos seleccionados poseen genes superiores, que, al recombinarse al azar, producen genotipos de mayor producción, por tanto, se espera que la población sea más productiva en promedio que la anterior. (p.5)

3.3 Conclusiones

Entre los 115 genotipos de papa evaluados bajo condiciones de estrés hídrico en invernadero, se observó variabilidad significativa en la respuesta a las variables evaluadas, relacionadas con la tolerancia al estrés hídrico. Los genotipos 65, 112, 125, 124 y 175 mostraron los mayores índices de selección bajo estas condiciones en la segunda fase de evaluación. Esta destacada respuesta los posiciona como candidatos prometedores para avanzar en las etapas subsiguientes del proceso de mejoramiento genético de papa, enfocado en la tolerancia a condiciones de déficit de humedad.

Los resultados relacionados con las ganancias positivas obtenidas en las variables que conforman los índices de selección de las fracciones de genotipos seleccionados son indicios de la productividad de los genotipos evaluados para el departamento de Nariño y para Colombia, constituyendo una importante base para continuar con el mejoramiento genético de variedades con tolerancia ante estrés hídrico por déficit de humedad.

Las variables incluidas para el cálculo y obtención del índice de selección, son un indicador relevante para determinar la tolerancia al déficit hídrico en genotipos de papa evaluados bajo condiciones de estrés hídrico, puesto que en la mayoría de las variables incluidas dentro del modelo se obtuvieron ganancias de selección con los genotipos de la fracción seleccionada, lo que permite hacer selección de genotipos que incrementen la tolerancia a estrés hídrico.

4. Capítulo 3. Caracterización molecular de la variación alélica en secuencias de genes candidatos (CG) para estrés hídrico en la colección de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andígena de la Universidad de Nariño.

INTRODUCCIÓN

En Colombia el cultivo de la papa es un renglón socioeconómico de gran importancia por ser una fuente prioritaria de empleo e ingresos (FAO 2017; MADR, 2018). Para el 2019 se contó con 163.361,41 ha hectáreas sembradas anuales y una producción de 2.819.026 toneladas (FAOSTAT, 2021). Además, este cultivo constituye una importante fuente de empleo e ingresos para alrededor de 19.964 familias en el País, ya sea como cultivo comercial o incluido en programas de seguridad alimentaria (FAFP Y FEDEPAPA, 2018; Superintendencia de industria y turismo, 2019).

El Cambio Climático ha alterado significativamente variables climáticas como la temperatura, precipitación, nubosidad, radiación solar y vientos, lo que repercute gravemente en los procesos de producción agrícola a nivel mundial. Estos cambios, incluyendo estreses abióticos como heladas, calor, sequías y excesos de agua, amenazan la productividad y rendimiento de diversas especies cultivadas. En Colombia, los últimos años han visto un aumento en la frecuencia e intensidad de sequías en muchas regiones, alterando los patrones climáticos en zonas agrícolas tradicionales. Este déficit hídrico, junto con el aumento de temperatura, se ha identificado como un

factor adverso que disminuye el rendimiento de los cultivos (Fernández, Ritter, León, Flores, Espinoza, & Blas, 2019).

La mayoría de las variedades tradicionales de papa no están adaptadas a los regímenes de cultivo alterados por el cambio climático, lo que reduce la productividad y puede llevar a la pérdida total de la cosecha en muchos lugares (Kromann & Cuasapaz, 2017). La baja tolerancia a la sequía, exacerbada por su sistema de raíces superficiales y la importancia del agua en procesos como la asimilación de CO₂, ha resultado en disminuciones de rendimiento entre el 20 y 30%, según el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (2018). Los estudios han identificado varios indicadores fisiológicos de tolerancia a la sequía, incluyendo ajuste osmótico, respuesta antioxidante, potencial hídrico foliar, contenido de agua relativo, tasa de fotosíntesis, estabilidad de la membrana, y la capacidad de las raíces para buscar agua. También se ha observado que un aumento temprano en la cantidad de prolina en la planta ayuda a regular osmóticamente y absorber agua, manteniendo el metabolismo celular durante el estrés. Estos hallazgos son importantes para programas de mejoramiento genético que buscan aumentar la productividad y resistencia a enfermedades y estrés abiótico en cultivares de interés de papa (Moreno, 2017; Feng et al., 2023; Eyshi et al., 2023; Hasegawa et al., 2022; Kumar et al., 2023).

Dentro de las estrategias para adaptar el cultivo de papa al cambio climático, se han iniciado trabajos para obtener cultivares mejorados mediante la selección asistida por marcadores moleculares (MAS) y la ingeniería genética (Fernández et al., 2019). Estas técnicas de biología molecular aceleran los programas de mejora clásica al seleccionar individuos basándose en marcadores genotípicos. El avance en la secuenciación del genoma de la papa ha facilitado el desarrollo de herramientas como poblaciones de asociación amplia del genoma (GWAS), marcadores SNP y captura del exoma. Estas herramientas permiten identificar rápidamente rasgos de interés regulados por uno o varios genes (Wells, 2018).

La aplicación de estas técnicas en el mejoramiento molecular de la papa se ve reforzada por la existencia de especies nativas de los Andes adaptadas a condiciones climáticas adversas. Los marcadores más utilizados actualmente son los SSR y los SNPs, que han sido empleados en la construcción de mapas genéticos y en la detección de QTL

asociados a características fenotípicas de interés, incluyendo resistencia a enfermedades y plagas, así como rendimiento y calidad del cultivo. La identificación de genes candidatos y la variación alélica en el germoplasma permiten seleccionar alelos o combinaciones de alelos eficaces para el desarrollo de marcadores genéticos (Huq et al, 2016)

Los SNPs, aunque generalmente bialélicos, son valiosos por su abundancia, distribución en los genomas, estabilidad y alta heredabilidad. Pueden influir en el fenotipo de la planta al alterar funciones y expresión de genes importantes. Estos marcadores no solo permiten analizar variaciones individuales sino también haplotipos, que son combinaciones de alelos que se heredan juntos. Los SNPs en regiones codificantes pueden ser sinónimos o no sinónimos, afectando la secuencia de aminoácidos de las proteínas, mientras que los que están fuera de estas regiones pueden tener consecuencias en la regulación genética y en el fenotipo. La selección de genes candidatos seguida del genotipado es un paso crucial en el mapeo por asociación para la adaptación del cultivo de papa al cambio climático (López & Ritter, 2017). Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue caracterizar molecularmente la variación alélica en secuencias de genes candidatos (CG) para estrés hídrico en la colección de papas *Solanum tuberosum* Grupo Phureja y Andigenum de la Universidad de Nariño.

4.1 Materiales y Métodos

4.1.1 Localización

Esta fase de la investigación corresponde a la de laboratorio, donde se efectuó la evaluación molecular con microsatélites de genes candidatos de características de tolerancia a estrés hídrico. Esta actividad se ejecutó en el laboratorio de Biología Molecular, ubicado en la Ciudad Universitaria Torobajo del municipio de Pasto (Nariño) a una altitud de 2540 msnm, 01°12'13''LN y -77°15'23''LO y en el laboratorio del Departamento de Producción Vegetal de NEIKER- Instituto Vasco de Investigación y Desarrollo Agrario, ubicado en Vitoria-Gasteiz (Alaba-España) a una altitud de 510 msnm, 42°51'09''LN y 02°37'34''LO.

4.1.2 Material vegetal

Se utilizaron 115 genotipos de papa *Solanum tuberosum* grupo phureja y andigenum que conforma la colección de trabajo de papa de la Universidad de Nariño, de las cuales 76 provienen de la Colección Central Colombiana y 39 de la Universidad de Nariño; y 56 son del grupo *andigenum* y 59 del grupo phureja.

4.1.3 Fase de laboratorio

La extracción de ADN se llevó a cabo con hojas de los 115 genotipos evaluados en la etapa inicial de invernadero. Estas muestras vegetales se secaron a 70°C durante 48 horas antes de ser transportadas al laboratorio de Neiker Tecnalia en Arkaute, Vitoria, España. Para la extracción, se colocaron 200 mg de material vegetal y dos bolas de tungsteno en un microtubo de 1,5 ml, y se homogeneizaron en un molino mezclador (Retsch MM200) durante 90 segundos a una frecuencia de 1/13s. Se utilizó el kit DNeasy® plant mini de Qiagen para maximizar la eficiencia de la extracción. La cuantificación del ADN extraído se realizó mediante espectrofotometría usando el equipo Nano-drop (Thermo-scientific), evaluando su pureza con las relaciones de absorbancia A260/280 (>1,8) y A260/230 (1,80-2,20). El ADN se ajustó a una concentración de 20ng/μl y se almacenó en un congelador a -80°C hasta su uso en PCR.

Paralelamente, se llevó a cabo una búsqueda exhaustiva de genes candidatos, consultando diferentes fuentes bibliográficas y bases de datos como NCBI (National Center for Biotechnology Information), KEGG y patentes (WIPO y EUROPATENT), así como publicaciones científicas (PUBMED o WOS). El objetivo era encontrar evidencia experimental sobre sus funciones en la tolerancia o resistencia al estrés hídrico. La investigación se centró en genes candidatos de la misma especie o género, aunque también se consideraron genes de especies modelo como *Arabidopsis thaliana*. Independientemente de la especie de origen del gen de interés, se buscó su homólogo en la papa mediante herramientas BLAST en NCBI, aprovechando la disponibilidad de un genoma de referencia para esta especie, para identificar posibles genes candidatos con significancia biológica relevante.

Para tener certeza acerca de la ubicación o presencia de la secuencia del carácter de interés se realizó un Blast con el genoma de la papa utilizando el programa "PATBLAST"

NEIKER. Este programa provee una herramienta simple para la integración de los recursos genómicos de la papa y para la búsqueda local Blast utilizando la interfaz de Windows, permite, además, realizar toda clase de búsquedas BLAST. En este se identificó regiones de exones conservadas y en términos de probabilidad se obtuvo su ubicación y cromosoma, en donde se podría encontrar la misma secuencia o posibles modificaciones.

Una vez comprobada la presencia de la secuencia del carácter de interés en el genoma de la papa y teniendo en cuenta que la secuencia que se desea amplificar también depende del tipo de índices que se utilicen para el método de secuenciación a aplicar, se seleccionó un fragmento del gen candidato lo suficientemente complejo de tal manera que la probabilidad de anillamiento con una secuencia diferente a la de nuestro interés sea muy baja.

De ese modo se realizó la selección de 87 genes candidatos (Tabla 1), de los cuales 18 de los primers fueron obtenidos en el Instituto de Investigación Neiker por aislamientos de bandas diferenciales obtenidos de ensayos de estrés hídrico (aquellos que inician con G y B).

Tabla 4-1. Listado de 87 genes candidatos asociados a características de estrés hídrico en papa.

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
1	AREB	CK262297.1	EST708375 potato abiotic stress cDNA library <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone POABF34 3' end, mRNA sequence	897
2	ASK-C3	NM_001287965.1	<i>Solanum tuberosum</i> AP2 domain CBF protein (CBF3), mRNA	1001
3	ASK-H1	XM_006351549.2	<i>Solanum tuberosum</i> 17.3 kDa class II heat shock protein-like (LOC102604529), mRNA	817
4	At1-1	XM_006350239.2	<i>Solanum tuberosum</i> probable pectate lyase 8 (LOC102587929), mRNA	2062
5	At1-2	XM_006350239.2	<i>Solanum tuberosum</i> probable pectate lyase 8 (LOC102587929), mRNA	2062
6	AtHB-7	XM_006339695.2	<i>Solanum tuberosum</i> homeobox-leucine zipper protein ATHB-12 (LOC102596484), mRNA	1290
7	B1	XM_006348054	<i>Solanum tuberosum</i> peroxidase 42-like (LOC102596217), mRNA	1294

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
8	B14	XM_006354292	<i>Solanum tuberosum</i> cell division cycle protein 48 homolog (LOC102600837), mRNA	2696
9	B15	XM_006364243.2	<i>Solanum tuberosum</i> uncharacterized LOC102579399 (LOC102579399), mRNA	1021
10	B16	XM_006359474	<i>Solanum tuberosum</i> metal tolerance protein 1-like (LOC102592960), transcript variant X2, mRNA	1951
11	B18bis	XM_006337933.2	<i>Solanum tuberosum</i> beta-glucosidase-like SFR2, chloroplastic (LOC102593280), mRNA	2582
12	B19sb	XM_006348054.1	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> peroxidase 42-like (LOC102596217), mRNA	1294
13	B20	XM_006355435.2	<i>Solanum tuberosum</i> hsp70-Hsp90 organizing protein 2-like (LOC102583884), mRNA	2163
14	B8	XM_006354542.2	<i>Solanum tuberosum</i> 3-hydroxyisobutyryl-CoA hydrolase 1-like (LOC102602750), mRNA	1636
15	CBF-1	EU849679.1	<i>Solanum tuberosum</i> AP2 domain CBF protein (CBF3) mRNA, complete cds	1001
16	CBL-2	DQ222487.1	<i>Solanum tuberosum</i> clone 097G01 unknown mRNA	1040
17	ERD	U69633.1	<i>Solanum tuberosum</i> cold-stress inducible protein (C17) gene, complete cds	6251
18	ERECTA-1	AC239300.1	<i>Solanum tuberosum</i> strain Diploid genotype RH89-039-16 chromosome 9 clone RH047D01, *** SEQUENCING IN PROGRESS ***, 5 unordered pieces	175546
19	ERECTA-2	AC239300.1	<i>Solanum tuberosum</i> strain Diploid genotype RH89-039-16 chromosome 9 clone RH047D01, *** SEQUENCING IN PROGRESS ***, 5 unordered pieces	175546
20	ERECTA-3	BQ113052.2	EST598628 mixed potato tissues <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone STMCL05 5' end, mRNA sequence	646
21	EST710511	XM_006356011.2	<i>Solanum tuberosum</i> chlorophyll a-b binding protein 3C, chloroplastic-like (LOC102603980)	1074

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
21	EST710511	XM_006356011.2	<i>Solanum tuberosum</i> chlorophyll a-b binding protein 3C, chloroplastic-like (LOC102603980)	1074
22	F14J22.7-2	CK265320.1	EST711398 potato abiotic stress cDNA library <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone POABY07 5'	975
23	G1-2	XM_006343633.2	<i>Solanum tuberosum</i> protein ENHANCED DISEASE RESISTANCE 2 (LOC102603249)	2722
24	G1-4	XM_015306580.1	<i>Solanum tuberosum</i> protein ENHANCED DISEASE RESISTANCE 2 (LOC102592298), transcript variant X3	2492
25	G2-2	XM_006358041.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> probable alpha,alpha-trehalose-phosphate synthase [UDP-forming] 7 (LOC102597579)	3656
26	G2-4	XM_006348886.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> peroxisomal and mitochondrial division factor 2-like (LOC102599271)	1372
27	G2-5	XM_006348886.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> peroxisomal and mitochondrial division factor 2-like (LOC102599271)	1372
28	G3-1	XM_006347685.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> mediator of RNA polymerase II transcription subunit 14 (LOC102583398)	6117
29	G3-1(2)	XM_006347685.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> mediator of RNA polymerase II transcription subunit 14 (LOC102583398)	6117
30	G3-3	XM_006353600.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> Golgi SNAP receptor complex member 1-1 (LOC102578556)	1201
31	G3-3(2)	XM_006353600.2	<i>Solanum tuberosum</i> Golgi SNAP receptor complex member 1-1 (LOC102578556)	1201
32	G4-7	XM_006348933.2	<i>Solanum tuberosum</i> putative E3 ubiquitin-protein ligase XBAT31 (LOC102591559)	1956
33	HOS	XM_006366918.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> myb-related protein 308-like (LOC102602711), mRNA	1117
34	HOS1	BG591826.1	EST499668 <i>P. infestans</i> -challenged leaf <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone BPLI10018 5' sequence, mRNA sequence	699

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
35	MBF1C	XM_006351761.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> multiprotein-bridging factor 1c (LOC102594575), mRNA	730
36	PP2C	XM_006344520.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> protein phosphatase 2C 37-like (LOC102599348), mRNA	1667
37	RAP-1	HB766367.1	Sequence 115581 from Patent EP2090662	1941
38	RAP-2	BQ506074.2	EST613489 Generation of a set of potato cDNA clones for microarray analyses mixed potato tissues <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone STMGI14 5' end, mRNA sequence	621
39	RAP-3	JZ168070.1	EST268 high temperature-stressed potato cDNA library <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone TNT268 5' similar to MYC2, mRNA sequence	450
40	RAP-4	BQ508783.2	EST616198 Generation of a set of potato cDNA clones for microarray analyses mixed potato tissues <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone STMGY33 5' end, mRNA sequence	681
41	RD22	CK277035.1	EST723113 potato abiotic stress cDNA library <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone POADX30 5' end, mRNA sequence	864
42	SAB-1	AC233625	<i>Solanum tuberosum</i> strain Diploid genotype RH89-039-16 chromosome 4 clone RH095M18, *** SEQUENCING IN PROGRESS ***, 15 unordered pieces	149275
42	SAB-1	AC233625	<i>Solanum tuberosum</i> strain Diploid genotype RH89-039-16 chromosome 4 clone RH095M18, *** SEQUENCING IN PROGRESS ***, 15 unordered pieces	149275
43	SAB-3	AC233625	<i>Solanum tuberosum</i> strain Diploid genotype RH89-039-16 chromosome 4 clone RH095M18, *** SEQUENCING IN PROGRESS ***, 15 unordered pieces	149275
44	SAB-4	DR038017.1	51124.2 Late Blight-Challenged Tubers <i>Solanum tuberosum</i> cDNA clone 51124 5', mRNA sequence	698
45	SINAGS	XM_006350559.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> probable amino-acid acetyltransferase NAGS1, chloroplastic (LOC102598178), transcript variant X2, mRNA	2311

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
46	P14	Y11688.1	<i>Solanum tuberosum</i> mRNA for 14-3-3 protein, isolate 35G	958
47	ABCG22	XM_006348360.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> ABC transporter G family member 22-like (LOC102592336), mRNA	2678
48	ABCG40	JF440348.1	<i>Solanum tuberosum</i> cultivar Desiree ABCG subfamily transporter (PDR2) mRNA, complete cds	4689
49	ABH1	XM_006352524.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> nuclear cap-binding protein subunit 1 (LOC102588913), mRNA	2887
50	ABO	XM_006352524.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> nuclear cap-binding protein subunit 1 (LOC102588913), mRNA	2887
51	AHK1	XM_006340692.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> histidine kinase 1 (LOC102596157), transcript variant X1, mRNA	3937
52	Atrbo	AB198716.2	<i>Solanum tuberosum</i> StrbohC mRNA for NADPH oxidase, complete cds	2817
53	AVP1	XM_006359434.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> pyrophosphate-energized vacuolar membrane proton pump-like (LOC102579479), mRNA	2792
54	CaPK	AB279738.1	<i>Solanum tuberosum</i> StCDPK5 mRNA for calcium-dependent protein kinases, complete cds	2119
55	CHIAI	AF043248.1	<i>Solanum tuberosum</i> class I chitinase (ChtC2) mRNA, complete cds	1097
56	CLC	Y10338.1	<i>Solanum tuberosum</i> mRNA for putative chloride channel, Stcl1	2814
57	CPK21	JF308510.1	<i>Solanum tuberosum</i> calcium-dependent protein kinase 3 (CDPK3) gene, complete cds	11020
58	NCED1	JF308510.2	<i>Solanum tuberosum</i> calcium-dependent protein kinase 3 (CDPK3) gene, complete cds	11020
59	CYP70	XM_006359890.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> abscisic acid 8'-hydroxylase 1 (LOC102605008), mRNA	1918
60	GORK	XM_006360318.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> potassium channel SKOR-like (LOC102595275), mRNA	3561
61	HDA6	XM_006347371.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> histone deacetylase 6-like (LOC102587267), mRNA	1973

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
62	HDA191	XM_006360267.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> histone deacetylase 19 (LOC102606021), mRNA	1741
63	KSU	GN102501.1	Sequence 7282 from Patent WO2009037279	1497
64	LHCB6	XM_006351735.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> chlorophyll a-b binding protein CP24 10B, chloroplastic (LOC102586172), mRNA	963
65	MRP41	XM_006359321.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> ABC transporter C family member 4 (LOC102595270), transcript variant X1, mRNA	4914
66	PER64	XM_006340884.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> peroxidase 64-like (LOC102601994), mRNA	1217
67	PER	XM_006356861.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> peroxidase 3-like (LOC102589695), mRNA	123 2
68	PIP1	XM_015305194.1	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> aquaporin PIP2-1-like (LOC102587816), mRNA	1012
69	VPP1	XM_006350054.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> pyrophosphate-energized vacuolar membrane proton pump (LOC102600043), mRNA	2653
70	PRX	XM_006348054.1	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> peroxidase 42-like (LOC102596217), mRNA	1294
71	AUXIN	XM_006363449.2	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3.6 (LOC102584145), mRNA	2141
72	CDL	XM_015306653.1	PREDICTED: <i>Solanum tuberosum</i> serine/threonine-protein kinase CDL1-like (LOC102604142), partial mRNA	900
73	APX	BI978844.1	xG12 Old Blush petal SMART library <i>Rosa chinensis</i> cDNA 5' similar to cytosolic ascorbate peroxidase (APX), mRNA sequence	759
74	BADH	GO500045.1	Mdrtc1028C07.g1 Apple_EST_Mdrtc Malus hybrid rootstock cDNA 5' similar to ref NP_565094.1 betaine-aldehyde dehydrogenase (BADH) [Arabidopsis thaliana] sp Q9S795 DHAB_ARATH Betaine-aldehyde dehydrogenase, chloroplast precursor (BADH) pir H96778 hypothetical protein F9E10.23 [imported] - Arabidopsis thaliana gb AAD55284	668

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
75	DGR	GW480279.1	CA00-XX-FB1-111-B10-BG.F Coffea arabica FB1 Coffea arabica cDNA clone CA00-XX-FB1-111- B10-BG, mRNA sequence	592
76	EFF	GW402174.1	WS-Y-08 R74 Withania somnifera cv. WS-Y-08 root tissue Withania somnifera cDNA clone WS-Y- 08 3' similar to Lycopersicon esculentum clone 132745F, mRNA sequence, BT013822.1	401
77	FFT1	AJ811697.1	Bellis perennis partial mRNA for 2,1-fructan:2,1- fructan 1-fructosyltransferase precursor (fft gene)	1720
78	FFT2	AJ811697.2	Bellis perennis partial mRNA for 2,1-fructan:2,1- fructan 1-fructosyltransferase precursor (fft gene)	1720
79	G6PD	GT981310.1	JGCCJG2054A04.b Jatropha curcas L. germinating seeds (mixed stages) Jatropha curcas cDNA clone JGCCJG2054A04 similar to G6PD6 (GLUCOSE-6-PHOSPHATE DEHYDROGENASE 6); glucose-6-phosphate dehydrogenase, mRNA sequence	482
80	IICB	GR222161.1	IICB_NGFSSH_SSHcDNA_6 Transgenic tobacco leaf SSH cDNA library Nicotiana tabacum cDNA clone NGF6 similar to glucan beta-1,3- glucosidase gene, mRNA sequence	679
81	PCP3	EB691605.1	NecGex_172G07 Ornamental tobacco (LxS8) Stage 6 Floral nectary cDNA library Nicotiana langsdorffii x Nicotiana sanderae cDNA clone NecGEx_Clone 172G07 similar to homologue to PIR T05707 T05707 phosphate transport protein G7, mitochondrial - ...	571
82	Phos	DV105902.1	chiou00001 Subtractive cDNA library of roots under phosphate starvation Solanum lycopersicum cDNA clone LEPSR01A01, mRNA sequence	472
83	pk5	GT270755.1	WSR443 Withania somnifera cv. WSR08 leaf cDNA library Withania somnifera cDNA clone WSR443 3' similar to Fagus sylvatica mRNA for serine/threonine protein kinase (pk5 gene) AJ606472.1, mRNA sequence	365
84	swpa2	AF109124.2	Ipomoea batatas anionic peroxidase swpa2 (swpa2) mRNA, complete cds	1254

Tabla 4-1. (Continuación)

No.	Nombre	ID	Descripción	bp
85	YUCCA2-1	XM_019226976.1	PREDICTED: Camelina sativa probable indole-3-pyruvate monooxygenase YUCCA7 (LOC104700128), mRNA	1733
86	KINASE	XM_006363185	<i>Solanum tuberosum</i> protein kinase 2B, chloroplastic (LOC102594187)	1751
87	YUCCA2-2	XM_019226976.2	PREDICTED: Camelina sativa probable indole-3-pyruvate monooxygenase YUCCA7 (LOC104700128), mRNA	1733

Posteriormente en el programa Primer3 v0.3.0 (<http://frodo.wi.mit.edu>) de Rozen & Skaletsky (2017), el cual es una aplicación que se encuentra para su libre uso en diferentes servidores web y es ofrecida para su implementación por el Whitehead Institute (Rozen & Skaletsky, 2017), se realizó el diseño del primer, para lo cual se hizo la asignación de valores dentro de las casillas que permiten realizar control de parámetros para el diseño de los primer, tales como el tamaño del amplicon que se desea obtener y el tamaño de los primer, ya que es muy recomendable que un primer tenga entre 150 y 250 bases de longitud.

Los 87 primer fueron divididos para ser sintetizados unidos a unos adaptadores comunes, por lo tanto 45 tuvieron adaptadores Ion Torrent PGM (uniA posicionado en 5' a 3' 5' y uniB 3' a 5') y 42 adaptadores Illumina (I5 posicionado en 5' a 3' y I7 3' a 5') lo cual es imprescindible para multiplexar las PCRs. Los primer fueron sintetizados por la empresa MWG Eurofins Genomics en Alemania. Los dos grupos de Primer fueron validados en un pequeño subconjunto de genotipos para garantizar las condiciones de amplificación y la obtención de productos de amplificación distintos y claros.

Una vez se probados los primers fueron agrupados para hacer PCR multiplex según sus condiciones de amplificación con el ADN de cada genotipo, considerando que esto es posible: "Cuando las lecturas de las secuencias de estos amplicones son suficientes para poder alinearse con el ADN de referencia" (Lopez, 2017). De igual forma se diferencié el procedimiento para la construcción de las dos librerías que fueron secuenciadas por la plataforma Ion Torrent PGM y por plataforma Illumina, respectivamente.

Para la reacción de amplificación con los primers agrupados se preparó un coctel en un tubo eppendorf estéril (0,5 ml). La mezcla de reacción estuvo compuesta por bufferTAQ 10X, dNTPs, Taq Polimerasa, primers forward y revers de cada gen, agua HPLC y ADN genómico (Tabla 2).

Tabla 4.2. Cóctel para la amplificación por microsatelites para detección de genes candidatos.

Reactivos	[Inicial]	[Final]	Volumen (µl)
Agua HPLC	-	-	14,4
Buffer TAQ	10x	1x	2,5
dNTPS	25 mM	2,5 mM	2,0
Primer F	100µM	10µM	0,2
Primer R	100µM	10µM	0,2
AND	20 ng/µl	0,1 ng/µl	2,0
Taq polimerasa	5 U/µl	0,04 U/µl	0,1
Volumen total			25

La amplificación se realizó en un termociclador MyGenie 96 Thermal Block®, siguiendo un protocolo específico: una desnaturalización inicial a 94°C por 5 minutos, seguida de 30 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 30 segundos. La temperatura de hibridación varió entre 54°C y 58°C, dependiendo de los primers, durante 30 segundos, con una extensión a 72°C por 45 segundos y una extensión final a 72°C durante 7 minutos. Se incluyó un control negativo en cada grupo de muestra para verificar la ausencia de contaminación.

Los productos de la amplificación fueron examinados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1,5%, utilizando un tampón 1X TAE (40mM Tris-Acetato; 1mM ADTA, pH 8,0) y GelRed™ (Biotium) como tinte. Se empleó el marcador de peso molecular GeneRuler 50 bp DNA Ladder. Las mezclas de muestras se diluyeron a 5 ng/µl y se mezclaron individualmente por genotipo.

Para secuenciar simultáneamente un gran número de individuos, se construyeron librerías de ADN. Esto implicó unir las amplificaciones de cada genotipo en cada multiplex y añadir secuencias adaptadoras en los extremos 5' y 3'. Se tomó 5 µl del

producto de cada multiplex, mezclándolos en un nuevo tubo para obtener un complejo de amplificación por genotipo. Tras una dilución 1/50, se realizó una nueva amplificación PCR utilizando cebadores de códigos de barras específicos (MID o barcode), permitiendo identificar el origen de cada muestra en los productos de secuenciación. Para la plataforma Ion-Torrent se usaron barcodes AK-BK únicos para cada genotipo; en la secuenciación con NGS Illumina/HiSeq 2000/2500 se emplearon barcodes SI5-SI7 de la siguiente manera:

(Before UniAK): 5'GCAAGACTCGAGCATCTCCA<Cgspecific 1>

(Before UniBK): 5' GCGATCGTCACTGTTCTCCA<Cgspecific 2>

(Before SI5): 5' GCAAGACTCGAGCATCTCCA<Cgspecific 1>

(Before SI7): 5' GCGATCGTCACTGTTCTCCA<Cgspecific 2>

Para la reacción de indexación se preparó un coctel en un tubo eppendorf estéril (0,5 ml) para cada uno de los primer AK-BK y SI5-SI7 que se aplicó para los 115 genotipos. La mezcla de reacción estuvo compuesta por bufferTAQ 10X, dNTPs, Taq Polimerasa, primers AK-BK y SI5-SI7, agua HPLC y ADN genómico (Tabla 3 y Tabla 4).

Tabla 4.3. Cóctel para la indexación de primers AK y BK para identificación de genotipos

Reactivos	[Inicial]	[Final]	Volumen (µl)
Agua HPLC	-	-	16,2
Buffer TAQ	10x	1x	2,5
dNTPS	25 mM	2 mM	2,0
Primer AK	10 µM	0,08 µM	0,2
Primer BK	1 µM	0,08 µM	2,0
AND	20 ng/µl	0,1 ng/µl	2,0
Taq polimerasa	5 U/µl	0,04 U/µl	0,1
Volumen total			25

La amplificación se llevó a cabo en un termociclador (MyGenie 96 Thermal Block®). El programa a utilizar fue el mismo que en la PCR de multiplex, de igual modo los productos amplificados fueron visualizados por electroforesis horizontal en geles de agarosa (1,5%).

Tabla 4.4. Cóctel para la indexación de primers SI5 y SI7 para identificación de genotipos

Reactivos	[Inicial]	[Final]	Volumen (μ l)
Agua HPLC	-	-	16,2
Buffer TAQ	10x	1x	2,5
dNTPS	25 mM	2,5 mM	2,0
Primer SI5	10 μ M	0,08 μ M	0,2
Primer SI7	1 μ M	0,08 μ M	2,0
AND	20 ng/ μ l	0,1 ng/ μ l	2,0
Taq polimerasa	5 U/ μ l	0,04 U/ μ l	0,1
Volumen total			25

Tras comprobar la calidad de los productos amplificados, se tomaron alícuotas de cada muestra, las cuales se combinaron en proporciones iguales en un tubo eppendorf. Esta mezcla se purificó utilizando las columnas del GeneRead Size Selection Kit® (QIAGEN GmbH – Alemania). Para verificar la calidad de la librería final, se empleó el bioanalizador Agilent 2100 Bioanalyzer (Agilent Technologies, EE. UU.) utilizando el kit de alta sensibilidad Agilent High Sensitivity DNA Kit (López, 2017).

Las librerías purificadas fueron enviadas para secuenciación mediante la novedosa tecnología ION PROTON (chip de 318G) y ILLUMINA (chip de 10 Gb). Los resultados son obtenidos en millones de secuencias RAD con el fin de capturar regiones codificadas del genoma de los 115 genotipos de papas que fueron evaluados.

Para procesar los datos, se prepararon varios archivos esenciales:

1. Un archivo con una lista de MIDs que codifican secuencias identificativas del genotipo (Archivo MIDS.prn).
2. Un archivo con secuencias de amplicones de cada gen candidato en formato fasta (Archivo CGList.txt).
3. Datos fenotípicos recogidos.
4. Archivo comprimido con datos de secuenciación en formato fastaQ, incluyendo lecturas y archivos de calidad asociados, convertidos para Windows mediante Unix2win (Archivo Crag1.fastaQ).

Los archivos Crag1.FastaQ se procesaron de manera independiente, dividiéndose en dos:

1. Crag1T.fasta, que contiene lecturas de secuenciación de más de 120pb, incluyendo secuencias de cebadores y MIDs.
2. Crag1T.qual, que recopila los datos de calidad de cada lectura.

Se filtraron las secuencias que contenían MIDs identificativos, creando un archivo fasta (Crag1Z.fasta) con secuencias específicas iniciadas y terminadas por cebadores específicos y nombradas con caracteres procedentes de los MIDs.

Para identificar genes candidatos, se detectaron secuencias de 10pb al inicio y al final de cada gen candidato, generando un archivo fasta (Crag1Y.fasta) con secuencias de amplicones y numerando cada secuencia con el número de gen candidato.

Se crearon archivos individuales para secuencias de cada gen candidato en diferentes genotipos (CGi.fasta). Estos datos se filtraron para separar los genes candidatos por genotipo, utilizando la abreviatura del MID en el nombre de cada secuencia. Se requirió un mínimo de 3 lecturas del gen candidato para incluirse en el archivo. Se crearon también archivos para alineaciones múltiples con Clustal W y otros datos relevantes.

Para detectar patrones, se basó la diversidad alélica en la repetición de secuencias idénticas, seleccionando alelos y patrones con mayor frecuencia. Se crearon archivos con resultados estadísticos y secuencias más repetitivas.

Para definir patrones, se determinó la cantidad de alelos posibles para cada gen candidato en el conjunto de genotipos, seleccionando los cuatro patrones (2+2) más frecuentes.

Para asociar alelos a la composición alélica, se depuró el conjunto de alelos mediante alineamiento de secuencias y determinación manual del conjunto final de alelos para cada gen candidato. Se alinearon secuencias en formato ClustalW, identificando visualmente SNPs e Indels como variaciones alélicas.

Se asociaron alelos seleccionados con el genotipo correspondiente, buscando coincidencias totales entre secuencias de alelos seleccionados y todas las secuencias

posibles de los genotipos en cada gen candidato. Se utilizó también un método alternativo basado en la coincidencia de SNPs entre genotipos y la secuencia patrón, asociando secuencias de genotipos que coincidían con la región de 2pb anterior y posterior a las variaciones (SNP e Indel) en el patrón de referencia.

Se continúa con la determinación manual de la cantidad de alelos de cada genotipo según las frecuencias de las secuencias individuales; así como con la determinación del potencial de patrones que existen para cada uno de los CG de la colección y se realizará una determinación de patrones de población para CG de lectura baja, determinando por encima del número potencial de patrones que existen para un CG en el grupo de genotipos evaluados, para aquellos casos de CG con números de lectura totales bajos.

Se realizó un análisis de estructura de población y diferenciación genética utilizando un modelo bayesiano implementado en el software STRUCTURE, sin información de población a priori utilizando un modelo tetraploide (Andigena: 1 = AAAA, 2 = AAAB, 3 = AABB, 4 = ABBB, 5 = BBBB; Phureja: 1 = AA, 3 = AB, 5 = BB). Los análisis se realizaron variando el número de posibles subpoblaciones (K) de 1 a 10, con diez repeticiones independientes, asumiendo un modelo de mezcla con correlacionadas frecuencias alélicas y un burn-in de 50.000 y 150.000 iteraciones. El número óptimo de subpoblaciones se estableció utilizando el método de Evanno, Regnaut, & Goudet, (2005), en STRUCTURE Harvester python script versión 0.6.8 (Earl & VonHoldt, 2012). Estos resultados fueron analizados utilizando el programa CLUMPP que minimiza la varianza en todas las interacciones, que determina cuatro métricas adicionales (Mean LnP (K), Stdev LnP (K), Ln'(K), (|Ln''(K)|) implementadas en StructureSelector. El número de subpoblaciones se confirmó con un análisis de componente principal (PCoA) realizado en el paquete GeneAIEx version 6.5.

Finalmente, se llevó a cabo un análisis exhaustivo de la diversidad genética. Se calcularon parámetros como la frecuencia del alelo más común, frecuencias alélicas y genotípicas para cada locus, heterocigosidad esperada (H_e) y observada (H_o), y el contenido de información polimórfica (PIC; calculado como $PIC_i = 1 - \sum p_i^2$, donde p_i representa la frecuencia de los alelos i en cada locus) para los loci y/o haplotipos polimórficos bialélicos de los genes candidatos. Todo esto se realizó utilizando el software Cervus versión 3.0.7.

Además, se empleó GeneAIEx versión 6.5 para efectuar pruebas de Chi-cuadrado en cada locus, con el fin de determinar posibles desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE). Según esta metodología, la hipótesis nula ($H_0=0$; valor $P > 0.005$) indica que la población está en equilibrio y que existe apareamiento aleatorio.

Se llevó a cabo un análisis entre poblaciones en el que se calcularon los coeficientes de diferenciación genética y los estadísticos F, incluyendo Fit, Fis y Fst, según Wright (1949). Además, el flujo génico (Nm) se estimó utilizando la fórmula $Nm = (1-FST) / 4FST$, propuesta por Wright (1949). Paralelamente, se elaboró una matriz de distancia genética entre las familias basada en el método de Nei (1972), utilizando el software GeneAIEx para todos estos cálculos.

La relación filogenética entre las variedades de papa se llevó a cabo mediante el criterio de optimización de Máxima Verosimilitud, usando el programa IQ-TREE (v 1.6.8). El mejor modelo de sustitución de nucleótidos (HKY+Y) se seleccionó previamente utilizando jModelTest. Para obtener el soporte de los nodos se utilizó el método de bootstrapping con 200000 pseudoréplicas.

4.2 Resultados y discusión

Los datos de secuenciación obtenidos a través de la plataforma Ion Torrent, usando el chip 318 y recibidos en formato FASTQ comprimido, arrojaron un promedio de 11.428 Gb, equivalente a 480.010 lecturas, una vez se excluyeron las secuencias policlonales, dímeros y secuencias de baja calidad. En cuanto a la secuenciación realizada con la tecnología Illumina, se obtuvieron 66.837 Gb, correspondientes a 3.007.688 lecturas. El análisis de correlación entre el número total de lecturas, la frecuencia en los genotipos de la población y el número de amplicones reveló una correlación inversa significativa entre el número de amplicones y la frecuencia en los genotipos de la población ($-0,52$ $p=0,0001$). Sin embargo, el número total de lecturas no mostró correlación significativa con ninguna de las variables mencionadas (Amplicon Vs lecturas= $-0,1750$ $p=0,1533$; Frecuencia VS lecturas = $0,1503$ $p=0,2212$ y Allelos VS lecturas = $0,1370$ $p=0,2651$).

Los resultados de esta investigación concuerdan con lo mencionado por Valderrama et al, (2020), quienes mencionan que mediante el sistema Ion Torrent, existe la posibilidad de obtener un gran número de lecturas a bajo costo, siendo el tamaño medio de las lecturas de 200pb y con capacidad de generar en torno a 130 millones de lecturas y 50 Gb de secuenciación. Mientras que para Illumina se menciona su capacidad de generar un gran número de lecturas (hasta 20.000 millones), siendo su mayor inconveniente el tamaño de las lecturas obtenidas, que puede ser de 50 a 300 pb, debido a los ciclos de regeneración de los terminadores reversibles que no son totalmente eficaces (Valderrama, Ortigosa, & Cañas, 2020).

El proceso de filtrado inicial de las secuencias resulta en una reducción del número total de secuencias secuenciadas disponibles para etapas posteriores, pero este paso es crucial para mejorar la identificación de SNPs. Esto se logra mediante criterios específicos que ayudan a minimizar errores y aumentar la precisión, como establecer un número mínimo de lecturas por genotipo, asegurar que al menos el 90% de los nucleótidos de un genotipo se mapeen en la misma posición, y evitar el ocultamiento de SNPs en homopolímeros. Además, se realiza un filtrado detallado comparando los datos de cada genotipo con el conjunto de datos total y de referencia, descartando aquellos con grandes diferencias. Como resultado de este riguroso proceso, el número de lecturas obtenidas de la biblioteca de Ion Torrent disminuyó en un 11,5%, y las de Illumina en un 8,2%.

En el filtrado de los genes candidatos, se redujo el número de lecturas o frecuencias al considerar solo las primeras 10 bases precisas de los cebadores específicos "forward" y "reverse". Esta selección resultó en una disminución del número total de lecturas en ambas librerías: un 88,5% de las lecturas se mantuvieron en Ion Torrent, mientras que en Illumina se conservó el 91,8%. El promedio de lecturas totales disponibles después del filtrado inicial fue de 68.356,16 para Ion Torrent y de 19.911,08 para Illumina. Además, el tamaño promedio de los amplicones varió entre las dos librerías, siendo de 266 pb para Illumina y de 168 pb para Ion Torrent, en línea con los rangos descritos por Valderrama et al., (2020).

Se efectuó un análisis de correlación de Pearson para examinar la relación entre el tamaño de los fragmentos amplificados y el número de lecturas obtenidas en ambas

librerías. Los resultados revelaron una correlación negativa débil (-0.29), pero estadísticamente significativa ($p < 0.05$), lo que indica que un aumento en el tamaño de los fragmentos tiende a reducir el número de lecturas.

En las tablas 4.6 y 4.7 se detalla el número de lecturas para cada gen candidato de ambas librerías, mostrando una variabilidad considerable. Existen diferencias notables entre el número máximo y mínimo de lecturas por librería, posiblemente debido a factores como el proceso de multiplexado, las variaciones en las temperaturas de fusión de los cebadores o errores de secuenciación que resultaron en la pérdida de lecturas durante el filtrado, especialmente si los cebadores flanqueantes no coincidían exactamente con la secuencia original.

Tabla 4.5. Genes candidato con número de lecturas de la librería Illumina y sus frecuencias en los genotipos de la población.

CG-No	Nombre	Amplicon	Total, lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG1	KSU	289	193488	40	7	6
CG2	SWAPA2	200	48053	42	4	3
CG3	BADH	145	46337	41	4	5
CG4	FFT1	254	29031	38	5	7
CG5	ABCG40	298	17976	39	3	2
CG6	GORK	287	14652	39	3	2
CG7	EFF	254	13617	38	3	5
CG8	FFT2	273	13104	38	2	1
CG9	APX	169	11704	38	4	3
CG10	ABH1	295	11322	39	2	1
CG11	IICB	253	6574	38	3	2
CG12	CaPK	300	5640	39	3	2
CG13	DGR	155	4915	37	4	11
CG14	HDA191	285	4582	41	2	5
CG15	PER64	300	4074	39	2	7
CG16	ABCG22	280	3914	39	4	5
CG17	CDL	274	3580	35	2	5
CG18	PK5	152	3080	35	2	1
CG19	G6PD	180	2543	38	2	6
CG20	CLC	281	2008	39	2	1

Tabla 4-5. (Continuación)

CG-No	Nombre	Amplicon	Total, lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG21	PER	285	431	22	3	3
CG22	AVP1	295	30428	1	1	0
CG23	NCED1	293	3983	1	1	0
CG24	PIP1	290	2830	1	1	0
CG25	Atrbo	280	526	0	0	0
CG26	P14	290	332	0	0	0
CG27	PCP3	268	192	0	0	0
CG28	HDA6	283	189	0	0	0
CG29	LHCB6	282	176	0	0	0
CG30	ABO	300	160	0	0	0
CG31	YUCCA2-1	264	137	0	0	0
CG32	CPK21	297	95	0	0	0
CG33	YUCCA2-2	282	85	0	0	0
CG34	Phos	261	69	0	0	0
CG35	CYP70	261	61	0	0	0
CG36	CHIA1	285	51	0	0	0
CG37	AUXIN	293	48	0	0	0
CG38	Kinase	286	17	0	0	0
CG39	PRX	297	6	0	0	0
CG40	AHK1	279	0	0	0	0
CG41	MRP41	297	0	0	0	0
CG42	VPP1	298	0	0	0	0

GC= representa el nombre del gen candidato; CEBADOR= se refiere a la pareja de cebadores utilizada; AMPLICÓN= indica el tamaño en pares de bases del amplicón correspondiente al gen candidato; LECTURAS= denota el número o frecuencia de lecturas obtenidas para cada gen candidato; y GT= muestra la frecuencia de presencia de cada gen candidato en los genotipos de la población evaluada, la cual consta de 115 individuos.

Tabla 4.6. Genes candidato con número de lecturas de la librería Ion Torrent y sus frecuencias en los genotipos de la población.

CG-No	Nombre	Amplicon	Total, lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG-43	ERECTA-3	151	506235	101	3	38
CG-44	Banda16	176	199032	101	4	4
CG-45	EST710511	232	196317	89	6	26
CG-46	CBF	181	180553	44	4	12
CG-47	AtHB7	150	155496	44	2	1
CG-48	Banda14	200	136598	44	2	1
CG-49	G3-3	155	126584	45	2	1
CG-50	ERECTA-1	163	84827	92	6	5
CG-51	RAP3	150	81243	102	3	10
CG-52	G3-1(2)	161	75731	104	3	2
CG-53	HOS1	165	72809	104	5	34
CG-54	G4-7	159	71391	74	9	48
CG-55	ASK-H1	200	68082	91	4	48
CG-56	RAP2	158	64726	103	2	1
CG-57	RD22	154	57865	103	7	39
CG-58	G3-1	171	55200	102	2	2
CG-59	G1-2	150	51810	104	7	38
CG-60	At1-1	171	47399	102	4	3
CG-61	B19sb	150	40383	104	2	37
CG-62	RAP1	186	39586	85	2	1
CG-63	RAP4	200	33861	99	3	3
CG-64	SINAGS	209	33543	101	3	47
CG-65	ERECTA-2	185	32501	101	4	40
CG-66	ASK-C3	150	30508	105	5	12
CG-67	MBF1C	197	29079	105	6	46
CG-68	At1-2	119	26198	106	3	34
CG-69	G3-3(2)	165	25030	91	3	12
CG-70	SAB-1	149	23687	94	2	1

Tabla 4-6. (Continuación)

CG-No	Nombre	Amplicon	Total, lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG-71	Hos	190	20122	35	4	2
CG-72	B20	204	17967	67	3	47
CG-73	CBL-2	101	11402	72	6	51
CG-74	G2-4	150	9869	93	2	1
CG-75	AREB	190	9425	60	4	4
CG-76	G2-5	162	9390	89	3	43
CG-77	ERD	172	9197	89	4	40
CG-78	PP2C	140	7017	85	2	1
CG-79	Banda18Bis	179	7002	74	2	43
CG-80	G1-4	183	6862	83	3	9
CG-81	F14J22-7-2	103	4611	54	2	9
CG-82	SAB-4	150	3488	93	5	35
CG-83	Banda1	202	176795	1	1	0
CG-84	G2-2	160	127554	1	1	0
CG-85	SAB-3	153	38125	1	1	0
CG-86	Banda8	174	2571	1	1	0
CG-87	Banda15	187	17	0	0	0

GC= representa el nombre del gen candidato; CEBADOR= se refiere a la pareja de cebadores utilizada; AMPLICÓN= indica el tamaño en pares de bases del amplicón correspondiente al gen candidato; LECTURAS= denota el número o frecuencia de lecturas obtenidas para cada gen candidato; y GT= muestra la frecuencia de presencia de cada gen candidato en los genotipos de la población evaluada, la cual consta de 115 individuos.

Tabla 4.7. Genes candidato con número de lecturas de la librería Ion Torrent y sus frecuencias en los genotipos de la población.

CG-No	Nombre	Amplicon	Total lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG-43	ERECTA-3	151	506235	101	3	38
CG-44	Banda16	176	199032	101	4	4
CG-45	EST710511	232	196317	89	6	26

Tabla 4-7. (Continuación)

CG-No	Nombre	Amplicon	Total lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG-46	CBF	181	180553	44	4	12
CG-47	AtHB7	150	155496	44	2	1
CG-48	Banda14	200	136598	44	2	1
CG-49	G3-3	155	126584	45	2	1
CG-50	ERECTA-1	163	84827	92	6	5
CG-51	RAP3	150	81243	102	3	10
CG-52	G3-1(2)	161	75731	104	3	2
CG-53	HOS1	165	72809	104	5	34
CG-54	G4-7	159	71391	74	9	48
CG-55	ASK-H1	200	68082	91	4	48
CG-56	RAP2	158	64726	103	2	1
CG-57	RD22	154	57865	103	7	39
CG-58	G3-1	171	55200	102	2	2
CG-59	G1-2	150	51810	104	7	38
CG-60	At1-1	171	47399	102	4	3
CG-61	B19sb	150	40383	104	2	37
CG-62	RAP1	186	39586	85	2	1
CG-63	RAP4	200	33861	99	3	3
CG-64	SINAGS	209	33543	101	3	47
CG-65	ERECTA-2	185	32501	101	4	40
CG-66	ASK-C3	150	30508	105	5	12
CG-67	MBF1C	197	29079	105	6	46
CG-68	At1-2	119	26198	106	3	34
CG-69	G3-3(2)	165	25030	91	3	12
CG-70	SAB-1	149	23687	94	2	1
CG-71	Hos	190	20122	35	4	2
CG-72	B20	204	17967	67	3	47
CG-73	CBL-2	101	11402	72	6	51

Tabla 4-7. (Continuación)

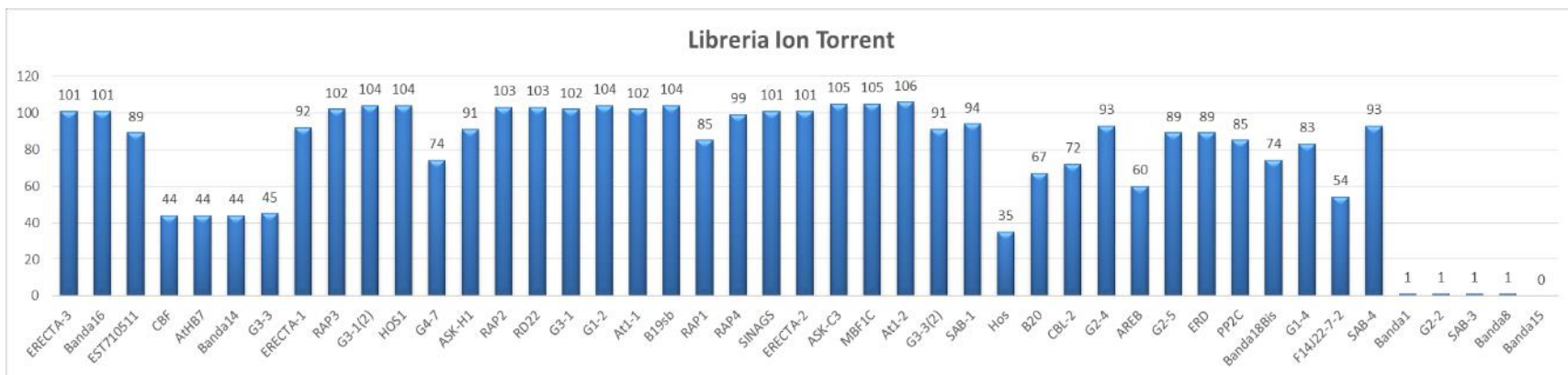
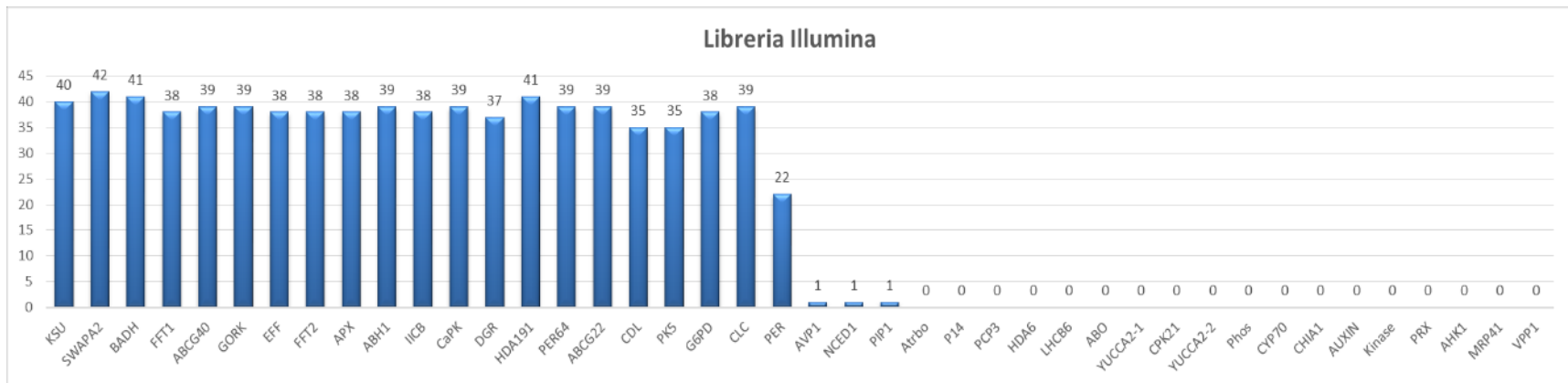
CG-No	Nombre	Amplicon	Total lecturas	Frecuencia en los genotipos de población	Nº alelos	Nº SNP
CG-74	G2-4	150	9869	93	2	1
CG-75	AREB	190	9425	60	4	4
CG-76	G2-5	162	9390	89	3	43
CG-77	ERD	172	9197	89	4	40
CG-78	PP2C	140	7017	85	2	1
CG-79	Banda18Bis	179	7002	74	2	43
CG-80	G1-4	183	6862	83	3	9
CG-81	F14J22-7-2	103	4611	54	2	9
CG-82	SAB-4	150	3488	93	5	35
CG-83	Banda1	202	176795	1	1	0
CG-84	G2-2	160	127554	1	1	0
CG-85	SAB-3	153	38125	1	1	0
CG-86	Banda8	174	2571	1	1	0
CG-87	Banda15	187	17	0	0	0

Para determinar un conjunto preliminar de patrones en los genotipos, se aplicaron filtros iniciales a los alelos bajo ciertas condiciones: diploidía 4x, un mínimo de dos secuencias totales consideradas, y un mínimo de dos secuencias repetitivas por alelo. Esto implicó seleccionar únicamente los patrones más frecuentes de todas las lecturas para cada genotipo, que contuvieran hasta cinco lecturas con al menos dos repeticiones de cada secuencia patrón, denominadas secuencias repetitivas. Se generaron nuevos archivos, incluyendo uno con resultados estadísticos, otro con las secuencias más repetitivas y otro mostrando alineamientos múltiples realizados.

Además, las tablas 4.6 y 4.7 presentan la frecuencia de los genotipos en los genes candidatos de cada librería. Según los gráficos de la figura 1, no todos los genes candidatos estaban presentes en cada genotipo, y algunos genes candidatos incluso no se encontraron en ninguno de los genotipos de la población estudiada, tales como: Atrbo (CG25), P14 (CG26), PCP3 (CG27), HDA6 (CG28), LHCB6 (CG29), ABO (CG30),

YUCCA2-1 (CG31), CPK21 (CG32), YUCCA2-2 (CG33), Phos (CG34), CYP70 (CG35), CHIA1 (CG36), AUXIN (CG37), Kinase (CG38), PRX (CG39), AHK1 (CG40), MRP41 (CG41), VPP1 (CG42) y Banda15 (CG-87).

Figura 4.1. Frecuencias de los genotipos que constituyen la población en relación con los genes candidatos de cada librería. El eje vertical representa el número de genotipos, mientras que el eje horizontal detalla cada gen candidato correspondiente a cada librería.

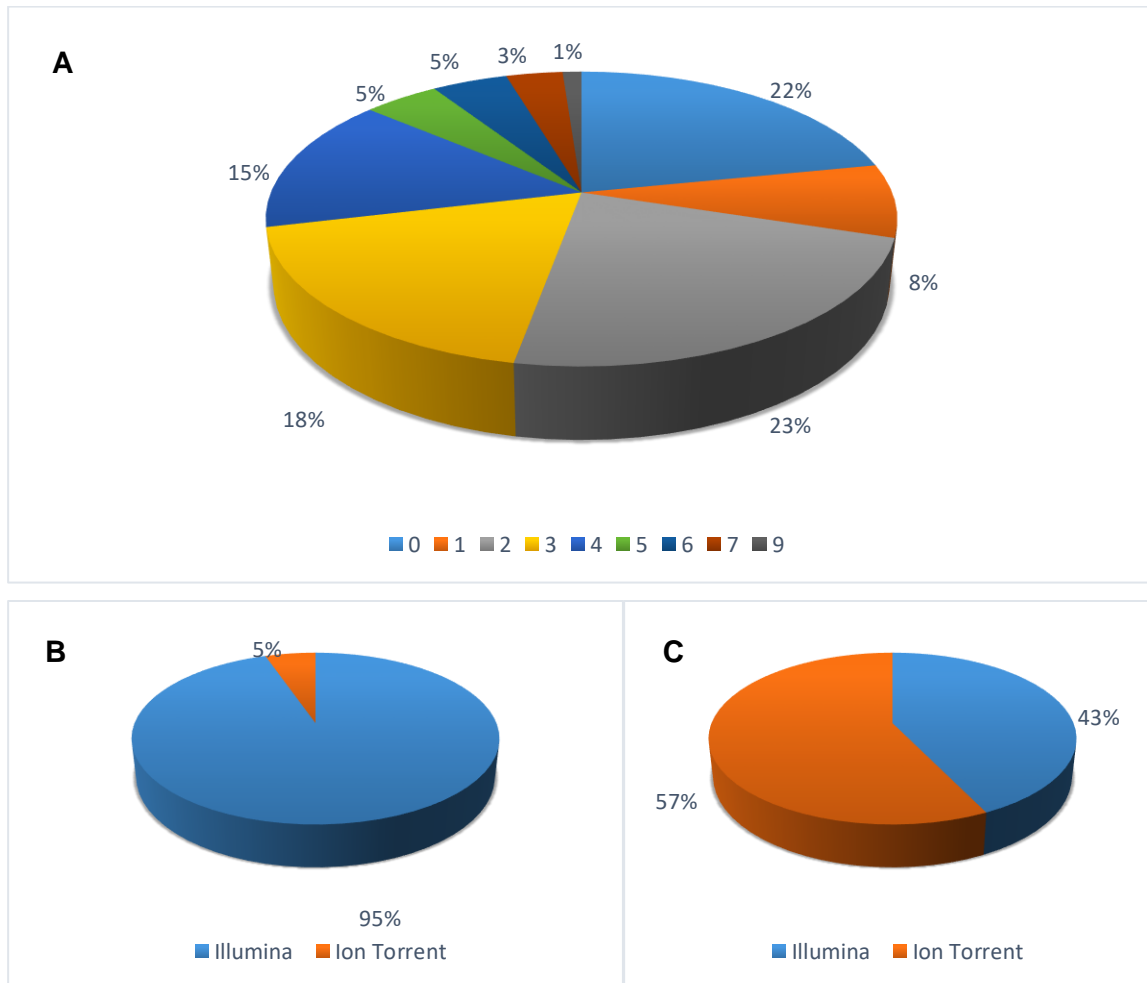


En promedio, se obtuvieron 48 genotipos por cada gen candidato, siendo 19 genotipos para la plataforma Illumina y 77 genotipos para Ion Torrent, lo que representa una presencia del 43.07% en la población. La librería de Ion Torrent presentó la mayor cantidad de genes candidatos en la mayoría de los genotipos con más de 100 genotipos, con un total de 16 genes candidatos (ver figura 4.1). Un aspecto notable de los patrones obtenidos (cuyos resultados no se presentan aquí) es la ausencia de ciertos genes candidatos en el estudio, debido a que no se identificaron patrones en la población tras el proceso de filtrado.

Aquellos corresponden a: Atrbo (CG25), P14 (CG26), PCP3 (CG27), HDA6 (CG28), LHCB6 (CG29), ABO (CG30), YUCCA2-1 (CG31), CPK21 (CG32), YUCCA2-2 (CG33), Phos (CG34), CYP70 (CG35), CHIA1 (CG36), AUXIN (CG37), Kinase (CG38), PRX (CG39), AHK1 (CG40), MRP41 (CG41), VPP1 (CG42) y Banda15 (CG-87) y que algunos genes candidatos mostraron un único patrón AVP1 (CG22), NCED1 (CG23), PIP1 (CG24), Banda1 (CG-83), G2-2 (CG-84), SAB-3 (CG-85) y Banda8 (CG-86).

Para determinar la composición alélica de la población y los patrones finales, se utilizaron 213 amplicones (70,11%) que llegaron a esta etapa final del proceso. Estos hallazgos revelaron la ausencia de patrones en 19 genes candidatos en la población, 7 poseían un único patrón, 20 genes candidatos tenían 2 patrones o alelos, 16 con 3 alelos, 13 con 4 alelos, 4 con 5 y 6 alelos, 3 con 7, y 1 de ellos con 9 patrones en la población (Figura 2a). De los 19 genes candidatos que no obtuvieron patrón 18 fueron de la librería realizada con Illumina y uno de Ion torrent y este correspondió a bandas diferenciales obtenidos en el experimento de cDNA-AFLP (Figura 2b). En cuanto a los de patrones único tres fueron de Illumina y cuatro de Ion Torrent, de estos últimos dos fueron de experimento de cDNA-AFLP y los otros dos de genes co-localizados (Figura 4.2C).

Figura 4.2. Resultados del análisis manual para determinar los patrones de los genes candidatos: A) Resumen gráfico del conjunto total de resultados obtenidos; B) Gráfico basado en el origen de los genes candidatos que no presentaron ningún patrón; C) Gráfico basado en el origen de los genes candidatos que mostraron un patrón único.



Se identificaron 1876 SNPs en genes candidatos con dos o más patrones, todos siendo SNPs sin ningún Indel registrado. Las técnicas utilizadas para obtener estas secuencias ofrecen varias ventajas, como la caracterización y genotipificación molecular de la población estudiada, la identificación fácil de SNPs y nuevos marcadores sin necesidad de fraccionamiento por tamaño, sin depender de secuencias de referencia, y con alta eficiencia. Esto se debe a que se parte de un pool de ADN de germoplasma diverso con cobertura redundante, obtenido con menos etapas de PCR y purificación y con un número reducido de muestras. Estas características hacen de esta técnica una de las

más preferidas para análisis de mapeo por asociación a lo largo del genoma, siendo ampliamente utilizada en especies como arroz, soja o sorgo (López, 2017; Davey et al., 2011; Grattapaglia et al., 2011; Huang et al., 2013; Iquira et al., 2015; Sonah et al., 2015).

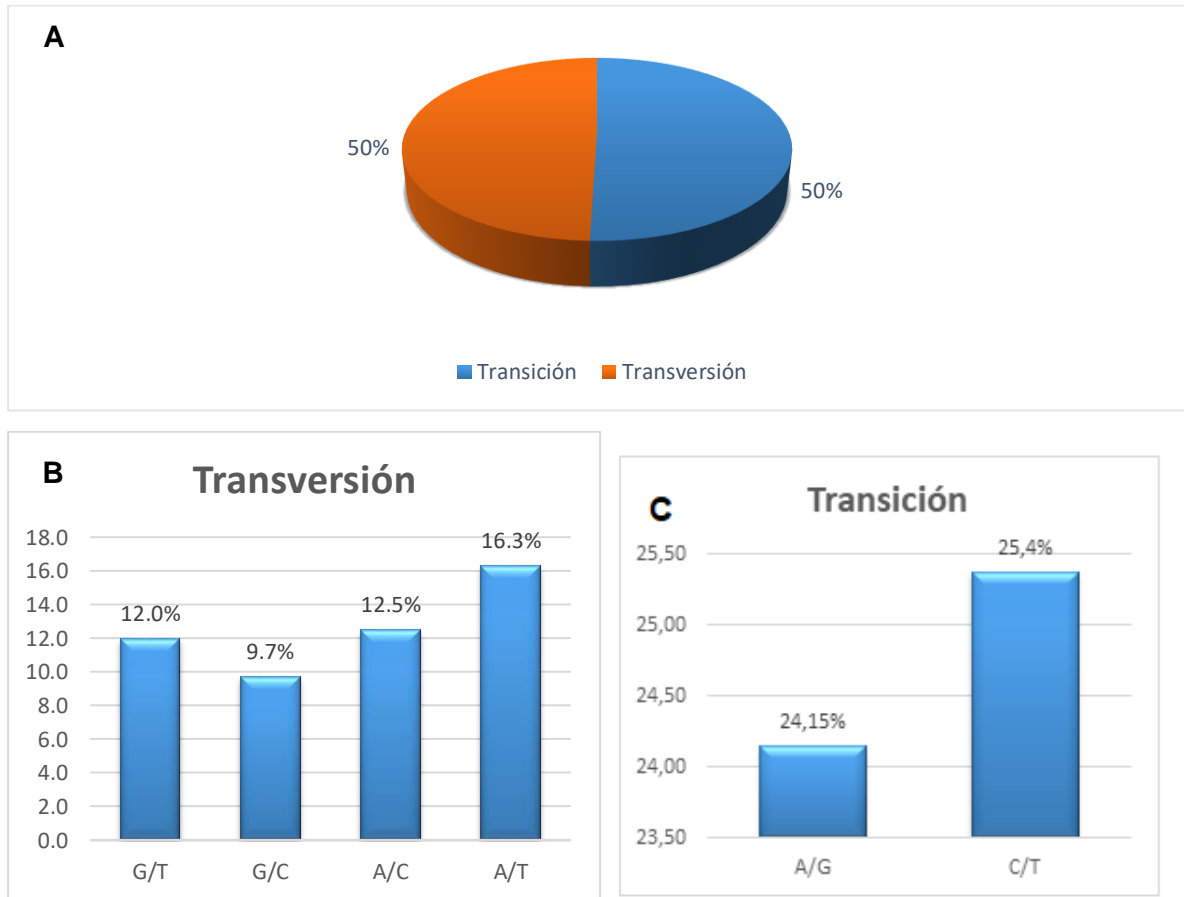
La tabla 4.8 muestra que, para los genes candidatos con dos patrones, el ratio es de 2 SNPs por gen, mientras que para aquellos con tres patrones, se registraron 550 SNPs, con un promedio de 34 SNPs por gen. En los genes con cuatro alelos, la media fue de 27 SNPs y un total de 347 SNPs, y en aquellos con cinco, el promedio fue de 46 SNPs y un total de 184 SNPs. Para los genes con seis alelos, se obtuvieron 59 SNPs en promedio y un total de 237 SNPs, en los de siete, un total de 186 SNPs y un promedio de 61 SNPs, y para los de nueve alelos, un total y promedio de 107 SNPs. El gen candidato con mayor número de SNPs fue Banda18BIS (CG-79) con 112 SNPs, seguido por CBL-2 (CG-73; 6 alelos) con 110 SNPs.

Tabla 4.8. SNPs detectados y sus tipos

No. Alelos	SNP	Transición		Transversión				
		A/G	C/T	G/T	G/C	A/C	A/T	
2 Pat	262	71	59	33	26	32	41	
> 2 Pat	1614	382	417	192	156	202	265	
Total	1876	453	476	225	182	234	306	
2 Pat	262	71	59	33	26	32	41	
Total, Transición		929		Total, Transversión				947

La figura 4.3 indican que el 50,5% de los SNPs eran trasversiones, con A/T siendo el cambio de base más común, especialmente en genes candidatos con más de dos patrones. En cambio, las transiciones constituyeron el 49,5% de los SNPs, con C/T como el cambio más frecuente, representando el 25,4%. La tabla 8 muestra que, en los genes candidatos con solo dos patrones, el cambio más común fue A/G, seguido por C/T.

Figura 4.3. Clasificación de SNPs. A) Porcentaje de transiciones y transversiones totales. B) Transiciones totales (A/G). C) Transversos totales (G/T, G/C, A/C y A/T).



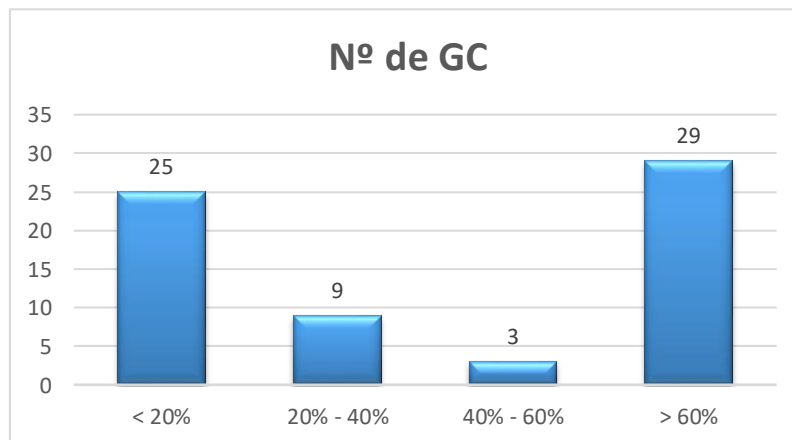
En los amplicones secuenciados, que abarcaron un total de 729,079 pares de bases, se identificó una relación de 1 SNP por cada 3,889 pares de bases. De los genes candidatos estudiados, se detectaron patrones en 61 amplicones, resultando en un promedio de 27 SNPs por amplicón.

La asociación de patrones de cada gen candidato con los genotipos individuales se realizó a través del software ASPAM, comparando la longitud de los SNPs y las 3 bases adyacentes para asociar los patrones a los genotipos, incluyendo valores perdidos y frecuencias genotípicas. En total, se identificaron 4659 combinaciones de alelos para 61 genes candidatos con dos o más patrones en 115 genotipos analizados. Sin embargo, se observaron 2665 valores perdidos en distintos genotipos y genes candidatos, con un promedio de 43 combinaciones alélicas por genotipo/gen candidato.

Además, se identificó que 25 de los 61 genes candidatos presentaron menos del 20% de valores perdidos en el conjunto de genotipos, mostrando diversas combinaciones de alelos. En contraste, genes como CG1 (KSU) y otros hasta CG71 (Hos) mostraron más del 60% de valores perdidos en sus genotipos. Estos resultados, comparados con estudios previos, aportan información valiosa para la estimación de la variabilidad genética de la especie estudiada, destacando que el número de alelos está directamente relacionado con la cantidad de muestras y el material de origen (Pacheco et al., 2014).

En los genotipos que no mostraron combinaciones alélicas se identificaron valores faltantes. De acuerdo con el gráfico de la figura 4, de los 61 genes candidatos (GC), 25 de ellos tuvieron menos del 20% de valores faltantes en el conjunto de genotipos y mostraron diversas combinaciones de alelos. Sin embargo, varios genes candidatos, específicamente CG1 (KSU), CG2 (AWAPA2), CG3 (BADH), hasta CG71 (Hos), presentaron una proporción significativa de valores faltantes, superando el 60% en sus respectivos genotipos.

Figura 4.4. Gráfico del número de GC agrupados por su porcentaje (%) de valores perdidos en los genotipos de papa evaluados organizados en diferentes rangos



Se observó que 40 de los 61 genes candidatos tenían más de dos alelos (multi-locus) en diferentes genotipos. Los genes candidatos con una composición no bialélica, un alto porcentaje de multi-locus y más del 60% de datos perdidos fueron descartados. Comparativamente, estudios previos como el de López (2020) y Tagliotti (2019), reportaron matrices de SNPs significativamente mayores que las obtenidas en esta

investigación, lo cual puede atribuirse a diferencias en las técnicas de genotipificación y a posibles inserciones, sustituciones o supresiones en los sitios de anclaje de los marcadores, como señalan Chambers & MacAvoy (2000).

La investigación se centró luego en los genes candidatos bialélicos presentes en al menos el 95% de la población. De estos, el 86% de los genotipos evaluados se encontraban en estado heterocigoto, con 6 genes mostrando más del 30% de sus genotipos en este estado.

La Tabla 4.9 presenta los resultados de diversidad genética para 26 genes candidatos bialélicos. De los 1066 SNPs identificados en estos genes, cinco correspondían a genes candidatos individuales, mientras que en los 21 genes restantes, los SNPs estaban situados en regiones cercanas formando haplotipos. Por ejemplo, el gen candidato GC15-PER64 presenta un haplotipo constituido por SNPs entre las bases 20 y 33.

Tabla 4.9. Nombres de genes candidatos multi-locus y la cantidad correspondiente de SNPs generados en los genotipos de papa.

Nombre gen	No de SNPs	Nombre gen	No de SNPs
RAP3	10	G2-4	1
G3-1(2)	2	G2-5	91
MBF1C	96	RAP1	1
RAP3	10	ERECTA-3	78
B19sb	81	RAP4	3
EST710511	26	RAP2	1
SINAGS	100	HOS1	84
PP2C	1	ERECTA-2	93
SAB-1	1	ERECTA-1	5
ERD	96	At1-1	3
G3-3(2)	19	At1-2	60
G1-2	86	RD22	84
Banda16	4	G1-4	30

Figura 4.5. Gráficos que muestran las frecuencias de las combinaciones alélicas de los genes candidatos bialélicos, representadas a través de sus frecuencias genotípicas.

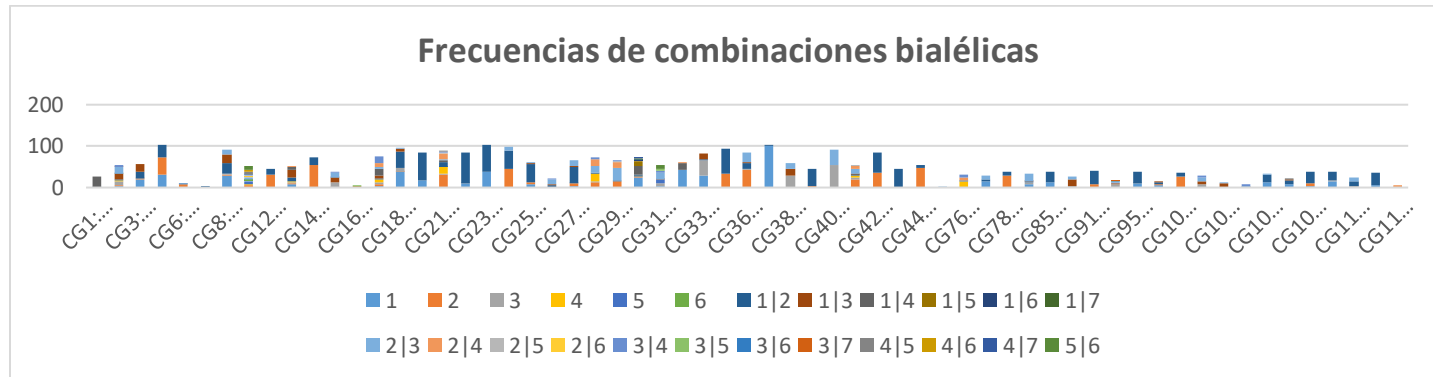
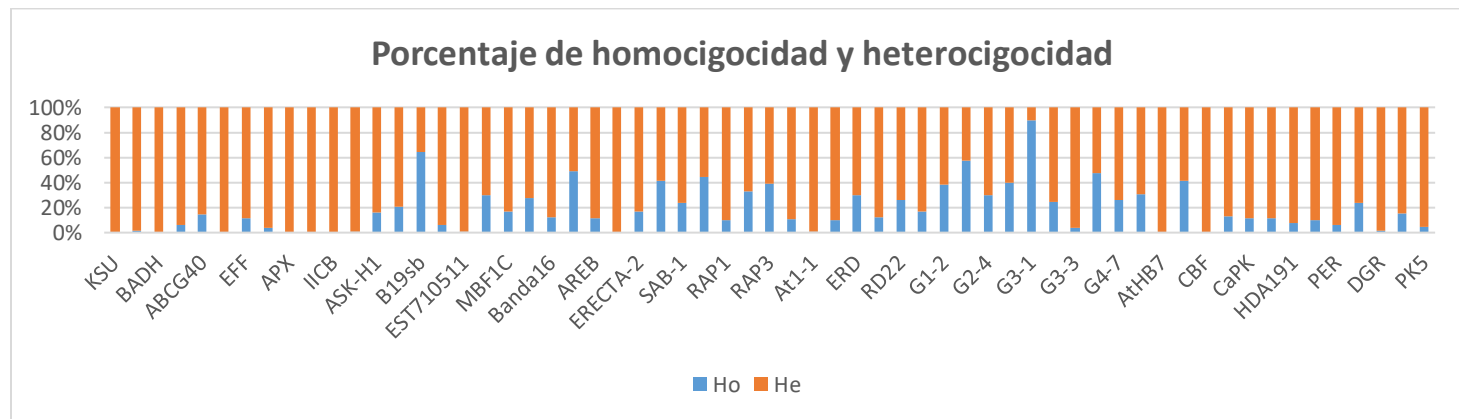


Figura 4.6. Gráficos del porcentaje de homociguidad (Ho) y heterociguidad (He) de los genes candidatos



El análisis de la estructura poblacional de la colección estudiada discriminó dos poblaciones principales (K = 2; tabla 4.10 y figura 4.7), lo cual se corroboró mediante análisis de conglomerados Neighbor (Figura 4.8a) mediante un dendograma obtenido a partir de un análisis de identidad donde se separó con un coeficiente de disimilaridad de 0.30 dos grupos, y el análisis de componentes principales (ACP) para lo cual se estableció un valor de desequilibrio de ligamiento con un DL=0,001 en el que el 45,5% de la variabilidad fue explicada por los dos primeros componentes (Figura 4.8b). El primer componente explica el 34.3% de la varianza total y separa el grupo de *Phurejas* (rojo) de las Andigenas (azul). La primera población, nombrada como Andigena, contiene 62 accesiones (62,6% de la colección) de las cuales 27 según sus datos de pasaporte corresponde a Phureja. 37 genotipos de la población (37,4%) constituyeron la segunda población, denominada Phureja, que reagrupó 10 accesiones con datos de pasaporte de Andigena.

Tabla 4.10. Estadística del STRUCTURE resultante del análisis de 2 poblaciones de papa (*S. tuberosum* grupo Phureja y *S. tuberosum* del grupo Andigena) utilizando 968 SNPs. El análisis Delta K seleccionó K = 2 grupos óptimos (Azul).

K	Reps	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
1	10	-9.766.101.000	336.269	NA	NA	NA
2	10	-6.579.998.000	1.089.534	3.186.103 .000	2.900.421.00 0	266.207.46 7
3	10	-6.294.316.000	110.280.811	285.682.0 00	17.318.000	0.15704
4	10	-6.025.952.000	19.258.785	268.364.0 00	148.142.000	769.218
5	10	-5.905.730.000	76.795.321	120.222.0 00	37.948.000	0.49414
6	10	-5.747.560.000	63.837.948	158.170.0 00	119.500.000	187.193
7	10	-5.708.890.000	30.298.121	38.670.00 0	13.784.000	0.45495

Tabla 4- 10. (Continuación).

K	Reps	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
8	10	-5.656.436.000	52.727.151	52.454.000	45.368.000	0.86043
9	10	-5.649.350.000	57.121.098	7.086.000	21.439.000	0.37533
10	10	-5.663.703.000	77.265.451	-14.353.000	NA	NA

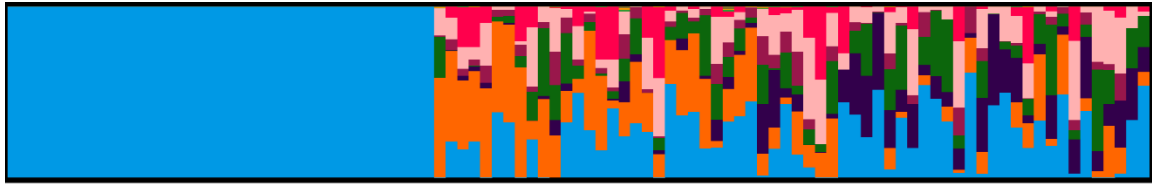
En su estudio, Sánchez (2017), identificó siete agrupaciones en las accesiones evaluadas, con índices de similitud variando entre 0,452 y 0,841. Por otro lado, Deperi (2019), encontró cinco grupos dentro de una población de 231 genotipos de papa de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento Genético de INTA Balcarce, con coeficientes de similitud entre 0,721 y 1, indicando una población estructurada. Asimismo, Tagliotti (2019) en su análisis de diversidad genética con 183 genotipos, observó la formación de cinco grupos distintos.

Figura 4.7. Gráfico que ilustra los resultados del análisis de estructura genética en dos poblaciones diferentes de papa (*S. tuberosum* grupo Phureja y *S. tuberosum* del grupo *Andigena*) (K= 2 a k10) utilizando 968 (SNPs).



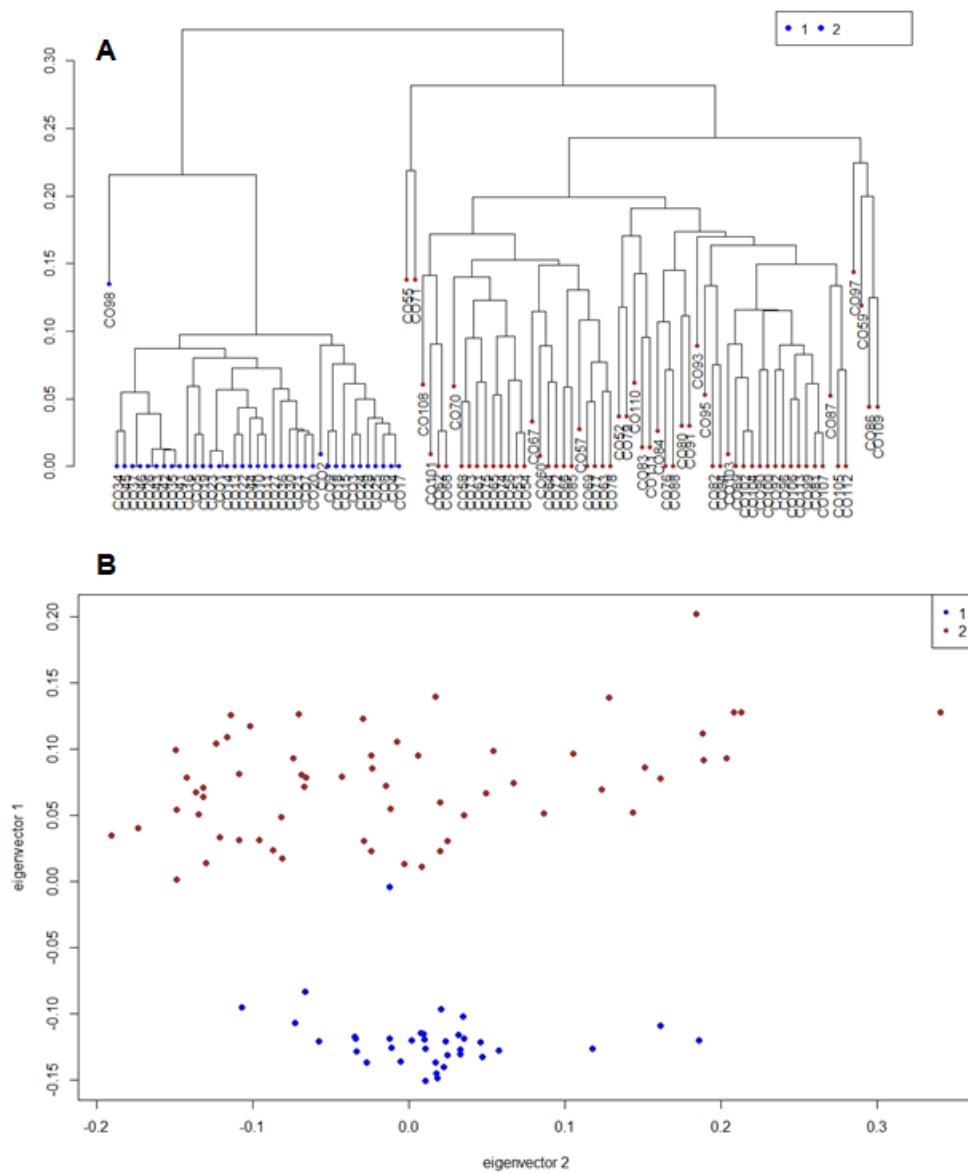
K2

K3



K10

Figura 4.8. A. Dendrograma basado en IBS en dos variedades de papa B. Análisis de Componentes Principales para los dos grupos de papa estudiados (*S. tuberosum* grupo Phureja y *S. tuberosum* del grupo Andigena). Se muestra los PC1 vs PC2.



La tabla 4.11 muestra los resultados de las medidas de diversidad genética, basadas en SNPs y haplotipos de los genes candidatos bialélicos. La heterocigosidad esperada promedio fue de 0,389 ($\pm 0,131$) y la observada de 0,329 ($\pm 0,142$), con intervalos de heterocigosidad observada (H_o) que varían desde 0,04 (para GC80-G1-4, locus 963 a 968) hasta 0,66 (para GC65-Erecta-2, locus 897), y heterocigosidad esperada (H_e) que oscila entre 0,07 (para GC59-G1-2, locus 560) y 0,6 (para GC77-ERD, locus 372).

Tabla 4.11. Resultados de las estadísticas de diversidad genética obtenidos a partir de SNPs y haplotipos en los genes candidatos bialélicos.

Gen	MAF	Ho	He	PIC	HW P_valor	Signif
RAP3	0.040	0.091	0.087	0.083	-0.014	*
MBF1C	0.227	0.437	0.477	0.362	0.050	ns
B19sb	0.450	0.322	0.498	0.373	0.212	ns
SI-9AGS	0.217	0.391	0.378	0.313	0.024	*
EST710511	0.126	0.333	0.437	0.392	0.121	ns
PP2C	0.258	0.475	0.581	0.512	0.065	ns
ERD	0.192	0.264	0.579	0.498	0.353	ns
G3-3(2)	0.167	0.333	0.465	0.417	0.138	ns
Ba-9da16	0.227	0.482	0.478	0.406	0.032	*
G2-5	0.152	0.244	0.449	0.404	0.277	ns
G1-2	0.035	0.556	0.429	0.334	0.128	ns
RAP4	0.187	0.374	0.353	0.307	0.044	ns
ERECTA-3	0.157	0.158	0.287	0.250	0.284	ns
HOS1	0.046	0.096	0.091	0.086	0.016	*
RD22	0.035	0.208	0.240	0.221	0.063	ns
At1-2	0.258	0.539	0.405	0.321	0.144	ns
ERECTA-1	0.101	0.405	0.376	0.311	0.048	*
At1-1	0.116	0.232	0.206	0.184	0.056	ns
G1-4	0.020	0.040	0.319	0.278	0.771	ns

MAF=Alelo de Menor Frecuencia; H_o = Heterocigosidad Observada; H_e = Heterocigosidad Esperada; PIC=Contenido de Información Polimórfica; HW (Equilibrio Hardy-Weinberg) (P-Valor) = P valor obtenido después de aplicar la prueba chi-cuadrado (Pearson, 1900); Signif= Significancia (ns =no significativo; * $P < 0.05$).

De los 663 loci analizados, la mayoría no presentó desviaciones significativas del equilibrio de Hardy-Weinberg ($p < 0.05$). El contenido de información polimórfica (PIC) osciló entre 0,066 (GC59-G1-2, locus 560) y 0,51 (GC78-PP2C, locus 282), con un promedio de 0,323 ($\pm 0,104$), cifras inferiores a las reportadas por Sánchez (2017), en papa nativa y por Cadima et al., (2017) en genotipos de Bolivia. Esto sugiere que los SNPs identificados son informativos para detectar variabilidad genética en la papa.

En la población 1 (Andigena), se observaron altos valores promedio de número efectivo de alelos ($N_e = 1,71$), heterocigosidad observada ($H_o = 0,53$) y esperada ($H_e = 0,39$), indicando una elevada diversidad genética. Por otro lado, la población 2 (Phureja) mostró menor diversidad genética, con un H_o promedio de 0.03 y H_e de 0.20. Estos hallazgos contrastan con los reportados por Tagliotti (2019) y Deperi (2019), quienes encontraron mayores niveles de diversidad genética en sus respectivos estudios.

Tabla 4.12. Resultados de las estadísticas de diversidad genética en función de las poblaciones estudiadas.

Gen	N	Na	Ne	Ho	I	He	HW P_valor	F	Signif
Población 1	58,8	1,97	1,71	0,53	0,58	0,39	0,40	-0,30	*
Población 2	36,7	1,05	1,04	0,03	0,03	0,20	0,20	-0,43	*
Total	47,8	1,51	1,37	0,28	0,30	0,21	0,21	-0,30	*

N= Tamaño de la muestra; Na= número de alelos, Ne=número efectivo de alelos; Ho= Heterocigosidad Observada; He= Heterocigosidad Esperada; HW (Equilibrio Hardy-Weinberg) (P-Valor) = P valor obtenido después de aplicar la prueba chi-cuadrado (Pearson, 1900); Signif= Significancia (ns =no significativo; * $P < 0.05$).

En cuanto a los estadísticos utilizados a nivel general, los resultados para los estadísticos F (Tabla 4.13) mostraron valores negativos en el conjunto de la población en Fis presentando heterocigosidad ($FIS = -0.12$, $p = 0,001$) y un flujo génico medio ($Nm = 0,408$), por lo que no se observa endogamia en ninguno de los niveles poblacionales o subpoblacionales en el conjunto de genotipos. Los resultados obtenidos para los estadísticos de diversidad genética son bastante homogéneos, con valores medios de -0,12 para Fis y 0,34 para Fit. En cuanto a la comparación entre subpoblaciones y la población total, medida por el estadístico Fst, se obtuvo un valor medio de 0,41 para las familias, lo que indica una disminución de la heterocigosis debido a la diferenciación genética, por lo tanto, la diferenciación genética entre las poblaciones de Phureja y

Andígena fue alta ($F_{ST} = 0,41$, $p = 0,001$). Deperi (2019) reporta, grupos bien diferenciados con F_{st} de 0,118 y dentro de los grupos de F_{is} de -0,022.

Tabla 4.13. Resultados de las medidas estadísticas aplicadas a nivel poblacional para evaluar la diversidad genética (N=99).

F-Statistics	Value	P(rand >= data)
Fst	0,41	0,001
Fis	-0,12	0,99
Fit	0,34	0,001

F_{is} = coeficiente de endogamia del individuo respecto a la población; F_{it} = coeficiente de endogamia de un individuo respecto a la población total; F_{st} = efecto de las subpoblaciones comparando con la población total, N_m = Flujo génico

El análisis de la varianza molecular (AMOVA) mostró que el 38% de la variabilidad genética total estaba asociada a diferencias entre poblaciones, y el resto se atribuyó a variaciones dentro de los individuos. No se observó variabilidad genética entre los individuos dentro de cada una de las dos poblaciones estudiadas (Tabla 4.14).

Tabla 4.14. AMOVA de las poblaciones basadas en las combinaciones alélicas obtenidas a partir de los marcadores SNP bialélicos.

Fuente de variación	gl	cuadrados	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	1	9233,566	38%
Entre individuos dentro de la población	97	125,055	0%
Dentro de los individuos	99	159,258	62%
Total	197		100%

4.3 Conclusiones

El estudio reveló una variabilidad significativa en términos de presencia y ausencia de genes candidatos y sus patrones en diferentes genotipos de papa. Se observó que ciertos genes candidatos estaban presentes en un número significativo de genotipos, mientras que otros estaban completamente ausentes o presentaban un único patrón. Este hallazgo sugiere una diversidad genética considerable dentro de la población estudiada, destacando la importancia de una selección genética detallada para la mejora del cultivo de la papa.

El análisis de la varianza molecular (AMOVA) indicó que una proporción sustancial de la variabilidad genética (38%) se debía a diferencias entre las poblaciones estudiadas. Además, se encontró una heterocigosidad significativa tanto observada como esperada en la población de papa, con un número efectivo de alelos que indicaba una alta diversidad genética, especialmente en la población Andígena. Estos resultados resaltan la complejidad genética del cultivo de la papa y la necesidad de estrategias de mejoramiento genético que consideren la diversidad genética intrínseca de las poblaciones locales para optimizar la resistencia y productividad del cultivo.

La caracterización de la diversidad y la estructura de la población estudiada, con valores de heterocigosidad medios, permitieron confirmar mediante métodos Bayesianos basados en marcadores SNPs que la población se encuentra estructurada en dos grupos y reagrupar los genotipos que conforman la colección estudiada. La información recopilada puede ser aprovechada en los programas de mejoramiento genético de papa para mejorar la eficacia de la selección.

5. Capítulo 4. Estudio de asociación de genoma a características ligadas a la tolerancia al estrés por sequía en papa

Introducción

La papa (*S. tuberosum* L.) es el cultivo más importante en el mundo después de los cereales. El tubérculo más valorado también es el principal candidato para enfrentar la seguridad alimentaria, en una población en continuo crecimiento. Para el año 2050, se estima que necesitaremos alimentar una población de más 9.700 millones de personas, para lo cual, será necesario aumentar un 70% más del rendimiento actual de los alimentos (Devaux et al., 2021). Dicho crecimiento en la producción de alimentos debe ser de forma sostenible, por tanto, será esencial generar cultivares más eficientes en el uso de agua que puedan mitigar los efectos negativos del cambio climático. En ese sentido, la papa es un cultivo extremadamente sensible a la sequía con reducción en la producción de hasta 91% en condiciones de estrés severo (Gervais et al., 2021). De tal manera que, la ausencia de cultivares adaptados al déficit hídrico podría causar pérdidas en rendimiento de hasta el 32% para el año 2050 (Alvarez-Morezuelas et al., 2023). Centros de investigación del sector público y privado desarrollan estrategias de mejoramiento genético para que la producción del cultivo de papa sea menos vulnerable a estrés por sequía.

La tolerancia a la sequía es un atributo complejo de naturaleza cuantitativa que dificulta los progresos del mejoramiento genético. El rendimiento es el rasgo que normalmente define los niveles de tolerancia de los genotipos expuestos a bajas condiciones de humedad del suelo. Por otro lado, las características fisiológicas más importantes que

determinan la producción de tubérculos, están asociados principalmente a la fotosíntesis, conductancia estomática y área foliar (Aliche et al., 2020).

Además, la precocidad ha sido una estrategia útil para que los cultivos escapen de las temporadas de época seca, al final de las etapas de crecimiento (Kebede, Kang, & Bekele, 2019). Las bases moleculares de la tolerancia al estrés hídrico son bastante complejas, aunque los avances moleculares han revelado muchos de los mecanismos subyacentes.

El estudio de asociación de genoma completo (GWAS, Genome Wide Association Study) es una herramienta poderosa para revelar los mecanismos moleculares de características complejas. La asociación de características fenotípicas y genotípicas revela tanto los efectos genéticos como también las interacciones entre los alelos involucrados en los rasgos de interés. La posibilidad de seleccionar genes y familias de genes simultáneamente acelera los procesos de mejoramiento para características complejas. Además, las técnicas de mapeamiento asociativo han contribuido al mejoramiento genético en plantas de naturaleza tetraploide, donde los caracteres poligénicos y sus efectos genéticos se vuelven más complejos. Recientemente se han identificado regiones del genoma del cultivo de papa asociadas con la calidad del tubérculo (Pandey, Scheuring, Koym, & Vales, 2022), uso eficiente del nitrógeno (Ospina, y otros, 2021), resistencia a la sarna común (Koizumi, y otros, 2021), resistencia al ataque de *P. infestans* (Mosquera, y otros, 2016), y tolerancia a sequía (Alvarez-Morezuelas et al., 2023; Tagliotti et al., 2019). El secuenciamiento del genoma de la papa (PGSC, 2011), la reducción en los costos de secuenciamiento y el aumento de número de lecturas ha favorecido la identificación de polimorfismos de un único nucleótido (SNPs). Plataformas de marcadores de tipo SNPs como Infinium 8303 (Felcher, y otros, 2012), y bases de datos DroughtDB (Alter, y otros, 2015), han impulsado los estudios de asociación de rasgos complejos del cultivo de la papa para la resistencia a sequía.

Con todo, la identificación de SNPs asociados a características ligadas a la resistencia a sequía son extremadamente útiles en los programas de mejoramiento del cultivo de papa. En este estudio, estudiamos la relación entre marcadores moleculares de tipo SNPs y caracteres vinculados a la tolerancia de la papa al estrés por sequía.

5.1 Materiales y métodos

5.1.1 Análisis de asociación

La información fenotípica corresponde a once caracteres cuantitativos, incluyendo DF, NT, AP, PH2, PH10, CCI, CRA, MSH, MST, NTP y RTO. Un total de 968 marcadores fueron usados para evaluar las asociaciones entre marcador y fenotipos usando modelos lineales mixtos (MLM). Los MLM consideraron a la estructura de las dos poblaciones, como calculada previamente en el Capítulo 3 y a la matriz kinship como efectos fijos. El análisis se realizó usando la librería desarrollado para estudios de asociación en autopoliploides GWASpoly (Rosyara et al., 2016), en el programa estadístico R v4.0.5.

Los datos genotípicos se filtraron por frecuencia del alelo menor de 0,05. Los genotipos de plantas de papa fueron caracterizados de acuerdo con la dosis de alelos, incluyendo nuliplexo (0=AAAA), simplexo (1=AAAB), duplexo (2=AABB), triplexo (3=ABBB) y cuatriplexo (4=BBBB), considerando que los materiales de estudio fueron tetraploides (Rosyara y otros, 2016) “El modelo genético general permite que el efecto fijo para cada clase de genotipo sea arbitrario” (Lopez, 2017). En este caso, el modelo presentó cuatro grados de libertad para la prueba F (uno menos que el número de clases de genotipos). Se emplearon cuatro modelos genéticos distintos de un solo parámetro, además del modelo general: el aditivo, el dominante simple, el doble dominante y el aditivo diploidizado. En particular, el modelo aditivo tiene en cuenta que el efecto de cada SNP es proporcional a la cantidad de alelos de referencia presentes. Los modelos de dominancia corresponden a la dominancia simple y doble dominante. Básicamente el modelo dominante simple evalúa la hipótesis que la presencia de una o más copias de un alelo de referencia tuvo un desempeño similar entre estos y diferente desempeño del genotipo homocigoto del alelo alternativo. En esta situación, los tres genotipos heterocigotos tienen el mismo efecto que uno de los genotipos homocigotos, lo que significa que para cada marcador existen dos formas diferentes de parametrizar la dominancia simple que no son equivalentes entre sí. El modelo doble dominante, es específico para tetraploides y evalúa si el genotipo duplexo tuvo un desempeño similar al simplexo y nuliplexo, o con el triplexo y cuatriplexo, dependiendo del alelo dominante (A o B). Se estableció un nivel de significancia estadística de 0.05 corregido con el método de Bonferroni y el test de permutaciones para determinar las asociaciones marcador-

fenotipo significativas. Estos resultados se presentaron en tablas y gráficos tipo "manhattan" (Rosyara y otros, 2016)

5.1.2 Anotación de genes

Para la secuencia de las posiciones de nucleótidos de los dos lados de los SNPs significativos fueron seleccionados del genoma de referencia respectivo y comparados con otras especies usando el programa BLAST (Altschul y otros, 1990), para determinar genes candidatos. La homología y la función de los genes fueron anotados usando el banco de datos del NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

5.2 Resultados y discusión

En los resultados del análisis de valores observados versus los valores esperados indican cierto grado de desviación de los valores p con relación a la hipótesis nula, en todas las variables fenotípicas (ANEXO A). Los resultados fueron similares para todos los modelos evaluados (general, aditivo, diplo-general, diplo-aditivo), siendo en general los modelos aditivo y diplo aditivo los que mostraron el menor grado de inflación de los valores p (ANEXO A). La estructura poblacional (población 1 y 2) y la matriz de covarianza (kinship matrix) fueron factores incorporados en el estudio GWAS (Rosyara et al., 2016), sin embargo, no se presentaron mejoras substanciales en la distribución de los datos. Los gráficos cuantil-cuantil (qqplot) mostraron ciertas desviaciones de la distribución normal para las variables fenotípicas (ANEXO A). Estos resultados podrían estar influenciados por el bajo número de marcadores y el reducido tamaño de la población de este estudio. Además, Ray & Chatterjee (2020), aseguran que el ajuste de covariables no garantiza la distribución normal de los residuos, cuando existen valores atípicos y/o están fuertemente correlacionados. Con todo, se asumió que las variables se distribuyen normalmente, a pesar de que puede existir una pérdida en el poder estadístico y/o puede aumentar la tasa de falsos positivos (error tipo I) (Verhulst & Neale, 2021). La corrección del umbral para la identificación de QTLs se realizó mediante el test de Pruebas Múltiples para GWAS propuesto por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de confianza de $p < 0.05$ (Tabla 5-1). Marcadores de tipo SNPs fueron asociados a las características como días a floración, altura de planta, contenido relativo de agua y

número de tubérculos por planta (Tabla 5-1). El modelo de interacción alélica aditivo y diplo-aditivo presentaron los valores con mayor efecto para todas las variables fenotípicas, mientras que los modelos general y diplo-general revelaron efectos (Tabla 5-1).

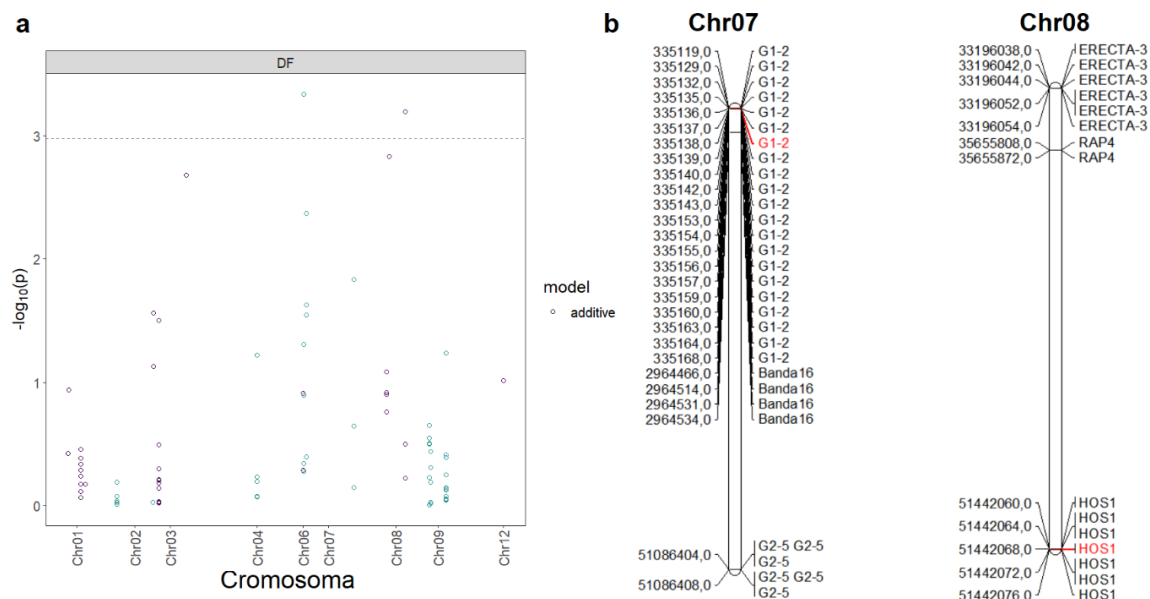
SNPs asociados significativamente a la variable días a floración fueron identificados en los cromosomas 7 y 8 (Tabla 5-1). El marcador mapeado en el cromosoma 7 tiene un efecto mayor comparado con el detectado en el cromosoma 8 (Tabla 5-1). Los gráficos de tipo manhattan revelaron la naturaleza cuantitativa de la característica días a floración que podría estar gobernada por polimorfismos genéticos de los cromosomas 3, 6, 7 y 8, aunque algunos no presentaron efectos significativos (Figura 5-1). Los SNPs significativos fueron asociados genes con funciones como reguladores negativos del ácido salicílico (G1-2; XM_006343633.2) y reguladores comunes de las vías de señalización que controlan el tiempo de floración (HOS1; BG591826.1), cromosomas 7 y 8, respectivamente (Figura 5-1). Estos marcadores presentaron efectos contrastantes (negativo para HOS1).

Tabla 5-1. Asociaciones significativas entre marcadores moleculares y rasgos fenotípicos.

Método	Rasgo	Modelo	Umbral -log(p)	Marcador	Cromosoma	Posición	Valor -log(p)	Efecto
Corrección de Pruebas Múltiples para GWAS Moskvina y Schmidt (2008)	DF	general	2,98	Chr07_G1-2_335138	Chr07	335138	3,34	NA
	DF	general	2,98	Chr08_HOS1_51442067	Chr08	51442067	3,2	NA
	DF	additive	2,98	Chr07_G1-2_335138	Chr07	335138	3,34	13,29
	DF	additive	2,98	Chr08_HOS1_51442067	Chr08	51442067	3,2	-9,29
	DF	diplo-general	2,98	Chr07_G1-2_335138	Chr07	335138	3,34	NA
	DF	diplo-general	2,98	Chr08_HOS1_51442067	Chr08	51442067	3,2	NA
	DF	diplo-additive	2,98	Chr07_G1-2_335138	Chr07	335138	3,34	13,29
	DF	diplo-additive	2,98	Chr08_HOS1_51442067	Chr08	51442067	3,2	-9,29
	AP	general	2,98	Chr03_EST710511_753647	Chr03	753647	3,57	NA
	AP	general	2,98	Chr08_RAP4_35655810	Chr08	35655810	3,43	NA
	AP	general	2,98	Chr08_RAP4_35655872	Chr08	35655872	3,43	NA
	AP	additive	2,98	Chr03_EST710511_753647	Chr03	753647	3,57	-18,46
	AP	additive	2,98	Chr08_RAP4_35655810	Chr08	35655810	3,43	-15,07
	AP	additive	2,98	Chr08_RAP4_35655872	Chr08	35655872	3,43	-15,07
	AP	diplo-general	2,98	Chr03_EST710511_753647	Chr03	753647	3,57	NA
	AP	diplo-general	2,98	Chr08_RAP4_35655810	Chr08	35655810	3,43	NA
	AP	diplo-general	2,98	Chr08_RAP4_35655872	Chr08	35655872	3,43	NA
	AP	diplo-additive	2,98	Chr03_EST710511_753647	Chr03	753647	3,57	-18,46
	AP	diplo-additive	2,98	Chr08_RAP4_35655810	Chr08	35655810	3,43	-15,07
	AP	diplo-additive	2,98	Chr08_RAP4_35655872	Chr08	35655872	3,43	-15,07
	CRA	general	2,98	Chr01_RAP3_39237245	Chr01	39237245	3,4	NA
	CRA	additive	2,98	Chr01_RAP3_39237245	Chr01	39237245	3,4	10,59
	CRA	diplo-general	2,98	Chr01_RAP3_39237245	Chr01	39237245	3,4	NA
	CRA	diplo-additive	2,98	Chr01_RAP3_39237245	Chr01	39237245	3,4	10,59
	NTP	general	2,98	Chr01_RAP3_40201293	Chr01	40201293	3,17	NA
	NTP	additive	2,98	Chr01_RAP3_40201293	Chr01	40201293	3,17	5,19
	NTP	diplo-general	2,98	Chr01_RAP3_40201293	Chr01	40201293	3,17	NA
	NTP	diplo-additive	2,98	Chr01_RAP3_40201293	Chr01	40201293	3,17	5,19

Los estudios de asociación entre marcador y característica fenotípica se realizaron usando la metodología descrita por (Rosyara et al., 2016), se realizó la corrección del umbral para múltiples pruebas siguiendo lo descrito por Moskvina & Schmidt (2008). Días a floración (DF), altura de planta (AP), contenido relativo de agua (CRA), número de tubérculos por planta (NTP).

Figura 5-1. Gráficos tipo Manhattan para la variable días a floración (DF) (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma 7 y 8 (Chr07 y Chr08, respectivamente).



El papel de los genes *HOS1* en la respuesta a la floración ha sido bastante estudiado. Las proteínas *HOS1* (*HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENES 1*) regulan múltiples aspectos del crecimiento de la planta por medio de la proteólisis dependiente de ubiquitina, incluyendo procesos fisiológicos como el desarrollo foliar, dormancia de las semillas, el ciclo celular, la transición del crecimiento vegetativo al reproductivo (Lee y otros, 2012). De tal forma, que proteínas *HOS1* regulan la actividad transcripcional de genes en un gran complejo de proteínas que, en conjunto, controlan la floración mediante modificaciones de la cromatina. La ubiquitinación de histonas específicas afecta la actividad de genes como *FLOWERING LOCUS C (FLC)*, que

codifica a un factor de transcripción que reprime la floración (Linden & Callis, 2020). En consecuencia, los mutantes *hos1* de *Arabidopsis thaliana* florecen antes que las plantas no transformadas (*wild type*) (Lazaro et al., 2012). Por tanto, los polimorfismos genéticos asociados a cultivares de papa más precoces pueden estar relacionados con la pérdida funcional de genes *HOS1*. A favor de esta hipótesis, se han identificado QTLs en regiones *HOS1* que están asociados al tiempo de floración temprana, mapeados en especies como *Cucurbita pepo* (Qu, y otros, 2022). *A. thaliana* (Ehrenreich et al., 2009)

Por otro lado, marcadores G1-2 están asociados a genes *EDR2* (*ENHANCED DISEASE RESISTANCE 2-like*) que participan en funciones regulatorias de respuesta a patógenos mediados por el ácido salicílico. QTLs para *EDR2* han sido candidatos a ser usado en el mejoramiento genético asistido por marcadores para la resistencia a antracnosis en el ñame (Bredeson & otros, 2022) y mildew (Wang y otros, 2011). Estudios de asociación por GWAS indican que *EDR2* es la capacidad de mejorar los procesos de desarrollo debido probablemente al control de varias vías de regulación hormonal (Yeboah, y otros, 2021).

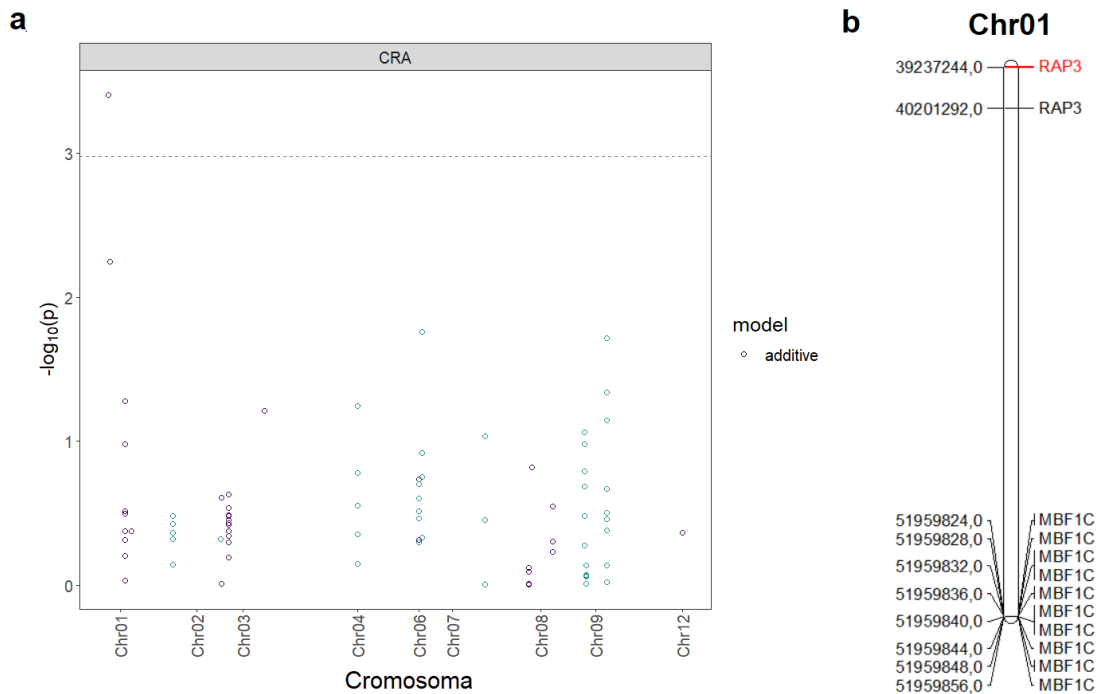
Los resultados indican que la selección por rasgos genéticos puede contribuir al mejoramiento genético y/o transformación genética de plantas de papa orientada a la generación de cultivares más precoces. Actualmente, la inducción de mutaciones para el gen *HOS1* podría ser una alternativa útil para la generación de variedades de papa con reducido tiempo de floración.

SNPs asociados significativamente a la variable Contenido Relativo de Agua fue identificado en el cromosoma 1. Los gráficos de tipo manhattan revelaron que podría estar gobernada por polimorfismos genéticos de los cromosomas 6 y 9, aunque no presentaron efectos significativos. El SNP significativo fue asociado a genes que codifican factores de transcripción de tipo *Helix-Loop-Helix* (HLH) de tipo MYC (RAP-3; JZ168070.1). Estas proteínas hacen parte de una gran familia de factores de transcripción, los cuales, poseen residuos de aminoácidos básicos con gran capacidad de unión al ADN (Boter y otros, 2004). Análisis *in silico* demuestran que el elemento de unión al ADN presenta un motivo conservado de tipo CANNTG, el cual, tiene afinidad con un residuo de 17 aminoácidos de la región N-terminal (Atchley & Fitch, 1997).

Las proteínas *bHLH* están localizados principalmente en el núcleo celular y son expresos en tallos y hojas nuevas. La literatura indica que plantas de papa tolerantes a condiciones de estrés abiótico aumentan significativamente la actividad transcripcional de genes de tipo *bHLH*, comparado con las plantas susceptibles (Filiz & Kurt, 2021). Análisis de datos de ARN-seq revelaron que factores de transcripción de tipo *bHLH* son diferencialmente expresos cuando plantas de papa son sometidas a estrés por sequía (Filiz & Kurt, 2021). En *S. lycopersicum*, la expresión de genes *bHLH* vuelve a las plantas más tolerantes a sequía y salinidad, comparado con las plantas no transgénicas (WT) (Waseem, Rong, & Li, 2019).. De forma similar, en *Arabidopsis*, las plantas transgénicas para genes *bHLH* son más tolerantes al frío, debido al incremento en la producción de enzimas que hacen parte del sistema antioxidante (Pan, y otros, 2022). La sobreexpresión de *bHLH* aumenta la producción de enzimas como peroxidasas, superóxido dismutasas, el contenido de malondialdehído, proteínas solubles y prolina (Pan, y otros, 2022). Estas últimas proteínas juegan un papel clave en el catabolismo de especies reactivas de oxígeno y la osmorregulación celular. De tal manera que, existe una correlación positiva entre el contenido total de prolina y los valores de contenido hídrico relativo (Bayat & Moghadam, 2019). En consecuencia, el contenido relativo de agua y el contenido de clorofila aumenta en plantas transgénicas para genes *bHLH*, como también fue demostrado en *S. lycopersicum* (Waseem, Rong, & Li, 2019). Por este motivo, estudios de asociación han identificado genes *bHLH* como responsables para la resistencia a baja temperatura, salinidad en *Zoysia japónica* (Xu et al., 2022; Zuo et al., 2021). Genes que codifican factores de transcripción *bHLH* pueden ser útiles para el mejoramiento del estado hídrico de las plantas de papa.

Un SNP fue asociado significativamente a la variable Número de Tubérculos por Planta mapeado en el cromosoma 1. Los gráficos de tipo manhattan revelaron que otros polimorfismos genéticos en el mismo cromosoma 1 podrían estar influenciando el comportamiento de esta variable, sin embargo, no presentaron efectos significativos. El SNP significativo fue asociado a genes que codifican factores de transcripción de *bHLH* de tipo MYC, como descrito anteriormente. La variable número de tubérculos por planta podría estar influenciada de forma indirecta por el balance hídrico de la planta. A pesar de que mutaciones en regiones distintas del mismo gen sugieren que podrían existir dominios multifuncionales en las proteínas *bHLH*, que actúan de forma independiente.

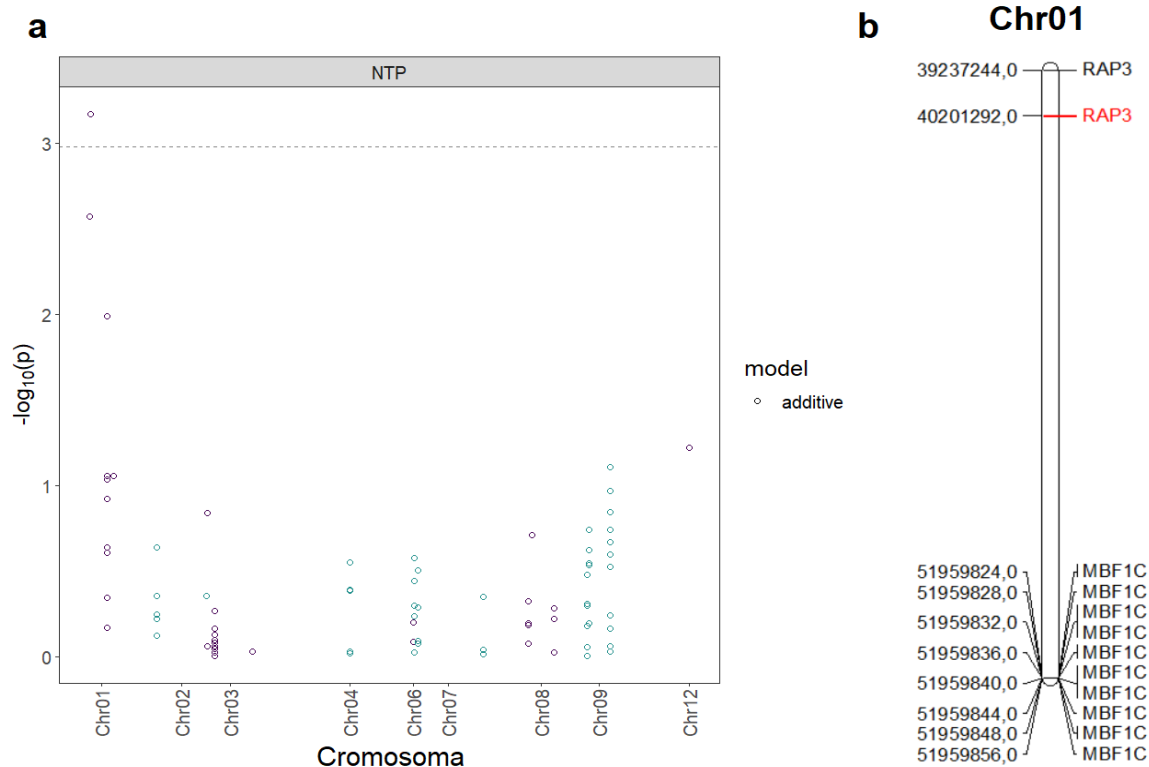
Figura 5-2. Gráficos tipo “Manhattan” para la variable contenido relativo de agua (CRA) (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma 1 (Chr01).



En papa, la caracterización del genoma completo de estos genotipos reveló 259 genes *bHLH* factores de transcripción de los cuales, podrían estar divididos filogenéticamente

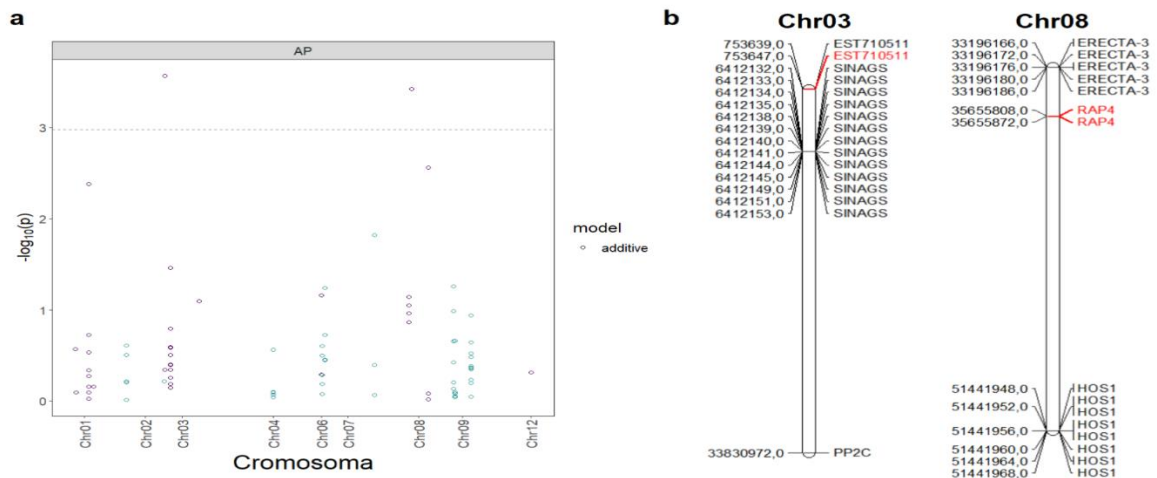
en 15 grupos (Wang, y otros, 2018). De tal manera que, los genes *bHLH* pueden en varios procesos fisiológicos, incluyendo en el crecimiento, influir en el desarrollo de la planta y en la respuesta al estrés abiótico. Las proteínas han sido involucradas en procesos como respuesta al desarrollo floral (Hudson & Hudson, 2015) y radicular (Karas, y otros, 2009). De tal forma que mutantes de genes *bHLH* son afectados en la producción de pelos radiculares en *Lotus japonicus* (Karas, y otros, 2009). Estudios demuestran una expansión de genes *bHLH* en los genomas de *L. japonicus*, *Arabidopsis*, *O. sativa* y *S. tuberosum* (Filiz & Kurt, 2021; Karas et al., 2009; Zuo et al., 2021), que podría favorecer la posibilidad de adquirir nuevas funciones, incluyendo la participación en procesos fisiológicos orientados a la producción de tubérculos por planta.

Figura 5-3. Gráficos tipo Manhattan para la variable número de tubérculos por planta (NTP) (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por Moskvina & Schmidt (2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma (Chr).



Además, factores de transcripción de tipo MYC actúan directamente en las vías de producción del ácido jasmónico, el cual juega un papel crítico en los procesos de tuberización en *S. tuberosum* (Begum, y otros, 2022). El ácido jasmónico interactúa de forma antagónica con el ácido giberélico, estimulando la iniciación y el abultamiento de los tubérculos (Aksenova y otros, 2012). Inclusive, la aplicación exógena de ácido jasmónico promueve la tuberización en explantes de papa cultivados in vitro (Koda et al., 1991; Pervaiz et al., 2023). La respuesta del tejido de plantas de papa al jasmonato depende directamente de la interacción entre co-receptores del ácido jasmónico (JAZ proteins) y factores de transcripción de tipo MYC (Lorenzo et al., 2004). De tal manera que, los factores de transcripción podrían estar actuando directamente en la producción de tubérculos, debido a la interacción con proteínas involucradas en las vías de señalización del ácido jasmónico. El desequilibrio hormonal causado por factores de transcripción tipo MYC (RAP-4; BQ508783.2) pudo haber favorecido el crecimiento de las plantas de papa (Figura 5-4). En arroz, por ejemplo, Heang & Sassa (2012), demostraron que estas proteínas regulatorias controlan el crecimiento de los órganos mediante el control de la longitud celular.

Figura 5-4. Gráficos tipo Manhattan para la variable altura de planta (a). Los marcadores significativos fueron identificados bajo la corrección de umbral para múltiples pruebas propuesta por (Moskvina & Schmidt, 2008), con un nivel de significancia $p < 0.05$ (a). Regiones de posición relativa con la presencia de al menos un nucleótido polimórfico (SNP) identificado sobre el genoma de referencia (b). Los SNPs significativos se destacan en rojo (b). Cromosoma (Chr).



SNPs que codifican proteínas involucradas en la fotosíntesis fueron asociados significativamente a la variable altura de planta. Este SNP fue mapeado en el cromosoma 3 (Tabla 5-1). Los gráficos de tipo manhattan revelaron que otros polimorfismos genéticos podrían estar influenciando el comportamiento de esta variable, incluyendo en el cromosoma 1, 6 y 7, sin embargo, no presentaron efectos significativos (Figura 5-4). El marcador (EST710511; XM_006356011.2) significativo fue asociado a genes que codifican proteínas cloroplastidiales. La alteración en estas proteínas causa la reducción subsecuente del vigor de la planta en términos de crecimiento y rendimiento. El retraso en el crecimiento es causado por la reducción en el flujo de electrones del estroma, que disminuye la eficiencia fotosintética (Yang, y otros, 2020). Esta característica es un importante atributo a tener en cuenta para incorporar en los programas de mejoramiento de papa para genotipos resistentes a sequía. Sin embargo, esta característica sería seleccionada negativamente al considerar que plantas mayores son normalmente menos eficientes en el uso del agua y nutrientes (Tolessa, 2019). Por este motivo, los efectos de los dos atributos anteriores para altura de planta tienen efectos negativos, sugiriendo que estos atributos sean descartados en los planes de selección para tolerancia a estrés hídrico.

La relación entre los marcadores aquí descritos y las características fenotípicas deberán ser validados por cruzamientos entre poblaciones con rasgos contrastantes. De forma similar, es posible aprovechar la información disponible en repositorios públicos como SolCAP SNP, NCBI, con el fin de proporcionar mapeamientos de mejor resolución en la identificación de asociaciones marcador – rasgo fenotípico. La selección asistida por marcadores será de gran valor en los esfuerzos desafiantes realizados para la comprensión sistemática de las características poligénicas. Ciertamente, estudios en esta área tendrán un impacto significativo en el mejoramiento genético de papa para características complejas.

5.3 Conclusiones

Seis marcadores fueron asociados a cuatro características fenotípicas vinculadas a la resistencia de genotipos de papa resistentes al estrés por sequía. Los SNPs fueron asociados a características como días a floración, contenido hídrico relativo, número de

tubérculos por planta y altura de planta. Reguladores negativos para precocidad podrían estar asociados a genes HOS1. La naturaleza cualitativa del carácter sugiere que puede ser fácilmente introgresado directamente para a cultivares mejorados o inactivado por técnicas de ingeniería genética. Los factores de transcripción de tipo MYC pueden estar asociados al balance hídrico de la planta y al vigor en términos de altura de planta y número de tubérculos por planta. Los resultados sugieren que la expansión de estos genes ha contribuido a la divergencia funcional de esta familia de genes, que podrían sufrir procesos de selección positiva y negativa. Es necesario aumentar el número de genotipos evaluados y la cobertura del genoma con mayor número de marcadores, para discernir con mayor precisión las bases moleculares de la tolerancia de genotipos de papa al estrés por déficit hídrico.

Referencias Bibliográficas

- Acuña, I., & Martínez, I. (2023). *XXIX Congreso Latinoamericano de la Papa*. Obtenido de <https://biblioteca.inia.cl/bitstream/handle/20.500.14001/69032/NR43200.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Agrama, H. A., & Eizenga, G. C. (2008). Molecular diversity and genome-wide linkage disequilibrium patterns in a worldwide collection of *Oryza sativa* and its wild relatives. *Euphytica*, *160*(3).
- Ahmed, M., Nadeem, M., & Khan, Z. (2021). Impact of Climate Change on Potato Production in Pakistan: A Review. *Potato Journal*, *48*(1), 79-92.
- Akkamis, M., & Caliskan, S. (2023). *Responses of yield, quality and water use efficiency of potato grown under different drip irrigation and nitrogen levels*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s41598-023-36934-3>
- Aksenova, N., Konstantinova, T., Golyanovskaya, S., Sergeeva, L., & Romanov, G. (2012). Hormonal regulation of tuber formation in potato plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, *59*(4), 451-466.
- Aksoy, E., Demirel, U., Bakhsh, A., Zia, M., Naeem, M., Saeed, F., y otros. (2021). Recent Advances in Potato (*Solanum tuberosum* L.) Breeding. In *Advances in Plant Breeding Strategies: Vegetable Crops*. Springer International Publishing.
- Alemán, S., Domínguez, A., Domínguez, D., Fuentes, L., Miranda, K., Pérez, Y., y otros. (2010). Estudio anatómico y bioquímico en materiales cubanos y venezolanos de *Phaseolus vulgaris* L. bajo condiciones de estrés hídrico. *Revista de Estudios Transdisciplinarios*, *2*(1), 89-99.

- Aliche, E., Theeuwens, T., Oortwijn, M., Visser, R., & Van Der Linden, C. (2020). Carbon partitioning mechanisms in POTATO under drought stress. *Physiology and Biochemistry*, 146, 211-219.
- Alter, S., Bader, K., Spannagl, M., Wang, Y., Bauer, E., Schön, C., y otros. (2015). DroughtDB: An expert-curated compilation of plant drought stress genes and their homologs in nine species. *Database*, 1(2).
- Altschul, S., Gish, W., Miller, W., Myers, E., & Lipman, D. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403-410.
- Álvarez, A., Barandalla, L., Landeras, G., Ritter, E., & Ruiz, J. (2019). *Estimación de parámetros fisiológicos como indicadores de estrés hídrico en patata*. Obtenido de <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=7891055>
- Alvarez, A., Barandalla, L., Ritter, E., & Ruiz, J. (2022). Genome-Wide Association Study of Agronomic and Physiological Traits Related to Drought Tolerance in Potato. *Plants*, 12(4).
- Ariza, W., Rodríguez, L. E., Moreno, D., Guerrero, C., & Moreno, L. P. (2020). Effect of water deficit on some physiological and biochemical responses of the yellow diploid potato (*Solanum tuberosum* L. Group Phureja). *Agronomía Colombiana*, 38(1), 36-44.
- Ashwath, M., Ajinath, S., Santhoshkumar, S., Mohapatra, R., & Bhardwaj, A. (2023). *Genome-wide association studies: an intuitive solution for SNP identification and gene mapping in trees*. Obtenido de <https://link.springer.com/article/10.1007/s10142-023-01224-8>
- Atchley, W., & Fitch, W. (1997). A natural classification of the basic helix–loop–helix class of transcription factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(10), 5172-5176.

- Athinodorou, F., Foukas, P., & otros, y. (2021). *Morphological Diversity, Genetic Characterization, and Phytochemical Assessment of the Cypriot Tomato Germplasm*. Obtenido de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC8401825/>
- Bakker, E. y. (2004). A high-resolution map of the H1 locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *A high-resolution map of the H1 locus harbouring resistance to the potato cyst nematode Globodera rostochiensis. Theoretical and Applied Genetics*, 109(1).
- Balding, D. (2006). A tutorial on statistical methods for population association studies. *Nature Reviews Genetics*, 781-791.
- Barandiarán, A. (2018). *Abstract book 10th WPC- XXVIII ALAP 2018 Congress: Biodiversity, Food Security and Business*. Obtenido de <https://repositorio.inia.gob.pe/handle/20.500.12955/807>
- Barra, M., Meneses, C., Riquelme, S., Pinto, M., Lagüe, M., Davidson, C., y otros. (2019). *Transcriptome Profiles of Contrasting Potato (Solanum tuberosum L.) Genotypes under Water Stress*. Universidad de la Frontera.
- Barra-Jiménez, M. (2015). *Detección de qtl y búsqueda de genes candidatos asociados a resistencia a estrés hídrico en solanum tuberosum mediante mapeo asociativo [Tesis Doctoral]*. Universidad de la Frontera.
- Bayat, H., & Moghadam, A. (2019). Drought effects on growth, water status, proline content and antioxidant system in three *Salvia nemorosa* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(9), 149.
- Bedogni, M., Capezio, S., & Echaide, G. (2018). Comportamiento de dos variedades de papa bajo estrés hídrico. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 22(1).
- Bedogni, M., Capezio, S., & Huarte, M. (2009). Comportamiento frente a estrés hídrico de variedades nativas y especies silvestres de papa. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 15(1).

- Begum, S., Jing, S., Yu, L., Sun, X., Wang, E., Abu, M., y otros. (2022). Modulation of JA signalling reveals the influence of StJAZ1-like on tuber initiation and tuber bulking in potato. *The Plant Journal*, 109(4), 952-964.
- Benavides, C., Marcillo, C., Gómez, L., & Romero, J. (2022). Physiological and yield response to fertilization of short-cycle *Solanum tuberosum* cultivars in three high-Andean environments. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 75(3).
- Berdugo, J., Valbuena, R., Sánchez, E., Barrero, L. S., & Yockteng, R. (2017). Genetic diversity and association mapping in the Colombian Central Collection of *Solanum tuberosum* L. *Andigenum group using SNPs markers*. *PLOS ONE*, 12(3).
- Blasio, F., Prieto, P., Pradillo, M., & Naranjo, T. (2022). and Meiotic Changes Accompanying Polyploidization. *Plants*, 11(1), 125.
- Bonierbale, M., Amoros, W., Espinoza, J., Mihovilovich, E., Roca, W., & Gómez, R. (2004). Recursos genéticos de la papa: Don del pasado, legado para el futuro. *Suplemento revista Latinoamericana de la papa*, 1(2).
- Bonnett, D. (2019). Resurgencia” y recolonización de la papa. Del mundo andino al escenario alimentario mundial, siglos XVI-XX. *Anuario Colombiano de Historia Social y de la Cultura*, 46(1).
- Boopathi, M. (2013). *Genetic mapping and marker assisted selection: basics, practice and benefits*. India: Spinger.
- Boter, M., Ruíz-Rivero, O., Abdeen, A., & Prat, S. (2004). Conserved MYC transcription factors play a key role in jasmonate signaling both in tomato and Arabidopsis. *Genes & Development*, 18(13), 1577-1591.
- Bradshaw, J. (2021). *Potato Breeding: Theory and Practice*. Obtenido de <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-030-64414-7>
- Bredeson, J., & otros. (2022). Chromosome evolution and the genetic basis of agronomically important traits in greater yam. *Nature Communications*, 13(1).

- Breseghele, F., & Sorrells, M. E. (2006). Association Analysis as a Strategy for Improvement of Quantitative Traits in Plants. *Crop Science*, 46(3).
- Bukasov, S. (1981). *Sistemática de las especies de papa sección Tuberarium (Dun) Buk*. Universidad National San Antonio Abad del Cusco.
- Bush, W., & Moore, J. (2012). Genome-wide association studies. PLoS. *PLoS Comput Biol*, 1002822.
- Caldiz, D. (2021). *Genetic improvement and Associated Physiological Changes in the Potato*. CRC Press.
- Cardi, T. (1998). Multivariate analysis of variation among *Solanum commersonii* (+) *S. tuberosum* somatic hybrids with different ploidy levels. *Euphytica*, 99(1), 35–41.
- Carrasco, N., Gabriel, J., & García, W. (1996). *Estrategias y perspectivas del mejoramiento genético de la papa en Bolivia*. Documento Marco.
- Carvalho, I., Gonzalez, J., & Natã, B. (2020). *Methods for estimation of genetic parameters in soybeans: an alternative to adjust residual variability*. Obtenido de <https://www.redalyc.org/journal/3030/303075473004/>
- Cely, L., Barreto, N., Santa, J., & Pérez, O. (2015). *Genotypes of potato F1 (andigenas x cultivars) selected in second cycle for resistance to Tectia solanivora*. Obtenido de <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/22150>
- Chambers, G., & MacAvoy, E. (2000). *Microsatellites: Consensus and controversy*. 455-476: Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 126(4),.
- Chaves, M., Pereira, J., Maroca, J., Rodríguez, M., Ricardo, C., Osório, M., y otros. (2002). How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany*, 89(7), 907-916.
- Chawla, R., Poonia, A., Samantara, K., Mohapatra, S., Naik, B., Ashwath, N., y otros. (2023). *Green revolution to genome revolution: driving better resilient crops*

- against environmental instability*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2023.1204585/full>
- Chunsheng, Wang, K., Liu, X., & Gou, E. (2020). *Journal of Food*, 18(1).
- Corrales, E. A. (2019). *Evaluación del rendimiento y respuestas fisiológicas al estrés de sequía en veintisiete genotipos de papa (Solanum tuberosum) [Tesis de Pregrado]*. Universidad San Francisco de Quito.
- Costales, J., Catulay, J., & Bermudez, N. (2022). Kaiser-Meyer-Olkin Factor Analysis: A Quantitative Approach on Mobile Gaming Addiction using Random Forest Classifier. *International Conference on Information System and Data Mining*.
- Cuesta, H., Rivadeneira, J., Yumisaca, S., Carrera, E., J. M., & Reinoso, I. (2015). *Nueva variedad de papa con tolerancia a la sequía: INIAP-Josefina*. s.n.
- Dahal, K., Li, X., Tai, H., Creelman, A., & Bizimungu, B. (2019). Mejora de la tolerancia al estrés de la papa y el rendimiento del tubérculo en un escenario de cambio climático: una descripción general actual. *ciencia de las plantas*, 1(10), 563.
- Davey, J., Hohenlohe, P., Etter, P., Boone, J., Catchen, J., & Blaxter, M. (2011). Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics*, 12(7).
- De Carpio, Á. (2018). *Efecto del Estrés Hídrico en la Fenología de Tuberización de Trece Variedades de Papa (Solanum Tuberosum L.), en condiciones Edafoclimáticas de la Irrigación Majes, Arequipa [Tesis de Pregrado]*. Universidad Católica de Santa María.
- Deperi, S. (2019). *Identificación de factores genéticos asociados a la resistencia a Tizón tardío (Phytophthora infestans Mont. De Bary) en papa tetraploide, mediante el uso de mapeo asociativo con SNPs [Tesis de Doctorado]*. Universidad Nacional de Mar del Plata.

- Devaux, A., Goffart, J., Kromann, P., Andrade, J., Polar, V., & Hareau, G. (2021). The Potato of the Future: Opportunities and Challenges in Sustainable Agri-food Systems. *Potato Research*, 64(4), 681-720.
- Díaz, A. (2011). *Primer Ciclo de Selección de 162 Familias de medios hermanos de Maíz Negro y 120 de Maíz Chulpi (Zea mays L.) de la sierra ecuatoriana, en Tunshi, parroquia Licto, provincia de Chimborazo [Tesis de Pregrado]*. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo.
- Díaz, P. (2016). *Evaluación de la tolerancia al estrés hídrico en genotipos de papa criolla (Solanum phureja Juz et Buk) [Tesis de Maestría]*. Universidad Nacional de Colombia.
- Earl, D., & VonHoldt, B. M. (2012). Structure harvester: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359-361.
- Ehrenreich, I., Hanzawa, Y., Chou, L., Roe, J., Kover, P., & Purugganan, M. (2009). Candidate Gene Association Mapping of Arabidopsis Flowering Time. *Genetics*, 183(1), 325-335.
- Ekanayake, I. (1993). *Evaluación de Resistencia a la Sequia en Genotipos de Papa Y Batata*. International Potato Center.
- Engel, F. (1970). Exploitation of the Chilca Canyon Peru. *Research Report, current Antropology*, 11, 55-58.
- Espinosa, E. (2017). *Evaluación del Daño por Frío en Veintiún Genotipos de Papa (Solanum tuberosum) mediante las Metodologías de Nivel de Daño por Escala Visual y Fuga de Electrolitos [Tesis de Pregrado]*. Universidad San Francisco de Quito.

- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611-2620.
- Eyshi, E., & otros, y. (2023). *Climate change impacts on crop yields*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s43017-023-00491-0>
- FAFP y Fedepapa. (27 de Enero de 2018). *Fondo Nacional del Fomento de la Papa*. Obtenido de Fedepapa: <https://fedepapa.com/wp-content/uploads/2017/01/1.-PLANEACION.-FNFP-D-PE-03-Plan-Estrategico.pdf>
- FAO. (2021). *El futuro de la alimentación y la agricultura: Tendencias y desafíos*. Obtenido de Organización para la Agricultura y la Alimentación de las Naciones Unidas: <https://www.fao.org/3/i6881s/i6881s.pdf>
- FEDEPAPA, & FAFP. (2018). *Fondo Nacional del Fomento de la Papa*. Obtenido de <https://fedepapa.com/wp-content/uploads/2017/01/1.-PLANEACION.-FNFP-D-PE-03-Plan-Estrategico.pdf>; consulta: 17/02/2021
- Felcher, K., Coombs, J., Massa, A., Hansey, C., H. J., Veilleux, R., y otros. (2012). Integration of Two Diploid Potato Linkage Maps with the Potato Genome Sequence. *PLoS ONE*, 7(4), 1-11.
- Feng, X., Tian, H., Cong, J., & Zhao, C. (2023). *A method review of the climate change impact on crop yield*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffgc.2023.1198186/full>
- Fernández, A., Lobos, P., Contreras, S., & otros, y. (2023). *The potential impacts of climate change on ex situ conservation options for recalcitrant-seeded species*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffgc.2023.1110431/full#:~:text=,org%E3%80%91>

- Fernández, E., Ritter, E., León, A., Flores, J., Espinoza, E., & Blas, R. (2019). *El Proyecto PAPA CLIMA y sus avances en la selección mediante marcadores moleculares de germoplasma de papa adaptado a estreses abióticos y bióticos causados por el cambio climático global*. INIAP.
- Ferreira, R., Selles, G., Silva, H., Ahumada, R., Muñoz, I., & Muñoz, V. (2006). Efecto del agua aplicada en las relaciones hídricas y productividad de la vid «Crimson Seedless». *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 41(7).
- Filiz, E., & Kurt, F. (2021). Expression and Co-expression Analyses of WRKY, MYB, bHLH and bZIP Transcription Factor Genes in Potato (*Solanum tuberosum*) Under Abiotic Stress Conditions: RNA-seq Data Analysis. *Potato Research*, 64(4), 721-741.
- Flint, H., Boyce, B., & Beattie, D. (1967). Index of injury—A useful expression of freezing injury to plant tissues as determined by the electrolytic method. *Canadian Journal of Plant Science*, 47(2), 229-230.
- Fofana, B., Soto-Cerda, B., Zaidi, M., Main, D., & Fillmore, S. (2023). *Genome-wide genetic architecture for plant maturity and drought tolerance in diploid potatoes*.
Obtenido de
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2023.1306519/abstract>
- Fonseca, G., León, E., Blanco, F., Leon, E., Alfaro, V., Gil, A., y otros. (2021). *Economic Engineering in Agriculture & Rural Development*. *Journal of Intelligent & Fuzzy Systems*, 40(2).
- Fusari, C. (2010). *Mapeo por asociación en girasol: Diversidad nucleotídica, desequilibrio de ligamiento e identificación de genes involucrados en la resistencia a la podredumbre húmeda del capítulo (Tesis Doctoral)*. Universidad de Buenos Aires.

- Gabriel, J., Veramendi, S., Angulo, A., & Magne, J. (2013). Response of potato varieties improved (*Solanum tuberosum* L.) to water stress by drought. *Journal of the Selva Andina Biosphere*, 1(1), 11-12.
- Gámez, Y. (2017). *Efecto del número de tallos en el crecimiento y rendimiento de la papa (Solanum tuberosum L.) cultivar Royal [Tesis de Pregrado]*. Universidad Central "Marta Abreu de Las Villas.
- Gao, K., Zhang, Z., Zhu, T., & Coulter, J. (2020). *The influence of flower removal on tuber yield and biomass characteristics of Helianthus tuberosus L. in a semi-arid area*. Obtenido de <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112374>
- García, G., & Valencia, C. (2022). *Contabilidad y Negocios*. s.n.
- Gasparini, K., Moreira, J., Pererira, L., & Zsogon, A. (2021). De novo domestication of wild species to create crops with increased resilience and nutritional value. *Current Opinion in Plant Biology*, 1(60).
- Gebregwergis, F., Gebremicheal, M., & Gebremedhin, H. (2019). Flower bud removal and earthing up time increased growth and tuber yield of potato at eastern tigray, ethiopia. *Indonesian Journal of Agricultural Science*, 20(2), 77–85.
- Geirinhas, E. (2022). *The Rise of Global Temperature and How It Affects Potato Production*. Obtenido de <https://www.potatopro.com/news/2023/rise-global-temperature-and-how-it-affects-potato-production>
- Geldermann, H. (1975). Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers I. Methods. . *Theoretical and Applied Genetics*, 319-330.
- George, T., Taylor, M., & Dodd, I. (2018). *Climate Change and Consequences for Potato Production: a Review of Tolerance to Emerging Abiotic Stress*. Obtenido de https://www.researchgate.net/publication/324042325_Climate_Change_and_Consequences_for_Potato_Production_a_Review_of_Tolerance_to_Emerging_Abiotic_Stress

- Gervais, T., Creelman, A., Li, X.-Q., Bizimungu, B., De Koeyer, D., & Dahal, K. (2021). Potato Response to Drought Stress: Physiological and Growth Basis. *Frontiers in Plant Science*, 12(1), 1-10.
- Gervasio, G., Jerez, E., Morales, B., & Caridad, M. (2019). Selección de una rizobacteria promotora del crecimiento en papa (*Solanum tuberosum* L.). *Cultivos Tropicales*, 40(2), 1-21.
- Ghislain, M., & Douches, D. (2020). The potato crop: Its agricultural, nutritional and social contribution to humankind. *In The gene and genomes* 1(2).
- Grattapaglia, D., Vilela, M., Resende, M., Sansaloni, C., Petroli, C., Missiaggia, A., y otros. (2011). Genomic Selection for growth traits in Eucalyptus: Accuracy within and across. *BMC Proceedings*, 5(7).
- Guan, C., Zhang, Y., Zhang, P., & otros, y. (2020). *Germplasm conservation, molecular identity and morphological characterization of persimmon (Diospyros kaki Thunb.) in the NFGP of China*. Obtenido de <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304423820303186>
- Hasegawa, T., Wakatsuki, H., & otros, y. (2022). *A global dataset for the projected impacts of climate change on four major crops*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s41597-022-01150-7>
- Hawkes, J. (1992). *History of the potato*. En P. M. Harris. Springer Netherlands.
- He, J., & Gai, J. (2023). *Genome-Wide Association Studies (GWAS)*. Obtenido de <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36781639/>
- Heang, D., & Sassa, H. (2012). Antagonistic Actions of HLH/bHLH Proteins Are Involved in Grain Length and Weight in Rice. *PLoS ONE*, 7(2).
- Hernández, A. (2019). *Efecto del número de tallos en los índices de crecimiento y el rendimiento de la papa (Solanum tuberosum L.) cultivar Ultra [Tesis de Pregrado]*. Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.

- Herrero, J. (2013). *Construction of a functional genetic map and detection of candidate genes for useful traits in oil palm, elaeis guineensis jacq (Tesis de Pregrado)*. Universidad del País Vasco .
- Hill, W., & Weir, B. (1994). Maximum-likelihood estimation of gene location by linkage disequilibrium. *Am J Hum Genet* , 705-714.
- Holodniak, O., & Pavlova, S. (2021). *The conservation and management of plant genetic resources*. Obtenido de https://www.researchgate.net/publication/351486168_THE_CONSERVATION_AND_MANAGEMENT_OF_PLANT_GENETIC_RESOURCES
- Huamán, Z., & Spooner, D. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *American Journal of Botany*, 89(6), 947–965.
- Huamán, Z., & Spooner, D. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *American Journal of Botany*, 89(6), 947–965.
- Huang, N., Huang, M., Chen, T., & Huang, A. (2013). Oleosin of subcellular lipid droplets evolved in green algae. *Plant Physiology*, 161(4).
- Hudson, K. A., & Hudson, M. E. (2015). Classification of Basic Helix-Loop-Helix Transcription Factors of Soybean. *International Journal of Genomics*, 1(10).
- Huq, M., Akter, S., Nou, I., Kim, H., Jung, Y., & Kang, K. (2016). Identification of functional SNPs in genes and their effects on plant phenotypes. *Journal of Plant Biotechnology*, 43(1), 1-11.
- Instituto de Hidrología, M. y. (2018). *Reporte técnico Estación Meteorológica Botana, Pasto. Nariño*. Obtenido de <http://www.ideam.gov.co/>; consulta: 14/12/2018.
- Inzunza, M., Villa, M., Catalán, E., López, R., & Sifuentes, E. (2018). Rendimiento de grano de maíz en déficit hídrico en el suelo en dos etapas de crecimiento. *Revista fitotecnia mexicana*, 41(3), 283-290.

- (IPCC), I. P. (2023). *Climate Change 2023: Synthesis Report*. Obtenido de <https://www.unep.org/resources/report/climate-change-2023-synthesis-report>
- Iquira, E., Humira, S., & François, B. (2015). Association mapping of QTLs for sclerotinia stem rot resistance in a collection of soybean plant introductions using a genotyping by sequencing (GBS) approach. *BMC Plant Biology*, 15(1).
- Jägermeyr, J., & otros, y. (2021). *Climate impacts on global agriculture emerge earlier in new generation of climate and crop models*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s43016-021-00400-y>
- Jansky, S., & Thompson, D. (1990). The effect of flower removal on potato tuber yield. *Journal of Plant Science*, 1(2), 223–1225.
- Jian, Y., Xu, C., Guo, Z., Wang, S., Xu, Y., & Zou, C. (2017). Maize (*Zea mays* L.) genome size indicated by 180-bp knob abundance is associated with flowering time. *Scientific Reports*, 7(1), 1–9.
- Karas, B., Amyot, L., Johansen, C., Sato, S., Tabata, S., Kawaguchi, M., y otros. (2009). Conservation of Lotus and Arabidopsis Basic Helix-Loop-Helix Proteins Reveals New Players in Root Hair Development. *Plant Physiology*, 151(3), 1175-1185.
- Kearsey, M., & Farquhar, A. (1998). QTL analysis in plants; where are we now? *Heredity*, 137-142.
- Kebede, A., Kang, M., & Bekele, E. (2019). Advances in mechanisms of drought tolerance in crops, with emphasis on barley. *Advances in Agronomy*, 1(156), 265-314.
- Kitony, J. (2022). *Nested association mapping population in crops: current status and future prospects*. Obtenido de *Journal of Crop Science and Biotechnology* 26(1): https://www.researchgate.net/publication/361066100_Nested_association_mapping_population_in_crops_current_status_and_future_prospects

- Koda, Y., Kikuta, Y., Tazaki, H., Tsujino, Y., Sakamura, S., & Yoshihara, T. (1991). Potato tuber-inducing activities of jasmonic acid and related compounds. *Phytochemistry*, *30*(5), 1435-1438.
- Koizumi, E., Igarashi, T., Tsuyama, M., Ogawa, K., Asano, K., Kobayashi, A., y otros. (2021). Association of Genome-Wide SNP Markers with Resistance to Common Scab of Potato. *American Journal of Potato Research*, *98*(2), 149-156.
- Kraakman, A. T., Martínez, F., Mussiraliev, B., van Eeuwijk, F., & Niks, R. (2006). Linkage Disequilibrium Mapping of Morphological, Resistance, and Other Agronomically Relevant Traits in Modern Spring Barley Cultivars. *Molecular Breeding*, *17*(1), 41-58.
- Kromann, P., & Cuasapaz, P. (2017). *Libro de memorias. VII Congreso Ecuatoriano de la Papa. Adaptación al cambio climático*. Ibarra Editores.
- Kumar, S., MacKenzie, K., McLean, K., Dale, F., & Daniels, S. (2018). *Linkage Disequilibrium and Evaluation of Genome-Wide Association Mapping Models in Tetraploid Potato*. Obtenido de <https://academic.oup.com/g3journal/article/8/10/3185/6026984>
- Kyriakidou, M., Achakkagari, S., Gálvez López, J., Zhu, X., Tang, C., Tai, H., y otros. (2020). Structural genome analysis in cultivated potato taxa. *Theoretical and Applied Genetics*, *133*(3), 951–966.
- Lagos, T., Apraez, J., Lagos, L., & Duarte, D. (2015). Performance of 50 families of half sibs in *Solanum quitoense* Lam under recurrent selection. *Revista Temas Agrarios*, *20*(2).
- Lahlou, O., Ouattar, S., & Ledent, J. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie*, *23*(3), 257.

- Lazaro, A., Valverde, F., Piñeiro, M., & Jarillo, J. (2012). The Arabidopsis E3 Ubiquitin Ligase HOS1 Negatively Regulates CONSTANS Abundance in the Photoperiodic Control of Flowering. *The Plant Cell*, *24*(3), 982-999.
- Lee, J., Kim, J., Kim, S., Cho, H., Kim, J., & Ahn, J. (2012). The E3 Ubiquitin Ligase HOS1 Regulates Low Ambient Temperature-Responsive Flowering in Arabidopsis thaliana. *Plant and Cell Physiology*, *53*(10), 1802-1814.
- Lewontin, R. (1964). The Interaction of Selection and Linkage. I. General Considerations; Heterotic Models. *Genetics*, 49-67.
- Li, A., Kemppainen, P., Rastas, P., & Merilä, J. (2018). *Linkage disequilibrium clustering-based approach for association mapping with tightly linked genomewide data*. Obtenido de <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29673105/>
- Li, W., Pacheco, J., Migliavacca, M., & Miralles, D. (2023). *Widespread and complex drought effects on vegetation physiology inferred from space*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s41467-023-40226-9>
- Liang, H., Shen, Y., Xu, J., & Shen, X. (2021). *Multiscale Three-Dimensional Morphological Characterization of Calcareous Sand Particles Using Spherical Harmonic Analysis*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2021.744319/full>
- Lim, C., Baek, W., Jung, J., Kim, J., & Lee, S. (2015). Function of ABA in Stomatal Defense against Biotic and Drought Stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, *16*(12), 15251-15270.
- Linden, K., & Callis, J. (2020). The ubiquitin system affects agronomic plant traits. *Journal of Biological Chemistry*, *295*(40), 13940-13955.
- Liu, F., Jensen, C., Shahanzari, A., Andersen, M., & Jacobsen, S. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*, *168*(3), 831-836.

- Lizarazo, C. (2016). *Diseño de un instrumento de cobetura sobre el comportamiento del precio de la papa Diacol Capiro, para el pequeño y mediano productor, a partir del mejor pronóstico entre un modelo Sarima y una RNA*. Bogota: Universidad Piote de Colombia.
- López, E., & Ritter, E. (2017). *Mapeo por asociación mediante genes candidatos en Palmera de Aceite Africana (E. guineensis Jacq.)*. Vitoria-Gasteiz: Universidad del Pais Vasco - NEIKER.
- Lopez, G. (2017). *Mapeo por asociación mediante genes candidatos en palmera de aceite africana [Tesis de Maestría]*. Universidad del País Vasco - Euskal Herriko Unibertsitatea.
- López, L. (2020). *Arquitectura genética de la tolerancia al estrés por déficit hídrico en papa diploide [Trabajo de grado]*. Universidad Nacional de Colombia.
- Lorenzo, O., Chico, J., Saénchez-Serrano, J., & Solano, R. (2004). JASMONATE-INSENSITIVE1 Encodes a MYC Transcription Factor Essential to Discriminate between Different Jasmonate-Regulated Defense Responses in Arabidopsis[W]. *The Plant Cell*, 16(7), 1938-1950.
- Lynch, D., Kozub, G., & Kawchuk, L. (2001). The relationship between yield, mainstem number, and tuber number in five maincrop and two early-maturing cultivars. *American Journal of Potato Research*, 78(2), 83-90.
- Macarena, P., & Sagredo, B. (2012). *Detección de QTL y búsqueda de genes candidatos asociados a resisitencia a estrés hídrico en Solanum tuberosum mediante mapeo asociativo*. Temuco-Chile: UNIVERSIDAD DE LA FRONTERA- FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS Y FORESTALES.
- Mahmud, A., & Hossain, M. (2021). *Physiological and biochemical changes in potato under water stress condition*. Obtenido de

- https://www.researchgate.net/publication/350430903_Physiological_and_biochemical_changes_in_potato_under_water_stress_condition
- Mai, J., Lu, M., Gao, Q., Zeng, J., & Xiao, J. (2023). *Transcriptome-wide association studies: recent advances in methods, applications and available databases*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s42003-023-05279-y>
- Malosetti, M., van der Linden, C., Vosman, B., & van Eeuwijk, F. A. (2007). A Mixed-Model Approach to Association Mapping Using Pedigree Information With an Illustration of Resistance to *Phytophthora infestans* in Potato. *Genetics*, *175*(2), 879-889 .
- Márquez, Y., Salomón, J., & Acosta, R. (2020). Análisis de la interacción genotipo ambiente en el cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.). *Cultivos Tropicales*, *41*(1), 1-14.
- Mbugua, J., & Shimelis, H. (2020). *Heat and drought stress and their implications on potato production under dry African tropics*. Obtenido de https://www.researchgate.net/publication/344807106_Heat_and_drought_stress_and_their_implications_on_potato_production_under_dry_African_tropics
- Möller, K. (1965). *Untersuchungen an Testkreuzungen zur Auswahl geeigneter Eltern und Kombinationen in der Kartoffelzüchtung*. Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften.
- Mondal, R., Kumar, A., & Gnaneshb, B. (2023). *Crop germplasm: Current challenges, physiological-molecular perspective, and advance strategies towards development of climate-resilient crops*. Obtenido de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9880400/>
- Monneveux, P., Ramírez, D., & Pino, M. (2013). Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.): Can we learn from drought tolerance research in cereals? *Plant Science*, *205-206*, 76-86.

- Morales, A., Rodríguez, D., & Rodríguez, S. (2016). Respuestas de variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) al estrés por déficit hídrico. *Agricultura Tropical*, 1(2).
- Morales, T., Morales, R., Rodríguez, S., & Rodríguez, M. (2015). Estabilidad de la membrana celular para estimar tolerancia a la sequía en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Rev. Avanzada Científica*, 1(18), 1-9.
- Moreno, D. (2017). *Respuesta fisiológica y bioquímica de cuatro variedades de papa criolla (Solanum tuberosum L. Grupo Phureja) a condiciones de sequía [Tesis de Maestría]*. Universidad Nacional de Colombia.
- Moskvina, V., & Schmidt, K. (2008). On multiple-testing correction in genome-wide association studies. *Genetic Epidemiology*, 32(6), 567-573.
- Mosquera, T., Alvarez, M., Jiménez, J., Muktar, M., Paulo, M., Steinemann, S., y otros. (2016). Targeted and Untargeted Approaches Unravel Novel Candidate Genes and Diagnostic SNPs for Quantitative Resistance of the Potato (*Solanum tuberosum* L.) to *Phytophthora infestans* Causing the Late Blight Disease. *PLOS ONE*, 11(6).
- Munsell. (1975). *Munsell Color Charts for Plant Tissues*. . Baltimore, MD 21218, EE.UU.: Munsell Color, Macbeth Division of Kollmorgen Corporation.
- Nally, D., & Kearns, G. (2020). *Vegetative States: Potatoes, Affordances, and Survival Ecologies*. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/anti.12652>.
- Neill, K. E., & Contreras, R. (2022). Does Inducing Tetraploidy in *Vaccinium ovatum* Improve Fruit Traits and Plant Architecture? *HortScience*, 57(2), 312–318.
- Nelson, D., Hill, D., Hammond, J., & Bell, L. (2021). Morphophysiology of Potato (*Solanum tuberosum*) in Response to Drought Stress: Paving the Way Forward. *Front. Plant Sci*, 1(11).
- Niu, M., Tian, K., Chen, Q., Yang, c., Zhang, M., Sun, S., y otros. (2024). *A multi-trait GWAS-based genetic association network controlling soybean architecture and*

- seed traits*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2023.1302359/full>
- Nowell, D. (2018). *Abstract Book 10th WPC- XXVIII ALAP 2018 Congress: Biodiversity, Food Security and Business*. Obtenido de <https://cip-cgiar-bucket1.s3.amazonaws.com/wp-content/uploads/2018/06/1.The-Role-of-Potato-in-Feeding-the-Future-Barbara-Wells.pdf>
- Ñústez, C., Santos, M., & Segura, M. (2009). Acumulación y distribución de materia seca de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en Zipaquirá, Cundinamarca (Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 62(1), 4823-4834.
- Obidiegwu, J., Bryan, G., Jones, H., & Prashar, A. (2015). Coping with drought: Stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*, 6.
- Olsen, K., Halldorsdottir, S., Stinchcombe, J., Weinig, C., Schmitt, J., & Purugganan, M. (2004). Linkage Disequilibrium Mapping of Arabidopsis CRY2 Flowering Time Alleles Sequence data from this article have been deposited with the EMBL/GenBank Data Libraries under accession nos. AY576055, AY576271. *Genetics*, 167(3).
- Ortega, J., Magne, J., Angulo, A., & Veramendi, S. (2020). Selección de cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) resistentes a sequía y heladas en Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 24(2), 17-34.
- Ortiz, R., & Mihovilovich, E. (2020). *Genetics and Cytogenetics of the Potato*. Obtenido de https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5_7
- Ortiz, R., & Mihovilovich, E. (2020). *Genetics and Cytogenetics of the Potato*. In *The Potato Crop*. Obtenido de https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5_7

- Ospina, C., Lammerts, E., Allefs, S., Vos, P., Van Der Linden, G., Maliepaard, C., y otros. (2021). Association Mapping of Physiological and Morphological Traits Related to Crop Development under Contrasting Nitrogen Inputs in a Diverse Set of Potato Cultivars. *Plants*, 10(8).
- Österberg, M., Shavorskaya, O., Lascoux, M., & Lagercrantz, U. (2002). Naturally Occurring Indel Variation in the Brassica nigra COL1 Gene Is Associated With Variation in Flowering Time. *Genetics*, 161(1).
- Pacheco, E., Arias, D., Ojeda, Z., & Romero, H. (2014). Diversidad y estructura genética de accesiones de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.)provenientes de Camerún. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 16(2).
- Pajerowska-Mukhtar, K., Stich, B., Achenbach, U., Ballvora, A., Lübeck, J., Strahwald, J., y otros. (2009). Single Nucleotide Polymorphisms in the Allene Oxide Synthase 2 Gene Are Associated With Field Resistance to Late Blight in Populations of Tetraploid Potato Cultivars. *Genetics*, 181(3), 1115-1127.
- Palaisa, K. M., Tingey, S., & Rafalski, A. (2004). Long-range patterns of diversity and linkage disequilibrium surrounding the maize Y1 gene are indicative of an asymmetric selective sweep. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(26), 9885-9890.
- Pan, R., Buitrago, S., Peng, Y., Fatouh, S., Wan, K., Liu, Y., y otros. (2022). Genome-wide identification of cold-tolerance genes and functional analysis of IbbHLH116 gene in sweet potato. *Gene*, 837.
- Pandey, J., Scheuring, D., Koym, J., & Vales, M. (2022). Genomic regions associated with tuber traits in tetraploid potatoes and identification of superior clones for breeding purposes. *Frontiers in Plant Science*, 13(1).

- Peña, R., León, J., & Parra, V. (2019). Estudio de evaluación agronómica en el cultivo de papa (*Solanum spp.*) con tolerancia al déficit hídrico. *Revista de Investigación de Agroproducción Sustentable*, 3(3).
- Pervaiz, A., Sajid, Z., Yousaf, S., & Aftab, F. (2023). Microtuberization Potential of Jasmonic Acid, Kinetin and Putrescine in Potato (*Solanum tuberosum L.*). *American Journal of Potato Research*, 100(2), 184-191.
- Pevsner, J. (2009). Functional Genomics. *Bioinformatics and Functional Genomics*, 460-514.
- Piñeros, C. (2009). *Recopilación de la investigación del sistema productivo de la papa criolla*.
- Porco, J., Ada, J., & Mamani, J. (2011). Resistencia genética a estrés hídrico por sequía en variedades de papa (*Solanum tuberosum L.*) bajo invernadero. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 16(2), 173-208.
- Porras-Martínez, C., & Brenes-Angulo, A. (2015). Calidad de los tubérculos y componentes de rendimiento de híbridos F1 de papa (*Solanum tuberosum*). *Agronomía Costarricense*, 39(1), 37-46.
- Prieto, Y. (2018). *Comparación morfofisiológica y productiva de dos cultivares de papa (Solanum tuberosum L.) [Tesis de Pregrado]*. Universidad Central «Marta Abreu» de Las Villas.
- Qu, S., Yang, D., Yu, H., Chen, F., Wang, K., Ding, W., y otros. (2022). QTL analysis of early flowering of female flowers in zucchini (*Cucurbita pepo L.*). *Journal of Integrative Agriculture*, 1(2).
- Quishpe, R. (2017). *Caracterización morfológica de dos clones de papa (Solanum tuberosum L.), en la provincia de Pichincha e Imbabura [Tesis de Pregrado]*. Universidad Central del Ecuador.

- Rabieyan, E., Darvishzadeh, R., Mohammadi, R., Gul, A., Rasheed, A., Keykha, F., y otros. (2023). *Genetic diversity, linkage disequilibrium, and population structure of tetraploid wheat landraces originating from Europe and Asia*. Obtenido de <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-023-09768-6>
- Rachappanavar, V. (2023). Molecular systematics and its role in cultivated *Solanum* spp. evolution. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 70(1).
- Rafalski, A. (2002). Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(2), 94-100.
- Ramos, H. (2018). *Evaluación de las respuestas fisiológicas y rendimiento durante el estrés de calor en veinticuatro genotipos de papa (Solanum tuberosum) [Tesis de Pregrado]*. Universidad San Francisco de Quito.
- Ray, D., & Chatterjee, N. (2020). Effect of non-normality and low count variants on cross-phenotype association tests in GWAS. *European Journal of Human Genetics*, 28(3), 300-312.
- Remington, D., & Purugganan, M. (2003). Candidate genes, quantitative trait loci, and functional trait evolution in plants. *International Journal of Plant Sciences*, S7-S20.
- Revathi, B., & Beena, T. (2022). The role of polyploidy in orchid improvement. *The Pharma Innovation*, 11(6), 2456–2462.
- Rio, A., & Bamberg, J. (2021). An AFLP Marker Core Subset for the Cultivated Potato Species *Solanum phureja* (*Solanum tuberosum* L. subsp. *andigenum*). *American Journal of Potato Research*, 1(2).
- Ritter, E., Aragonés, A., Barandalla, L., López, R., & Ruiz, J. (2012). *Análisis de los genes de ramificación SBE para la obtención de almidones de calidad de papa*. s.n.
- Rivadeneira, J., Jaramillo, P., Fernandez, E., & Cuesta, X. (2020). Identificación de genotipos de papa con tolerancia al déficit hídrico. *Manglar*, 17(4).

- Rivera, R., & Perea, M. (2004). Perea. *Acta Biológica Colombiana*, 9(2).
- Rodríguez, L. (2015). *Caracterización de la respuesta fisiológica de tres variedades de papa (Solanum tuberosum L.) bajo condiciones de estrés por déficit hídrico [Tesis de Doctorado]*. Universidad Nacional de Colombia.
- Rossouw, F., & Waghmarae, E. (1995). The effects of drought on growth and yield of two South African potato cultivars. *South African Journal of Science*, 1(2).
- Rosyara, U., De Jong, W., Douches, D., & Endelman, J. (2016). Software for Genome-Wide Association Studies in Autopolyploids and Its Application to Potato. *The Plant Genome*, 9(2), 1-10.
- Rozen, S., & Skaletsky, H. (2017). Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, 132, 365-386.
- Ruiz, A., Carrasco, A., Ortega, F., Rodriguez, M., & Carrillo, J. (2022). Evaluation of Genetic Resources in a Potato Breeding Program for Chip Quality. *Agronomy*, 12(5), 1142.
- Saidi, A., & Hajibarat, Z. (2020). Application of Next Generation Sequencing, GWAS, RNA seq, WGRS, for genetic improvement of potato (*Solanum tuberosum L.*) under drought stress. *Biocatal. Agric. Biotechnol.*, 29(1).
- Salimi, H., Bahar, M., Mirlohi, A., & Talebi, M. (2016). Assessment of the Genetic Diversity Among Potato Cultivars from Different Geographical Areas Using the Genomic and EST Microsatellites. *Iranian Journal of Biotechnology*, 14(4), 270–277.
- Sánchez, M. (2017). *Estudio de la variabilidad genética en accesiones de papa (Solanum tuberosum L.) mediante marcadores SSRs*. *Ciencia y Agricultura*, 14(2).
- SAS Institute, I. S. (2009). SAS 9.2 Macro Language. Cary, NC. SAS Institute Inc.).
- Sattarzadeh, A. A., Tacke, E., Hofferbert, H., Rothsteyn, T., & Gebhardt, C. (2006). Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as basis for developing a PCR-based

- marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3. *Molecular Breeding*, 18(4).
- Segovia, S. (2019). *Evaluación de veinticuatro genotipos de papa (Solanum tuberosum) en base a rendimiento y respuestas fisiológicas frente al estrés de sequía [Tesis de Pregrado]*. Universidad San Francisco de Quito.
- Seminario, J., Seminario, A., Domínguez, A., & Escalante, B. (2017). Rendimiento de cosecha de diecisiete cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) del grupo Phureja. *Scientia Agropecuaria*, 8(3), 181-191.
- Silene, J., Pinto, L., Pariente, L., & Angulo, A. (2016). Asociaciones de marcadores moleculares con la resistencia a enfermedades, caracteres morfológicos y agronómicos en familias diploides de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Colombiana de Biotecnología*, 18(1).
- Singh, B., Chaubey, T., Upadhyay, D. K., Jha, A., & Pandey, S. (2014). Morphological characterization of vegetable pea (*Pisum sativum* L. spp. Hortense) genotypes and their application for distinctiveness, uniformity and stability testing. *Legume Research - An International Journal*, 37(5), 547.
- Skøt, L., Humphreys, J., Humphreys, M., Thorogood, D., Gallagher, J., Sanderson, R., y otros. (2007). Association of Candidate Genes With Flowering Time and Water-Soluble Carbohydrate Content in *Lolium perenne* (L.). *Genetics*, 177(1), 535-547.
- Śliwka, J., Jakuczun, H., Kamiński, P., & Zimnoch-Guzowska, E. (2010). Marker-assisted selection of diploid and tetraploid potatoes carrying Rpi-phu1, a major gene for resistance to *Phytophthora infestans*. *Journal of Applied Genetics*, 51(2),.
- Smith, J., & Smith, O. (1989). The description and assessment of distance between inbred lines of maize. 2: The utility of morphological - biochemical - and genetic descriptors and a scheme for the testing of distinctiveness between inbred lines [in USA]. *Maydica (Italy)*, 151-161.

- Soh, A. (2011). Genomics and plant breeding. *Oil Palm*, 1019-1028.
- Sonah, H., O'Donoghue, L., Cober, E., Rajcan, I., & Belzile, F. (2015). Identification of loci governing eight agronomic traits using a GBS-GWAS approach and validation by QTL mapping in soya bean. *Plant Biotechnology Journal*, 13(2).
- Soriano, J., Colasuonno, P., Marcotuli, I., & Gadaleta, A. (2021). *Meta-QTL analysis and identification of candidate genes for quality, abiotic and biotic stress in durum wheat*. Obtenido de <https://www.nature.com/articles/s41598-021-91446-2>
- Soto-Cerda, B., & Cloutier, S. (2012). Association mapping in plant genomes. *INTECH Open Access Publisher.*, 29-52.
- Soto-Cerda, B., & Cloutier, S. (2012). *Genetic Diversity in Plants*. Books on Demand.
- Souza, T., Muniz, F., Techio, V., Missiaggia, A., & Ramalho, M. (2022). Potential use of polyploid eucalypt in forestry. *Industrial Crops and Products*, 177.
- Spooner, D. M., McLean, K., Ramsay, G., Waugh, R., & Bryan, G. (2005). A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(41), 14694-14699.
- Spooner, D., Núñez, J., Trujillo, G., Guzmán, F., & Ghislain, M. (2007). Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(49).
- Sree, R., Dijkhuis, P., & Roest, S. (1983). Phenotypic variation and ploidy level of plants regenerated from protoplasts of tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L. cv. 'Bintje'). *Theoretical and Applied Genetics*, 65(1), 329-338.
- Sterie, C., Stoica, D., Giucă, A., & Petre, L. (2022). *Scientific Papers Series Management. Agriculture & Rural Development*, 1(22).

- Storani, L., & Yanovsky, M. (2018). Transmisión “intergeneracional” (agámica) de la tolerancia al estrés hídrico en *Solanum tuberosum* cv. Achat. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 4(3), 344-350.
- Superintendencia de industria y Turismo. (2019). *Cadena productiva de la papa: Diagnóstico de libre competencia. Industria y comercio*. Obtenido de http://www.sic.gov.co/recursos_user/documentos/promocion_competencia/Estudios_Economicos/PAPA.pdf; consulta: 27/03/2021
- Susmitha, P., Kumar, P., Yadav, P., Sahoo, S., Kaur, G., Manish, K., y otros. (2023). *Genome-wide association study as a powerful tool for dissecting competitive traits in legumes*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2023.1123631/full>
- Tagliotti, M. (2019). *Mapeo asociativo y análisis de desequilibrio de ligamiento para la identificación de genes de tolerancia a estrés abiótico en papa tetraploide [Tesis de Doctorado]*. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Tai, G., & Young, D. (1984). Early generation selection for important agronomic characteristics in a potato breeding population. *American Potato Journal*, 61(7), 419-434.
- Teh, C., Ong, A., Kwong, Q., Apparow, S., Chew, F., Mayes, S., y otros. (2016). Genome-wide association study identifies three key loci for high mesocarp oil content in perennial crop oil palm. *Scientific Reports*, 6(1).
- Thoday, J. (1961). Location of polygenes. *Nature*, 291-296.
- Thornsberry, J., Goodman, M., Doebley, J., Kresovich, S., Nielsen, D., & Buckler, E. (2001). Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nature Genetics*, 28(3), 3.
- Tirilly, Y., & Marcel, B. (2001). *Tecnología de las hortalizas*. Zaragoza, España.: Acribia.

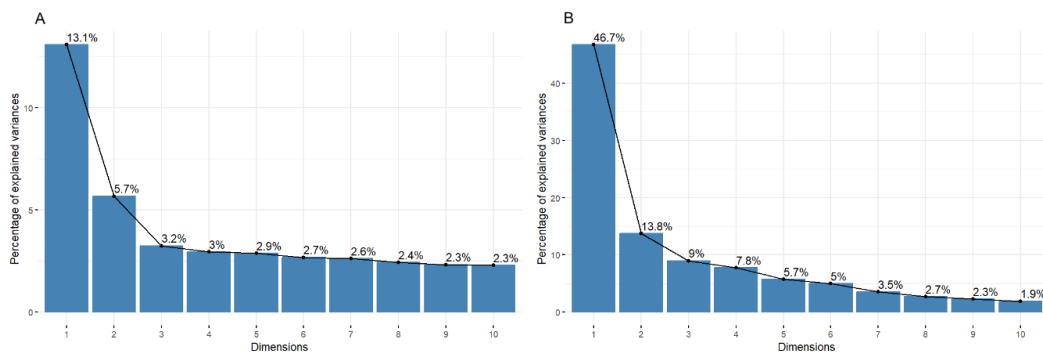
- Tolessa, E. (2019). A review on water and nitrogen use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) in relation to its yield and yield components. *Archives of Agriculture and Environmental Science*, 4(2), 119-132.
- Tripathi, K., Pamarthi, R., & Gore, P. y. (2024). *Development and standardization of key descriptors for agro-morphological characterization in Vigna stipulacea (Lam.) Kuntze.: a potential legume for India*. Obtenido de <https://link.springer.com/article/10.1007/s10722-023-01732-3>
- Tubay, G., Cedeño, G., Guzmán, A., & Cedeño, J. (2015). *Contenido clorofílico del tomate en función de la edad del cultivo y daño ocasionado por Prodiplosis longifila*. Escuela Superior Politécnica Agropecuaria de Manabí Manuel Félix López.
- Túpac Yupanqui, A. (2001). *Postcosecha y Comercialización de Tubérculos Andinos con Énfasis en papas Nativas y Ulluco*. . Peru: Ministerio de Agricultura del Perú, Instituto Nacional de Investigación Agraria, INIA, Centro Internacional de la Papa, CIP. .
- UPRA. (2022). *Evaluaciones Agropecuarias Municipales - EVA*. Obtenido de <https://upra.gov.co/es-co/Paginas/eva.aspx>
- Valderrama, J., Ortigosa, F., & Cañas, R. (2020). Métodos de secuenciación: Segunda generación. *Encuentros en la Biología*, 13(174), 17-23.
- Vallejo, F. y. (2002). *Mejoramiento genético de plantas*. Palmira, Valle.: Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Vavilov, V. (1951). *The origen, varation immunity and breeding of cultivated plants*. watham, masr, Crónica Botánica.
- Velásquez, J., Paula, N., Racines, M., Cruz, E., & Araujo, A. (2017). *El cultivo de papa (Solanum tuberosum L.) en el Ecuador: Tecnología de producción y manejo de semillas*. INIAP.

- Verhulst, B., & Neale, M. C. (2021). Best Practices for Binary and Ordinal Data Analyses. *Behavior Genetics*, 51(3).
- Wang, R., Zhao, P., Kong, N., Lu, R., Pei, Y., Huang, C., y otros. (2018). Genome-Wide Identification and Characterization of the Potato bHLH Transcription Factor Family. *Genes*, 9(1), 54.
- Wang, Y., & otros, y. (2019). *Collection and Evaluation of Genetic Diversity and Population Structure of Potato Landraces and Varieties in China*. Obtenido de Sec. Evolutionary and Population Genetics, 1(10):
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.00139/full>
- Wang, Y., Nishimura, M., Zhao, T., & Tang, D. (2011). ATG2, an autophagy-related protein, negatively affects powdery mildew resistance and mildew-induced cell death in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 68(1), 74-87.
- Wang, Z., Huang, R., M. D., Ercisli, S., & Chen, L. (2023). *Achievements and prospects of QTL mapping and beneficial genes and alleles mining for important quality and agronomic traits in tea plant (Camellia sinensis)*. Obtenido de doi: 10.48130/BPR-2023-0022)
- Waqar, M. (2022). *Effect of Drought Stress on Potato Production: A Review*. Obtenido de https://www.researchgate.net/publication/359059778_Effect_of_Drought_Stress_on_Potato_Production_A_Review
- Waseem, M., Rong, X., & Li, Z. (2019). Dissecting the Role of a Basic Helix-Loop-Helix Transcription Factor, SlbHLH22, Under Salt and Drought Stresses in Transgenic. *Frontiers in Plant Science*, 10.
- Wei, X., Jackson, P., McIntyre, C., Aitken, K., & Croft, B. (2006). Associations between DNA markers and resistance to diseases in sugarcane and effects of population substructure. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(1), 155-164.

- Wells, B. (2018). *The Role of Potato in Feeding the future*. Instituto Nacional de Innovación.
- Wickham, H. (2016). *Elegant Graphics for Data Analysis*. Obtenido de <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wright, S. (1949). The Genetical Structure of Populations. *Annals of Eugenics*, 15(1), 323-354.
- Xu, J., Xu, H., Zhao, H., Liu, H., Xu, L., & Liang, Z. (2022). Genome-wide investigation of bHLH genes and expression analysis under salt and hormonal treatments in *Andrographis paniculata*. *Industrial Crops and Products*, 183.
- Yactayo, W., & Sánchez, M. (2015). Eficiencia de uso de agua de la papa en respuesta a la aplicación de diferentes niveles de riego utilizando el riego parcial en condiciones de invernadero. *Anales Científicos*, 76(1), 29-37.
- Yan, S., Bhawal, R., Yin, Z., Theodore, W., & Thannhauser & Zhang, S. (2022). *Recent advances in proteomics and metabolomics in plants*. Obtenido de <https://molhort.biomedcentral.com/articles/10.1186/s43897-022-00038-9>
- Yang, P., Li, Y., He, C., Yan, J., Zhang, W., Li, X., y otros. (2020). Phenotype and TMT-based quantitative proteomics analysis of *Brassica napus* reveals new insight into chlorophyll synthesis and chloroplast structure. *Journal of Proteomics*, 214.
- Yatapanage, K., & So, H. (2001). The Relationship between Leaf Water Potential and Stem Diameter in Sorghum. *Agronomy Journal*, 93(6), 1341-1343.
- Yeboah, A., Lu, J., Ting, Y., Karikari, B., Gu, S., Xie, Y., y otros. (2021). Genome-wide association study identifies loci, beneficial alleles, and candidate genes for cadmium tolerance in castor (*Ricinus communis* L.). *Industrial Crops and Products*, 171.
- Yu, J., & Buckler, E. (2006). Genetic association mapping and genome organization of maize. *Curr Opin Biotechnol*, 155-160.

- Zahid, G., Aka, Y., Dönmez, D., A, K., & Giordani, T. (2022). *Perspectives and recent progress of genome-wide association studies (GWAS) in fruits*. Obtenido de <https://link.springer.com/article/10.1007/s11033-021-07055-9>
- Zaki, H. R. (2022). *Response of potato (Solanum tuberosum L.) cultivars to drought stress under in vitro and field conditions*. Obtenido de <https://chembioagro.springeropen.com/articles/10.1186/s40538-021-00266-z>
- Zhang, H., Li, X., Liu, J., & Gao, W. (2022). Comparative transcriptome analysis reveals the molecular basis of drought tolerance in wild and cultivated potato species. *BMC Plant Biology*, 22(1), 13.
- Zhang, J., Zhang, J., Cao, W., Zhao, Y., Wang, X., & Liu, J. (2021). Understanding changes in global potato production using data from the Food and Agriculture Organization. *Scientific Data*, 8(1), 1-8.
- Zhao, C., Gangurde, S., Rajeev, X., & Varshney, K. (2023). *Editorial: Creation and utilization of crop germplasm resources*. Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2023.1140037/full>
- Zheng, C., Bochmann, H., Zhaogang, L., & Kant, J. (2023). *Plant root plasticity during drought and recovery: What do we know and where to go?* Obtenido de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2023.1084355/full>
- Zhu, M., & Zhao, S. (2007). Candidate gene identification approach: progress and challenges. *International Journal of Biological Sciences*, 420-427.
- Zuo, Z., Lee, H., & Kang, H.-G. (2023). Basic Helix-Loop-Helix Transcription Factors: Regulators for Plant Growth Development and Abiotic Stress Responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(2), 1419.

A. Anexo: Material suplementario Capítulo 1.



Figura

Suplementaria 1. Proporción de la varianza total explicada por las dimensiones del Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM) y el Análisis de Componentes Principales (ACP). (A) Porcentaje de varianza explicada por las 10 primeras dimensiones ACM. (B) Porcentaje de varianza explicada por las 10 primeras dimensiones del ACP.

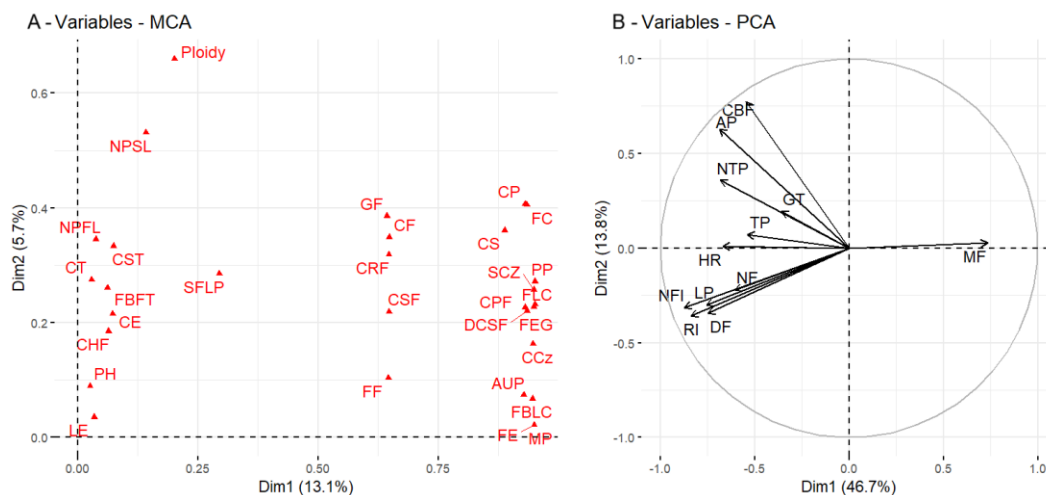


Figura Suplementaria 2. Relación entre las variables en el espacio de las dos dimensiones principales del Análisis de Correspondencia Múltiple (A) y el Análisis de Componentes Principales (B).

Tabla Suplementar 1. Datos de pasaporte de 115 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo phureja y Andigenum).

ID	Latitud	Longitud	Grupo	País (departamento)	Municipio	Vereda	Elevación (msnm)	Donante
Phu-UNR1	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3089	Maximil Quilisma
Phu-UNR2	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR3	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2710	C.I. Corpoica
Phu-UNR4	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2712	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR5	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2713	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR6	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2714	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR7	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2715	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR8	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2716	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR9	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2717	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR10	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2718	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR11	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2719	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR12	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2720	C.I. Corpoica Obonuco

Phu-UNR13	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2721	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR14	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2722	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR16	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2724	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR17	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2727	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR18	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2728	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR19	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2730	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR20	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2732	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR21	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2733	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR22	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR23	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR24	0°55'55.52"	77°50'22,35"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Laguna	3109	Juan Carlos Cumbal
Phu-UNR28	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR29	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR30	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR31	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia	Cumbal	Panam	3090	Maximil

				(Nariño)				Quilisma
Phu-UNR32	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR33	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR34	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR35	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR36	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR37	1°12'52.48"	77°16'41.22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2711	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR39	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR40	0°56'14,28"	77°46'56,75"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Panam	3090	Maximil Quilisma
Phu-UNR42	1°05'47,4"	77°16'12.53"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Jurado	2806	Silvio Gelud Rosero
Phu-UNR44	1°07'1,91"	77°36'24.44"	Phureja	Colombia (Nariño)	Guachucal	Santa Isabell	3103	Hector Guerrero
Phu-UNR45	00°50'55,79"	77°30'25.51"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	El Salado	2897	Sigifredo Cuaran
Phu-UNR46	0°55'55.52"	77°50'22,35"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Laguna	3109	Juan Carlos Cumbal
Phu-UNR47	00°50'22,79"	77°30'25.98"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Laguna	3109	Juan Carlos Cumbal
Phu-UNR48	0°55'55.52"	77°50'22,35"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	El Salado	2890	Manuel Valenzuela
Phu-UNR49	00°50'55,79"	77°30'25.51"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	El Salado	2897	Sigifredo Cuaran
Phu-UNR51	1°07'1,91"	77°36'24.44"	Phureja	Colombia (Nariño)	Guachucal	Santa Isabell	3103	Hector Guerrero
Phu-UNR52	1°07'1,91"	77°36'24.44"	Phureja	Colombia (Nariño)	Guachucal	Santa Isabell	3103	Hector Guerrero

Phu-UNR53	1°07'1,06"	77°10'29,29"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	El Encano	2840	Jesus Reyes Jojoa
Phu-UNR54	1°07'1,06"	77°10'29,29"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	El Encano	2840	Jesus Reyes Jojoa
Phu-UNR55	1°05'11,81"	77°10'2,34"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	El Encano	2894	Roberto Jojoa
Phu-UNR56	1°07'1,06"	77°10'29,29"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	El Encano	2840	Jesus Reyes Jojoa
Phu-UNR57	0°50'25,79"	77°30'24,29"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	Tandaup	2905	Guillermo Caipe
Phu-UNR58	1°05'47,4"	77°16'12,53"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Jurado	2806	Silvio Gelud Rosero
Phu-UNR59	0°50'25,79"	77°30'24,29"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	Tandaup	2905	Guillermo Caipe
Phu-UNR60	1°05'47,4"	77°16'12,53"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Jurado	2806	Silvio Gelud Rosero
Phu-UNR61	00°50'55,79"	77°30'25,51"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	El Salado	2897	Sigifredo Cuaran
Phu-UNR62	1°05'11,81"	77°10'2,34"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	El Encano	2894	Roberto Jojoa
Phu-UNR63	0°50'25,79"	77°30'24,29"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cordoba	Tandaup	2905	Guillermo Caipe
Phu-UNR64	1°05'11,81"	77°10'2,34"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	El Encano	2894	Roberto Jojoa
Phu-UNR65	1°12'52,48"	77°16'41,22"	Phureja	Colombia (Nariño)	Pasto	Obonuco	2710	C.I. Corpoica Obonuco
Phu-UNR66	0°55'55,52"	77°50'22,35"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Laguna	3109	Juan Carlos Cumbal
Phu-UNR67	0°55'55,52"	77°50'22,35"	Phureja	Colombia (Nariño)	Cumbal	Laguna	3109	Juan Carlos Cumbal
And-UNR111	16°29'33"	68°07'20"	Andigenum	Bolivia (La Paz)	No tiene datos	No Tiene Datos	3600	C.I. Corpoica Tibaitata

And-UNR112	16°29'57"	68°02'57"	Andigenum	Bolivia (No tiene datos)	No tiene datos	No Tiene Datos	3800	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR113	16°01'12"	68°42'02"	Andigenum	Bolivia (Potosí)	No tiene datos	Estación Experimental De Belén	3500	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR114	19°39'09"	65°17'16"	Andigenum	Bolivia (Potosí)	Saavedra	Chinoli	3500	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR115	15°48'17"	70°01'58"	Andigenum	Perú (Puno)	No tiene datos	La Huerta	4000	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR116	8°05'47"	78°08'46"	Andigenum	Perú (La Libertad)	Santiago de chuco	Cachicadan	2700	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR117	7°09'19"	78°31'09"	Andigenum	Perú (Cajamarca)	No tiene datos	Mercado Local	3000	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR120	21°31'58"	64°44'03"	Andigenum	Bolivia (Torija)	No tiene datos	Mercado Local	1985	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR122	13°03'04"	76°51'02"	Andigenum	Perú (Huancavelica)	No tiene datos	Taya Caja Pampas-Marcopata	3350	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR123	11°26'08"	74°08'31"	Andigenum	Perú (Ayacucho)	No tiene datos	Quinoa Km 13	3320	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR124	12°44'06"	74°39'58"	Andigenum	Perú (Huancavelica)	Paucara	No Tiene Datos	3940	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR125	12°44'06"	74°39'58"	Andigenum	Perú (Huancavelica)	Paucara	No Tiene Datos	3940	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR126	12°43'23"	74°40'01"	Andigenum	Perú (Huancavelica)	No tiene datos	No Tiene Datos	4100	C.I. Corpoica Tibaitata

And-UNR127	10°29'13"	76°30'51"	Andigenum	Perú (Pasco)	Daniel alcides carrion	Yaua Huaca	3400	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR129	5°38'00"	72°54'59"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	Sogamoso	Primera Chorrera	3300	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR130	4°31'50"	75°38'25"	Andigenum	Colombia (Quindío)	Calarcá (procede de nariño)	Mercado Local	1619	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR131	4°31'50"	75°38'25"	Andigenum	Colombia (Quindío)	Calarcá (procede de nariño)	No Tiene Datos	1619	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR132	5°37'00"	72°52'00"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	Sogamoso	Las Cintas	3380	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR133	5°34'19"	72°49'59"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	Aquitania	Valle De Toquilla	3085	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR135	6°19'04"	72°33'35"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	Boavita	Mercado Local De La Uvita	2220	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR136	6°22'59"	72°27'17"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	El cocuy	El Carrizal	3150	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR137	6°33'10"	72°29'58"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	Chiscas	El Rinconcito	3000	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR138	7°12'15"	72°45'25"	Andigenum	Colombia (Norte De Santander)	Silos	Tutepa (Km 2 Laguna De Chitaga)	2450	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR139	6°58'21"	72°50'54"	Andigenum	Colombia (Santander)	Guaca	Camara	2420	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR141	0°49'50"	77°38'22"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Ipiales	Teques	3200	C.I. Corpoica Tibaitata

And-UNR142	0°49"50"	77°38"22"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Ipiales	Teques	3200	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR143	1°11"48"	77°16"16"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Pasto	Mercado Local	3250	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR144	0°55"10"	77°49"36"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Cumbal	Tasma A 3 Km De Cumbal, Carretera A La Laguna	3200	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR145	1°11"58"	77°18"09"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Pasto	Granja De Obonuco	2800	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR146	1°11"58"	77°18"09"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Pasto	Granja De Obonuco	2800	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR147	2°30"42"	76°17"22"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Popayán	Malvaza	1760	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR148	2°26"49"	76°36"10"	Andigenum	Colombia (Cauca)	Popayán	Mercado Local	1760	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR150	2°30"35"	76°24"05"	Andigenum	Colombia (Cauca)	Totoro	Carretera De San Pedro	3220	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR151	2°01"56"	76°40"21"	Andigenum	Colombia (Cauca)	La vega	Guachicono	2200	C.I. Corpoica Obonuco
And-UNR152	1°54"00"	76°40"19"	Andigenum	Colombia (Cauca)	San sebastián	Corregimiento Valencia	2900	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR153	1°54"00"	76°40"19"	Andigenum	Colombia (Cauca)	San sebastián	Corregimiento Valencia	2900	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR154	2°33"13"	76°12"35"	Andigenum	Colombia (Cauca)	Silvia	Paramo De Las Delicias	3000	C.I. Corpoica

								Tibaitata
And-UNR155	5°11'46"	76°53'11"	Andigenum	Colombia (Cundinamarca)	Tausa	Km 24 Carretera De Zipaquira A San Calletano	3380	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR157	5°21'59"	73°31'16"	Andigenum	Colombia (Boyacá)	Vetaquemada	Puente De Piedra/Carretera Vieja A Tunja	2880	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR158	4°30'32"	74°06'50"	Andigenum	Colombia (Cundinamarca)	Usme	Las Mercedes/Carretera Al Paramo Del Sumapaz	3350	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR159	4°30'32"	74°06'50"	Andigenum	Colombia (Cundinamarca)	Usme	Las Mercedes/Carretera Al Paramo Del Sumapaz	3350	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR160	4°24'21"	73°56'47"	Andigenum	Colombia (Cundinamarca)	Caqueza	Procede De Une	1840	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR161	4°20'20"	73°56'20"	Andigenum	Colombia (Cundinamarca)	Fosca	La Placita	1840	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR162	5°04'19"	75°31'27"	Andigenum	Colombia (Caldas)	Manizales	Mercado Local	2180	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR163	5°45'42"	74°27'53"	Andigenum	Colombia (Cundinamarca)	Anolaima	No Tiene Datos	1800	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR164	1°09'57"	77°08'21"	Andigenum	Colombia	El encano	San José	2820	C.I.

				(Nariño)				Corpoica Tibaitata
And-UNR165	1°05'05"	77°35'39"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Tuquerres	Corregimiento Pinzón	3000	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR166	0°57'27"	77°46'22"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Cumbal	Laguna De San Diego	3430	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR167	0°49'26"	77°38'31"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Ipiales	Quitiaques	3200	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR168	3°32'20"	76°17'51"	Andigenum	Colombia (Valle Del Cauca)	Palmira	Km 44 Por La Carretera A Ataco	2900	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR169	1°54'00"	76°40'19"	Andigenum	Colombia (Cauca)	No tiene datos	Corregimiento De Valencia	2930	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR170	5°56'51"	75°18'28"	Andigenum	Colombia (Antioquia)	La unión	San Juan	2475	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR172	6°01'18"	75°25'55"	Andigenum	Colombia (Antioquia)	La ceja	Mercado Local	2110	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR173	1°42'32"	78°38'42"	Andigenum	Ecuador (No Tiene Datos)	Chuina	San Luis	2200	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR174	6°27'08"	75°32'33"	Andigenum	Colombia (Antioquia)	San pedro	El Espinal	2570	C.I. Corpoica Tibaitata
And-UNR175	1°11'58"	77°18'09"	Andigenum	Colombia (Nariño)	Pasto	Granja Experimental De Obonuco	3000	C.I. Corpoica Tibaitata

Anexo suplementario 2. Descriptores morfológicos aplicados a la caracterización de los genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo *Phureja* y *Andigenum*) que conforman la colección de trabajo de la universidad de Nariño

Con base en los descriptores morfológicos descritos por el International Board for Plant Genetic Resources Mackay et al., (1985) y los reportados en trabajos realizados por la Universidad Nacional, Corpoica y el CIP, se construyó la siguiente lista de descriptores con categorías multiestado.

Acorde con Huaman (2002) y Gómez (2000) la toma de la información se realizó en plantas propagadas a partir de tubérculos que se encuentren sanas y en plena floración (superior al 75%). Cada órgano evaluado tiene 10 repeticiones; con estos datos se obtiene la moda para las variables cualitativas y el promedio para las variables cuantitativas.

Todos los datos de los descriptores de hojas son registrados de órganos ubicados en la porción media del tallo principal. Y se registran los valores promedio observados en por lo menos dos hojas maduras.

Las variables cualitativas que presentaron diferentes modalidades y las variables cuantitativas con coeficiente de variación superior a 25% se describen a continuación y son fuente del Proyecto de Investigación 2014000100022. GPFA – FCTel REGALIAS 2015 – 2019:

Características de planta

▪ **Variables Cuantitativas:**

Madurez fisiológica (Huamán, 2002; Mackay et al., 1985)- **MF:** Número de días desde la emergencia hasta la senectud.

Cubrimiento del follaje (Gómez, 2000; Orrillo & Bonierbale, 2009)- **CBF:** se mide la longitud en centímetros (cm) de cubrimiento del follaje sobre el suelo.

Altura de planta - AP: Es la longitud en centímetros (cm). “Desde la base de los tallos hasta el brote apical más alto. No se considera la altura de las inflorescencias si sobrepasan el brote apical más alto” (Huamán, 2002, p. 9).

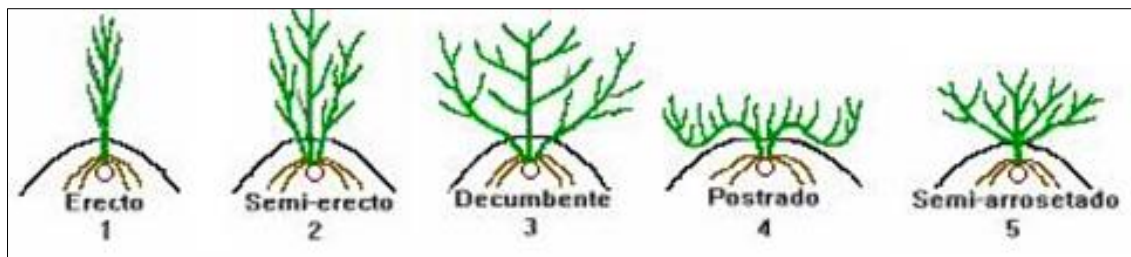
▪ **Variables Cualitativas:**

Hábito de crecimiento de la planta - HC: “El momento más oportuno para registrar el hábito de crecimiento de la planta de papa es cuando se inicia la formación de botones florales, por cuanto este cambia cuando la planta llega a la madurez” (Huamán, 2008, p. 8).

1. Erecto
2. Semi-erecto
3. Decumbente, cuando los tallos se arrastran sobre el suelo, pero con el ápice arriba.
4. Postrada, cuando los tallos se arrastran sobre el suelo.
5. Semi rosetado, cuando la mayoría de las hojas están ubicadas en la base de los tallos, muy cercanos a la superficie del suelo.

Nota: La categoría 5 es frecuentes en especies silvestre (Hunman, 2002). La descripción gráfica de las categorías se aprecia en la figura 5.5.

Figura 5.5. Esquemas de los hábitos de crecimiento de las plantas de papa



Fuente: Gómez, (2000)

Longitud de estolones (Mackay *et al.*, 1985) - LE:

1. Largos (de 7 a 9cm)
2. Medios (de 5 a 7 cm)
3. Cortos (de 3 a 5)
4. Muy cortos (menos de 3)

Unión de estolones (Mackay *et al.*, 1985) - UE:

1. Fuerte
2. Medio
3. Débil

Características de tallos

▪ **Variables Cuantitativas:**

Número de tallos primarios (Huamán *et al.*, 1977) – **NTP:** Se contabiliza en número de tallos principales.

Habito de ramificación (Huamán *et al.*, 1977) - **HR:** Se contabiliza la cantidad de ramas por tallos secundarios.

Grosor de tallo (Proyecto de Investigación 2014000100022. GPFA – FCTel REGALIAS 2015 – 2020) – **GT:** se evalúa el diámetro del tallo primario más grueso registrado a la mitad de su altura.

▪ Variables Cualitativas:

Color del tallo - CT: “Se debe evaluar el color predominante de los tallos considerando todo el tallo desde la base hasta el ápice” (Huamán, 2008, p. 10). De acuerdo con los colores codificados en la tabla de (Munsell, 1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5GY colores 5/4, 5/6 y 5/8
2. Página 2.5GY colores 6/4, 6/6 y 6/8
3. Página 2.5GY colores 7/4, 7/6 y 7/8
4. Página 5GY colores 4/4 y 4/8
5. Página 5GY colores 5/10, 5/4, 5/6 y 5/8
6. Página 5GY colores 6/10, 6/4, 6/6 y 6/8
7. Página 5RP colores 3/2, 3/4 y 3/6
8. Página 5RP colores 4/2, 4/4 y 4/8
9. Páginas 5YR3/2, 5GY7/6 y 7.5GY6/4

Color secundario de tallo - CST: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5GY colores 5/4, 5/6, 6/4, 6/6 y 6/8
2. Página 2.5GY colores 7/6, 7/7, 7/8, 8/4
3. Página 5GY colores 4/8, 5/10, 5/6 y 5/8
4. Página 5GY colores 6/4, 6/6, 6/8, 6/10, 7/6 y 7/8
5. Página 5RP colores 3/2, 3/4, 3/6, 3/8, 4/2, 4/4, 4/6 y 4/8
6. Página 5RP colores 5/2, 5/4, 5/6, 5/8, 6/2 y 6/4
7. Páginas 2.5R5/2, 5Y6/4, 5Y6/6 y 7.5GY4/4
8. Ausente

Corte transversal del tallo (Huaman et al., 1977) - CTT:

1. Redondo
2. Angular

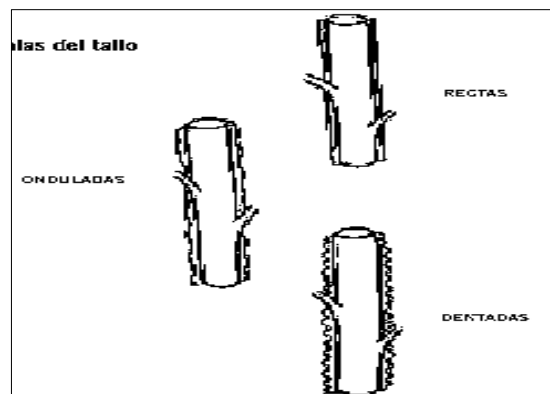
Forma de las alas del tallo - FAF:

Se registra la protuberancia en los ángulos de los entrenudos de los tallos desde la base del tallo hasta el ápice. Hay cultivares que tienen alas ligeramente onduladas en la base del tallo, pero el resto es recto. En estos casos se registra la expresión más predominante a lo largo del tallo (Huamán, 2002, p. 10).

1. Ausente
2. Recto y angosto
3. Recto y ancho (>2mm)
4. Ondulado y angosto
5. Ondulado y ancho (>2mm)
6. Dentado y angosto
7. Dentado y ancho (>2mm)

Nota: La descripción gráfica de las formas recta, dentada y ondulada se aprecian en la figura 5.6.

Figura 5.6. Esquemas de las formas de las alas del tallo



Fuente: Hunman, 2008.

Características de la hoja

▪ **Variables Cuantitativas:**

Angulo de divergencia entre la hoja y el tallo - ADHT:

Es el ángulo entre el raquis de la hoja y el tallo. La hoja para evaluar debe ser una hoja relativamente joven y madura. Se sugiere registrar datos de la hoja que está localizada a $\frac{1}{4}$ de la altura de la planta desde la parte apical. (Huamán, 2008, p. 14)

▪ **Variables Cualitativas:**

Color del haz de la hoja – CHF: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5GY colores 5/4 y 5/6
2. Página 5GY color 3/4
3. Página 5GY colores 4/2, 4/4, 4/6 y 4/8
4. Página 5GY colores 5/6, 5/8, 6/4 y 6/8
5. Página 7.5GY colores 4/2, 4/4 y 4/6
6. Página 7.5GY colores 5/4 y 5/6
7. Páginas 7.5G4/6, 7.5GY7/4 y 7.5GY3/4

Color del envés de la hoja – CE: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5GY colores 5/4, 5/8, 6/4 y 6/6
2. Página 2.5GY colores 7/2, 7/4, 7/6 y 8/2
3. Página 5GY colores 4/4, 5/4, 5/5, 5/6 y 5/8
4. Página 5GY colores 6/2, 6/4, 6/6, 7/4, 7/6 y 7/8
5. Página 7.5GY colores 4/4, 5/2 y 5/4
6. Página 7.5GY colores 6/4, 6/6, 7/4 y 7/6

Pubescencias en las hojas (tricomas) – PH:

1. Glabra con tricomas muy dispersos
2. Pubescente
3. Fuertemente pubescente

Pares de folíolos laterales primarios (Figura 1-3a)- NPFL:

1. Dos pares
2. Tres pares
3. Cuatro pares
4. Cinco pares
5. Seis pares
6. Siete o más pares

Pares de inter-hojuelas o folíolos insertados en el raquis (Figura 1-3a) - NPIL:

“Número promedio de pares de inter-hojuelas localizados en el raquis principal entre los folíolos laterales primarios” (Huamán, 2002, p. 14).

1. Ausente
2. Un par
3. Dos pares
4. Tres pares
5. Cuatro o más pares.

Pares de folíolos laterales secundarios sobre los peciólulos (Figura 5.7)- NPSL:

“Número promedio de pares de folíolos localizados en la inserción del peciólulo sobre el raquis principal” (Huamán, 2002, p. 12).

1. Ausente
2. Un par
3. Dos pares
4. Tres pares
5. Cuatro o más pares

Figura 5.7. Descripción gráfica de descriptores de hoja.

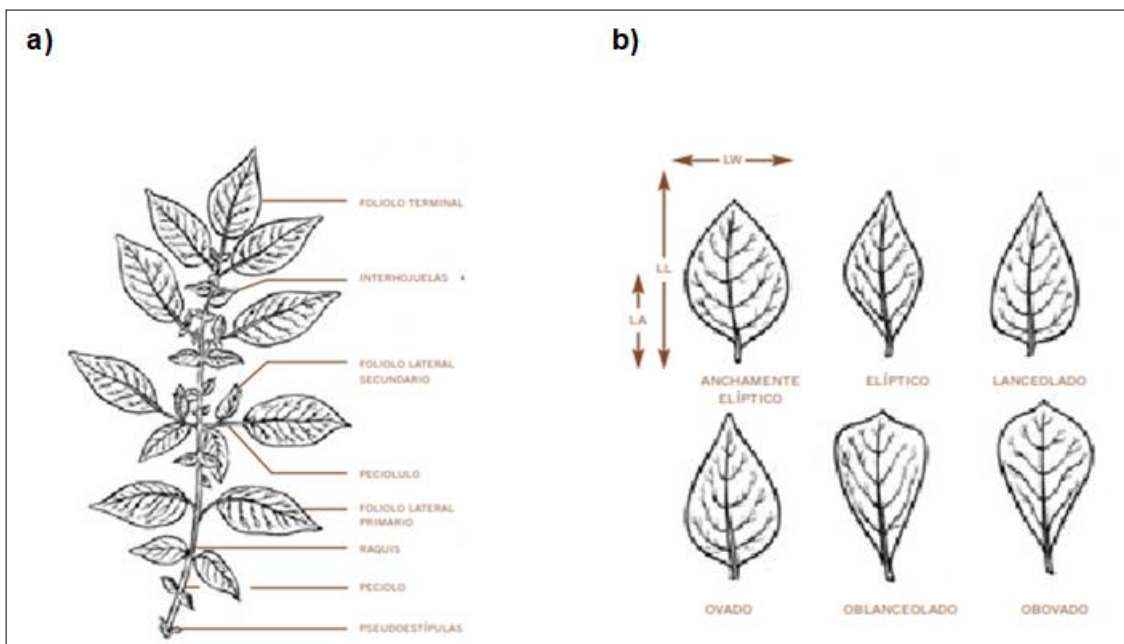
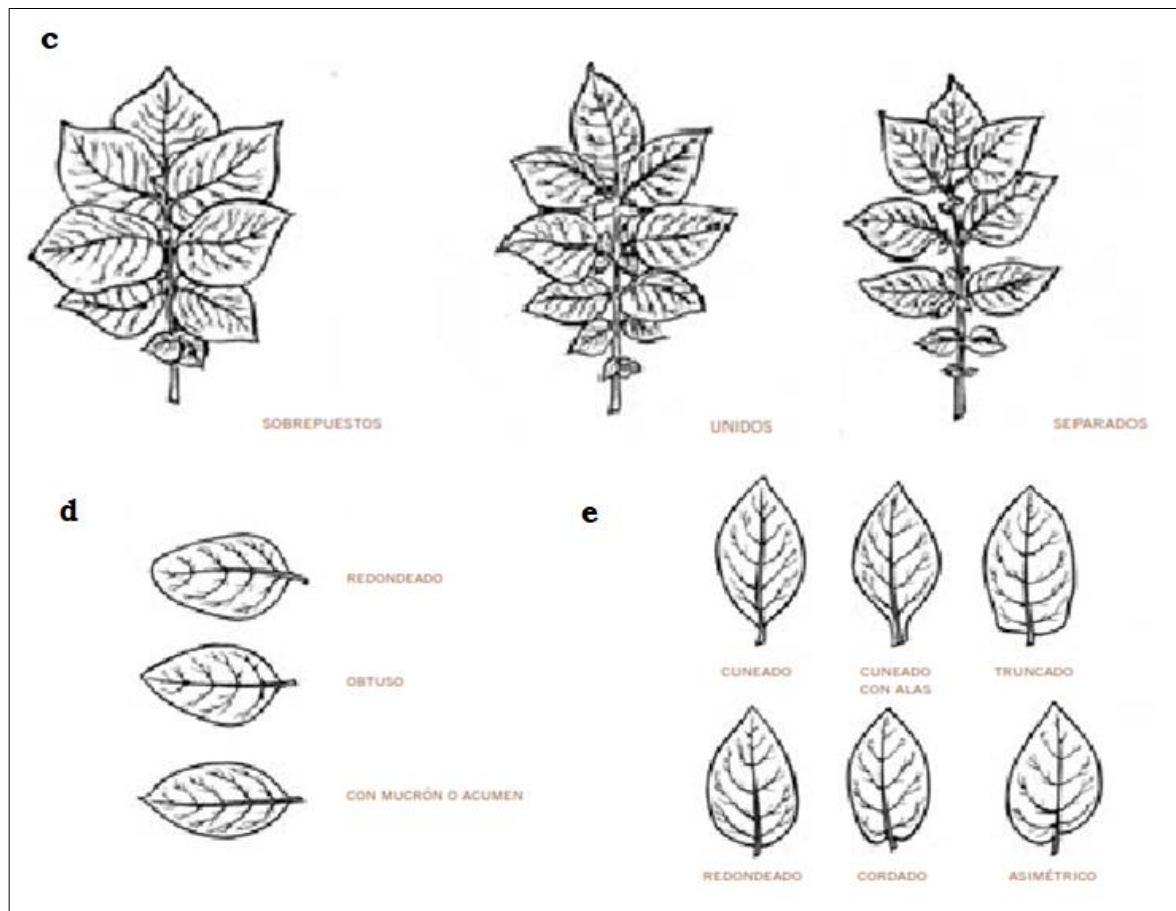


Figura 5.7 (Continuación).

a). Partes de la hoja. b). Forma del foliolo terminal. c). Sobre posición de los folíolos laterales primarios. d). Forma del ápice del foliolo terminal. e). Formas de la Base del Foliolo Terminal. Fuente Hunman, (2002).

Forma del Foliolo Terminal (Figura 2-3b)- FFT: Según Huamán (2008), “Está determinado por la proporción entre su largo y ancho y la proporción entre la longitud de la parte más ancha hasta el ápice del foliolo y el largo del foliolo terminal” (p.12).

1. Anchamente elíptico (Tl_a/Tl_l cerca de 0,5 y Tl_l/Tl_w cerca de 1,5)
2. Elíptico (Tl_a/Tl_l cerca de 0,5 y $Tl_l/Tl_w \geq 2$)
3. Lanceolado (Tl_a/Tl_l cerca de 0,8 y $Tl_l/Tl_w \geq 2$)
4. Ovado (Tl_a/Tl_l cerca de 0,7 y $Tl_l/Tl_w \geq 2$)
5. Oblanceolado (Tl_a/Tl_l cerca de 0,2 y $Tl_l/Tl_w \geq 2$)

6. Obovado (T_{la}/T_{ll} cerca de 0,3 y $T_{ll}/T_{lw} \geq 2$)

Sobreposición de los folíolos laterales primarios (Figura 5.7)- SFLP: Según Huamán (2002), “Se presenta la descripción del grado de sobre posición entre los folíolos laterales primarios” (p.12)

1. Muy separados ($> 2\text{mm}$ de separación entre folíolos)
2. Separados (1-2mm de separación)
3. Unidos
4. Sobrepuestos (1-2mm de sobre posición)
5. Muy Sobrepuestos ($> 2\text{mm}$ de sobre posición)

Forma del ápice del Foliolo Terminal – FAFT (Huamán, 2002, p. 12):

1. Con acumen largo ($>2\text{mm}$)
2. Con acumen corto (1-2mm)
3. Obtuso
4. Redondeado

Forma de la base del foliolo terminal – FBFT (Huamán, 2008, p. 13):

1. Cuneado
2. Cuneado y decurrente (con alas)
3. Truncado
4. Redondeado
5. Cordado
6. Desigual o asimétrico

Forma del primer foliolo lateral - FPFL: “Está determinado por la proporción entre su largo y ancho (LLL / LLW) y la proporción entre la longitud de la parte más ancha hasta el ápice del foliolo y el largo del foliolo lateral (LLA / LLL)” (Huamán, 2002, p. 14).

1. Anchamente elíptico (L_{la}/L_{ll} cerca de 0,5 y L_{ll}/L_{lw} cerca de 1,5)
2. Elíptico (L_{la}/L_{ll} cerca de 0,5 y $L_{ll}/L_{lw} \geq 2$)
3. Lanceolado (L_{la}/L_{ll} cerca de 0,8 y $L_{ll}/L_{lw} \geq 2$)
4. Ovoide (L_{la}/L_{ll} cerca de 0,7 y $L_{ll}/L_{lw} \geq 2$)

Características de flores

▪ **Variables Cuantitativas:**

Duración de la floración – DF: se registra “0” cuando la planta no florea. Se calcula y registra el número de días entre el inicio y final de la floración.

Número de flores por inflorescencia – NFI: Número promedio de flores por inflorescencia. Se registra “0” en ausencia de flor.

Ramificación de la inflorescencia (Figura 2-4a) - RI: “Número promedio de bifurcaciones del pedúnculo por inflorescencia. Se registra “0” en ausencia de inflorescencias” (Huamán, 2008, p. 15).

Longitud del pedúnculo- LP: “Longitud promedio del pedúnculo en cm desde la base a la primera bifurcación medido en por lo menos 3 inflorescencias” (Huamán, 2008, p. 15) (ver IPL en figura 2-4). Se registra “0” en ausencia de pedúnculo.

Tamaño de la flor - TP: “Se determina por el diámetro en mm de flores abiertas” (Huamán, 2002, p. 19). Se registra “0” cuando no florea.

▪ **Variables Cualitativas:**

Grado de floración (Hunman, 2008) - GF: categorización de la expresión promedio de flores por inflorescencia:

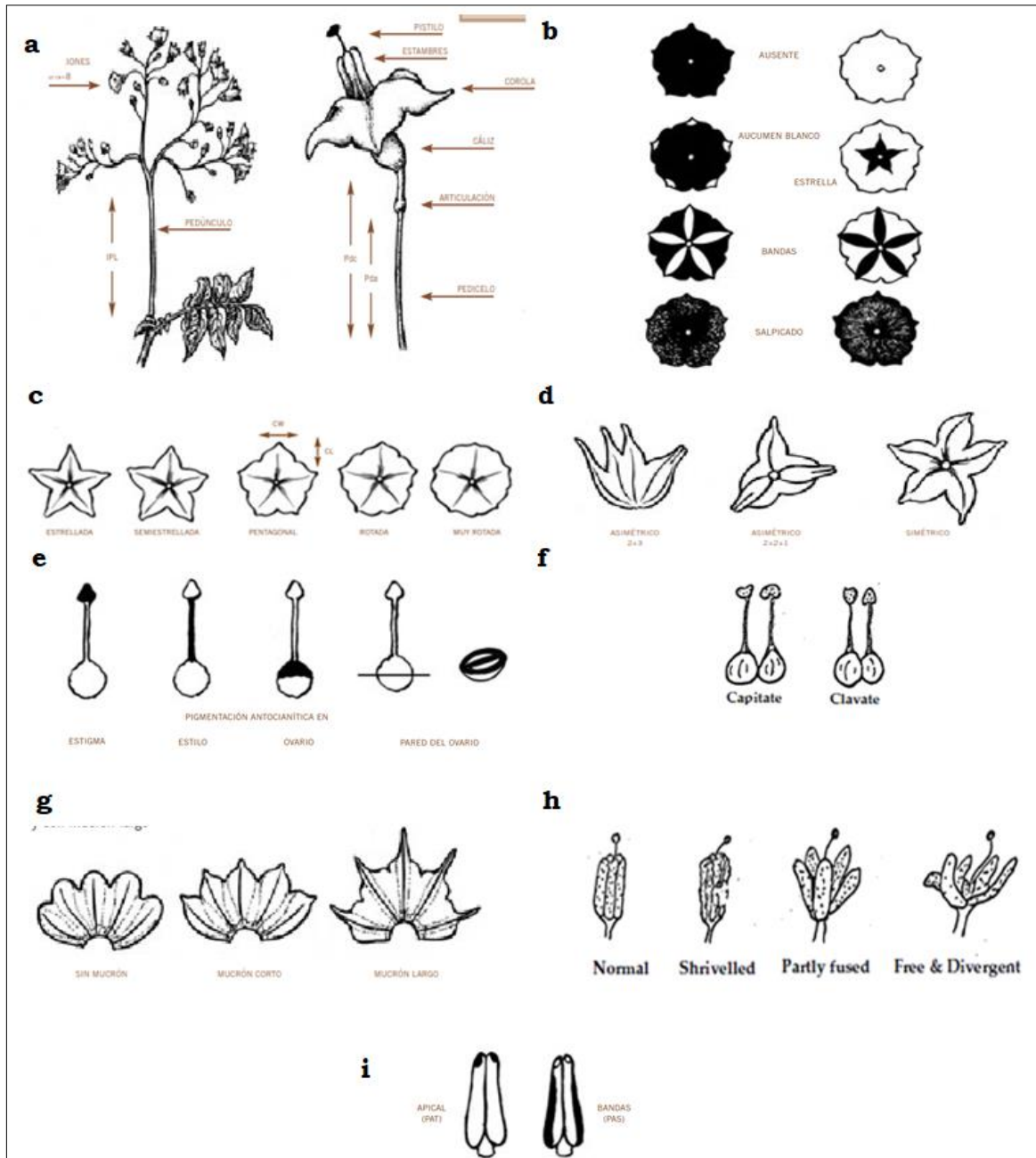
1. Sin inflorescencia (Ausente)
2. Aborto de botones florales (Diferencia entre RI y NFI superior a 8)
3. Escasa floración (de 1 a 6 inflorescencias)
4. Moderada floración (de 6 a 13 inflorescencias)
5. Abundante floración (de 13 a 19 inflorescencias)

Forma de la corola - FC: “Está determinado por la proporción entre la longitud del lóbulo del pétalo en mm (CL) y su ancho (CW)” (Huamán, 2008, p. 17). (Figura 5.8).

1. Estrellada ($CL/CW \geq 1.2$)
2. Semi-estrellada (CL/CW entre 0.9 y 1.1)

3. Pentagonal (Cl/Cw entre 0,5 y 0,8)
4. Rotada (Cl/Cw entre 0,3 y 0,4)
5. Muy rotada (Cl/Cw <= 0,2)

Figura 5.8. Descripción gráfica de descriptores de flor.



a). Partes de la flor. b). Forma de la corola. c). Distribución del color secundario de la flor d). Simetría del cáliz. e). Forma de los lóbulos del cáliz. f). Forma del estigma. g).

Pigmento del pistilo. h). Morfología del pistilo. i). Pigmentación en las anteras. **Fuente:** Huaman et al., (1977); Hunman, (2002).

Color predominante de la flor (Hunman, 2002) - CPF: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5R color 4/6
2. Página 5RP colores 3/2, 3/4, 3/6, 3/8 y 3/10
3. Página 5RP colores 4/4, 4/6, 4/8, 4/10 y 4/12
4. Página 5RP colores 5/4, 5/6 y 5/10
5. Página 5RP colores 6/4 y 7/6
6. Blanco

Color secundario de la flor - CS: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Ausente
2. Página 2,5GY colores 4/6, 6/2, 6/4, 8/2, 8/4, 8/6 y 8/8
3. Página 2,5Y colores 5/4, 5/6, 6/8, 7/4, 7/6 y 7/8
4. Página 5RP colores 3/2, 3/4, 3/6, 4/4, 4/6, 4/8, 5/2, 5/4, 6/2, 6/4, 7/2, 8/2, 8/7
5. Página 5Y colores 5/4, 5/6, 6/2, 6/4, 6/6, 6/8, 7/2, 7/4, 7/6, 7/8, 8/2, 8/4, 8/6, 8/8
6. Páginas 2.5R 4/4, 5GY7/2, 7.5GY8/2 y 7.5GY8/2
7. Blanco

Distribución del color secundario de la flor (Huaman et al., 1977; Hunman, 2008) - DCSF:

0. Ausente
1. En el haz del acumen
2. En el envés del acumen
3. En ambos lados del acumen
4. En la estrella del haz
5. Bandas en el haz
6. Bandas en el envés
7. Bandas en ambos lados
8. Manchas salpicadas

Color del pedicelo (Hunman, 2008) - CP: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5GY colores 4/4, 4/5, 2/8, 5/2, 5/6, 5/8, 6/6, 6/8 y 8/4
2. Página 5GY colores 3/4, 4/4, 4/6, 5/4, 5/6, 6/4, 6/6, 6/8 y 7/8
3. Página 5RP colores 4/2, 4/4, 5/2, 5/4, 3/2, 3/4, 3/6, 4/2, 4/4, 4/6, 5/2, 5/4 y 6/2
4. Página 2.5YR4/4, 5Y5/4 y 7.5GY4/4

Ubicación de la articulación del pedicelo - UAP: “Está determinado por la proporción entre la longitud del pedicelo desde la base hasta la articulación (Pda) y la longitud del pedicelo (Pdc)” (Huamán, 2008, p. 17) (Figura 2-4a).

1. Baja (Pda/Pdc > de 1,8)
2. Central (Pda/Pdc entre 1,8 y 2,4)
3. Alta (Pda/Pdc entre 2,4 y 3)
4. Muy alta (Pda/Pdc >3)

Color del cáliz - CCz: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5Y colores 5/6, 6/6, 6/8 y 7/6
2. Página 5RP colores 3/2, 3/4, 3/6, 4/2, 4/4 y 4/6
3. Página 5GY colores 3/4, 4/4, 5/6, 6/6 y 7/6
4. Página 5Y colores 6/6 y 7/6, página 2,5GY colores 5/8 y 8/4, página 5YR5/2 y página 7.5YR5/6

Simetría del cáliz - SCZ: “Expresión promedio del arreglo de los lóbulos del cáliz” (Huamán, 2008, p. 16). (Figura 2-4d).

1. Simétrico
2. Asimétrico (agrupados en 2+2+1 lóbulos)
3. Asimétrico (agrupados en 2+3 lóbulos)

Forma de los lóbulos del cáliz - FLC: “La forma de los lóbulos de los sépalos del cáliz está determinado por su tamaño (corto >1,5 mm; intermedio desde 1,5 a 3mm; largo >3mm) y la forma del acumen” (Huamán, 2008, p. 16). (Figura 5.8).

1. Corto y con mucrón corto
2. Corto y con mucrón largo

3. Intermedio y con mucrón corto
4. Intermedio y con mucrón largo
5. Largo y con mucrón corto
6. Largo y con mucrón largo

Forma de la base de los lóbulos del Cáliz (Hunman, 2008) - FBLC:

1. Suavemente arqueado
2. Ligeramente angulado y sin costillas

Forma del estigma (Hunman, 2008) (Figura 2-4f) - FEG:

1. Capitado
2. Clavado

Morfología del pistilo (Hunman, 2008) – MP:

1. Normal
2. Apariencia irregular

Pigmento del pistilo (Hunman, 2008) (Figura 2-4g)- PP:

1. Ausente, sin antocianinas
2. Estigma pigmentado (EP)
3. Ovario pigmentado (OP)
4. Pared del ovario pigmentada (PO)
5. Estigma y pared del ovario pigmentado EP Y PO
6. Ovario y pared del ovario pigmentado OP Y PO
7. Estigma, ovario y pared del ovario pigmentados EP, OP Y PO

Formación del estambre – FE (Figura 2-4h):

1. Normal
2. Marchito

Características de frutos

- **Variables Cuantitativas:**

Número de frutos (Huaman *et al.*, 1977) – NF:

1. Ninguno (no fructifica)
2. Pocos (de 1 a 3)
3. Medios (de 4 a 6)
4. Altos (mayor de 6)

Variables Cualitativas:

Color de los frutos - CF: “Distribución de pigmentación antocianinica (rojo o morado) en los frutos” (Huamán, 2008, p. 21).

1. Verde
2. Verde con pocas manchas blancas
3. Verde con abundantes manchas blancas
4. Verde con manchas moradas
5. Verde con bandas moradas
6. Predomientemente morado

Color primario de los frutos – CRFp: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Página 2.5GY colores 5/4, 4/8, 5/6, 5/8, 7/6 y 7/8
2. Página 5GY colores 4/4, 4/6, 4/8, 5/4, 5/6, 5/8, 6/4, 6/4, 6/6, 6/8, 6/10, 7/4, 7/6, 7/8 y 7/10
3. Página 5RP colores 3/2, 3/4 y 3/6
4. Página 7.5GY colores 3/2, 5/2, 6/4, 6/6, 7/4 y 7/6

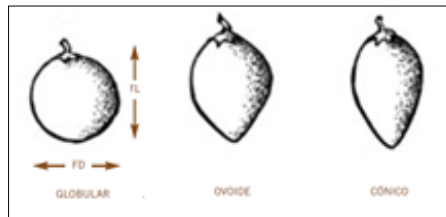
Color secundario de los frutos – CSF: De acuerdo con los colores codificados en la tabla de Munsell (1977) para órganos vegetales.

1. Ausente
2. Página 5GY colores 4/4, 5/6, 5/8 y 5/10
3. Página 5RP colores 3/2, 3/4, 3/6, 4/4, 4/6, 5/2 y 5/6
4. Blanco

Forma del fruto (Figura 5.9) - FF: “Se determina por la proporción del largo (FL) y el diámetro del fruto (FD) registrado en frutos de tamaño promedio” (Huamán, 2008, p. 21). (Figura 2-5).

1. Globular (FL/Fd menor de 0.9)
2. Ovoide (FL/Fd de 0.9 a 1.1)
3. Cónico (FL/Fd mayor de 1.1)

Figura 5.9. Descripción gráfica de la forma del fruto



Fuente Huaman et al., (1977); Hunman, (2008).

B. Anexo: Material suplementario

Capítulo 4.

Figura 5.10 Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable días a floración. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

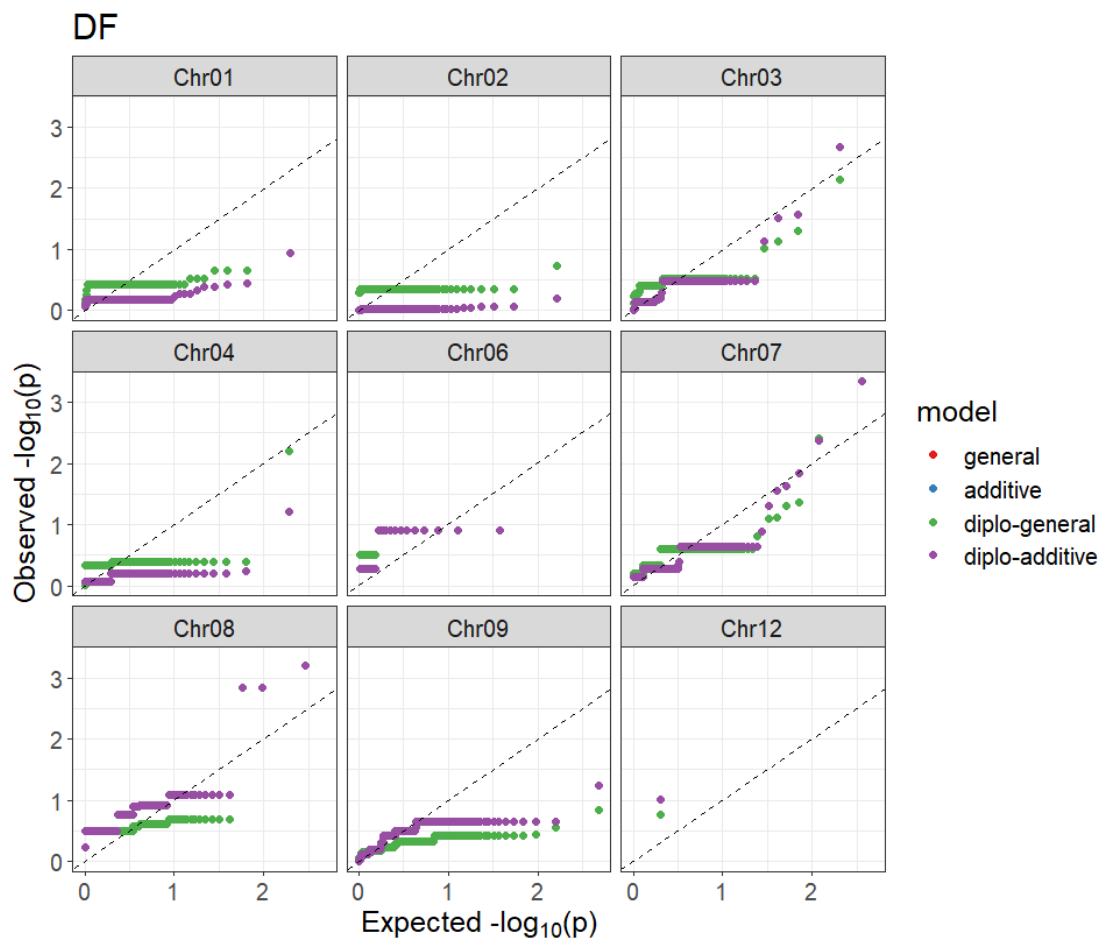


Figura 5.11. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable número de tallos. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

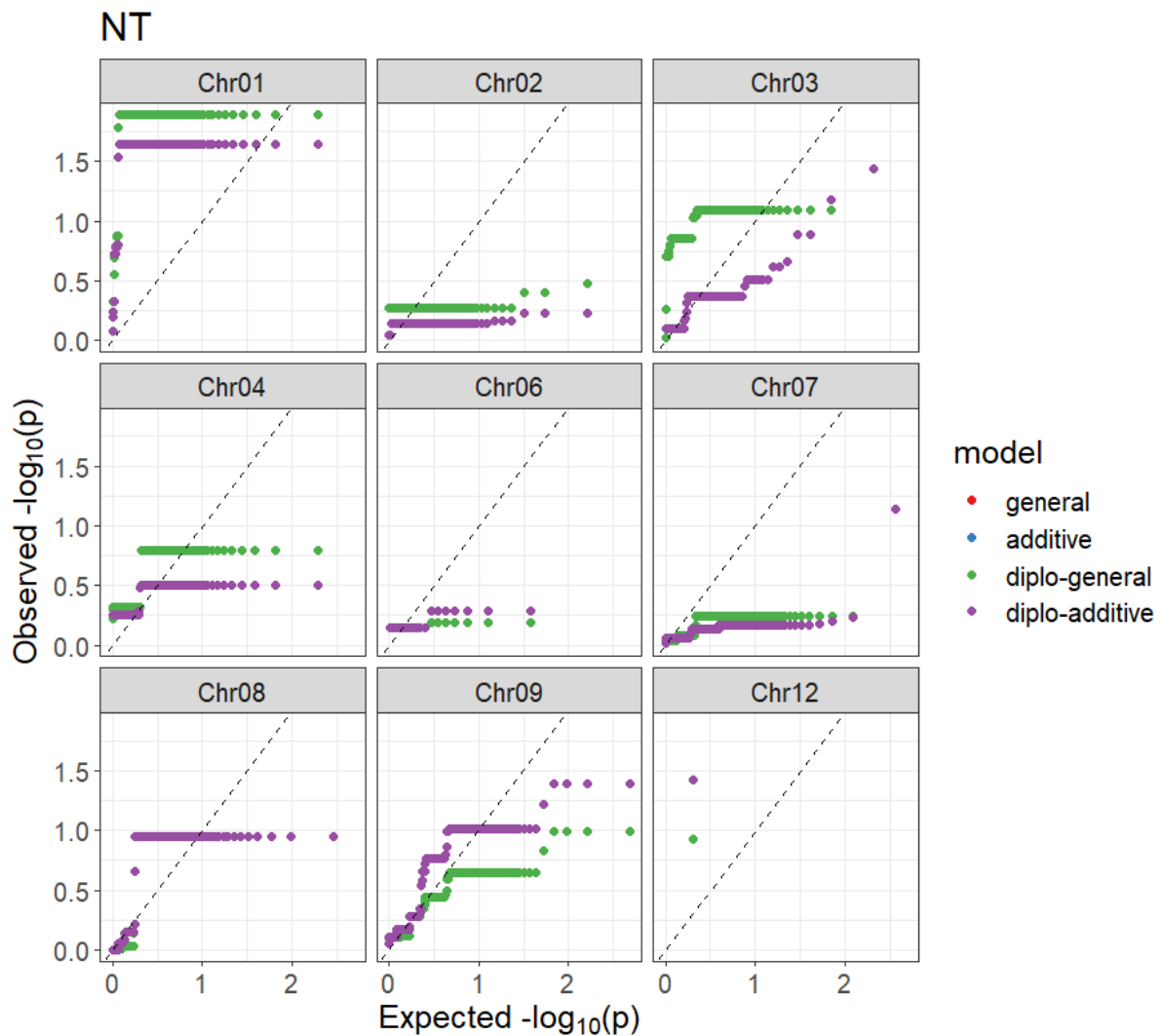


Figura 5.12. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable altura de planta. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

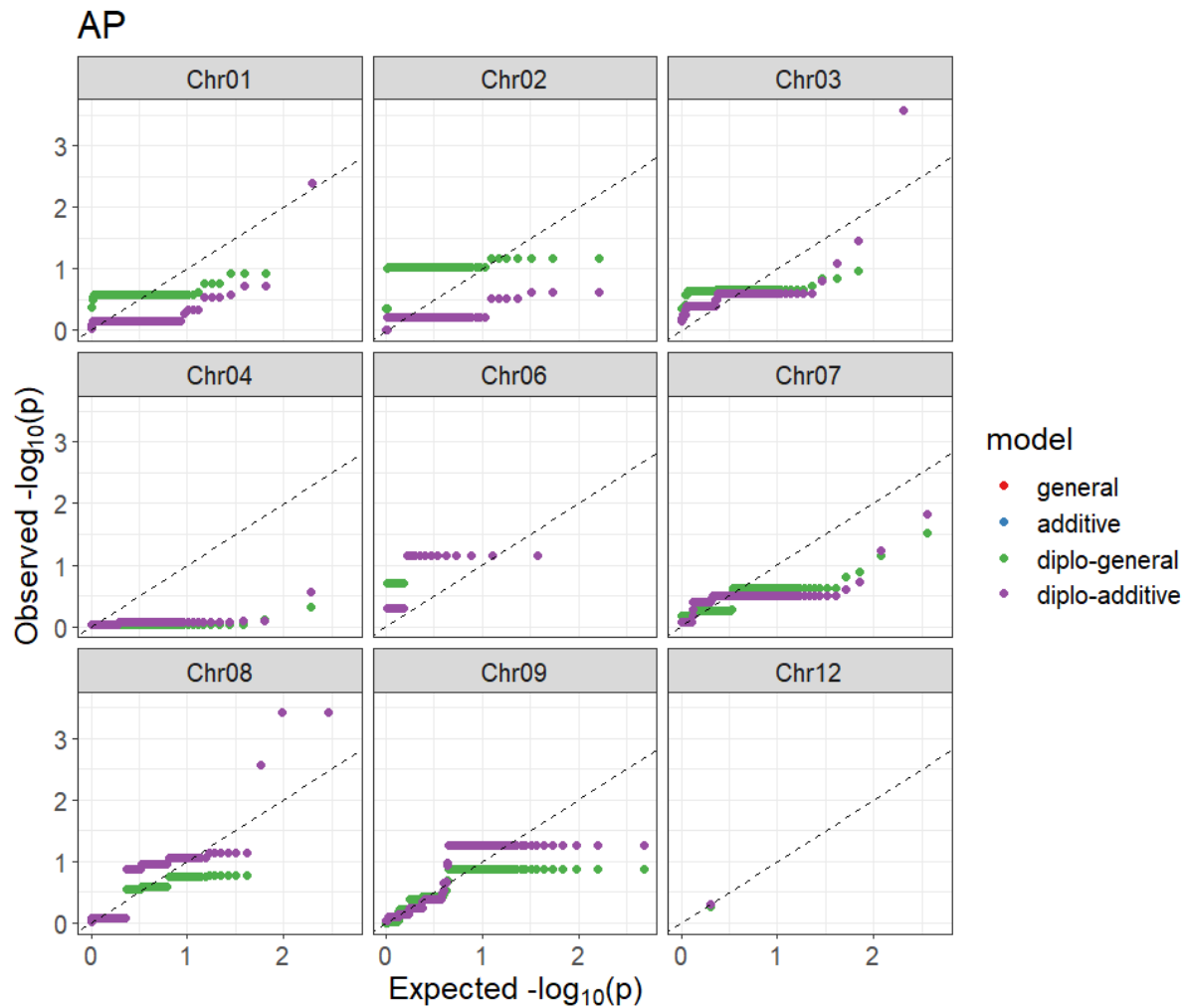


Figura 5.13. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable potencial hídrico foliar (2 am). El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

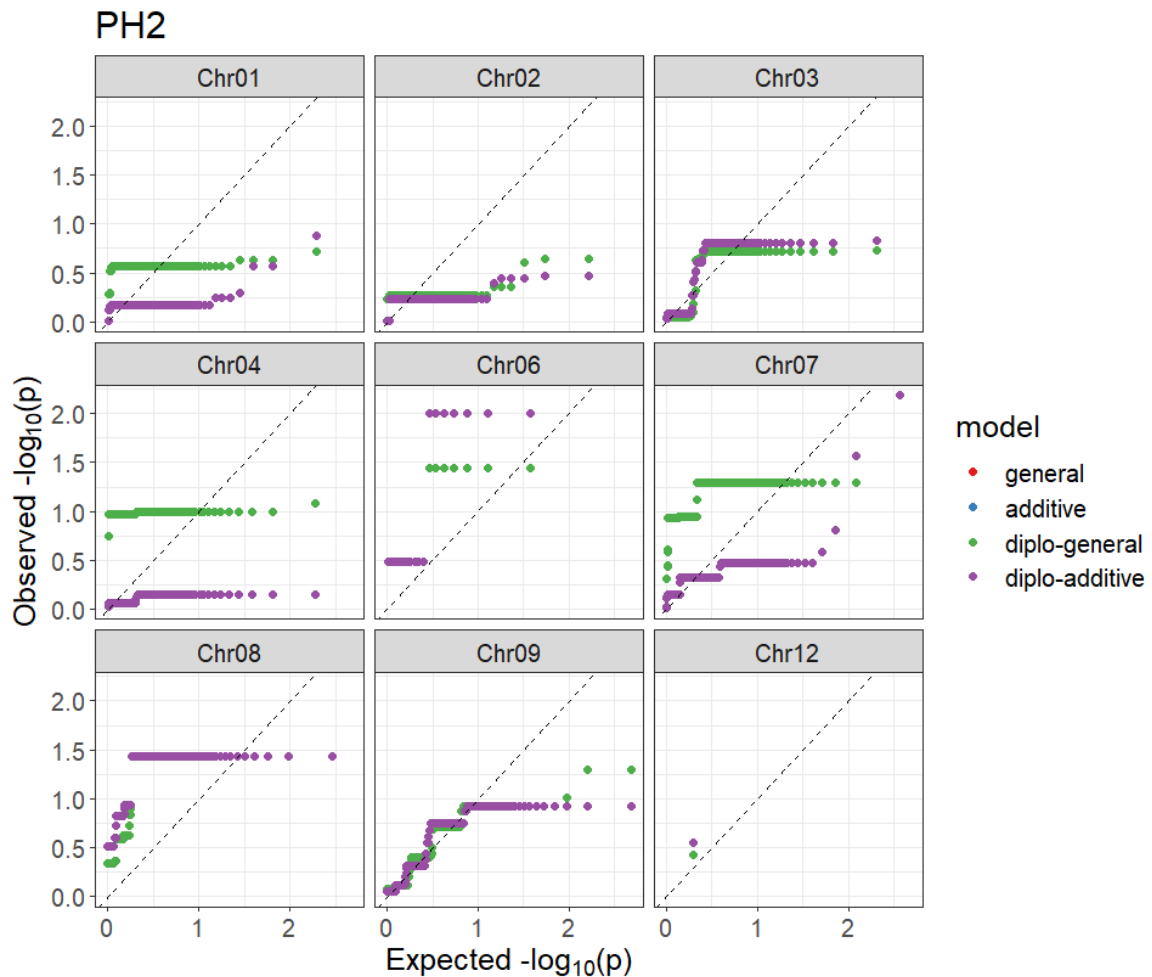


Figura 5.14. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable potencial hídrico foliar diurno (10 am). El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

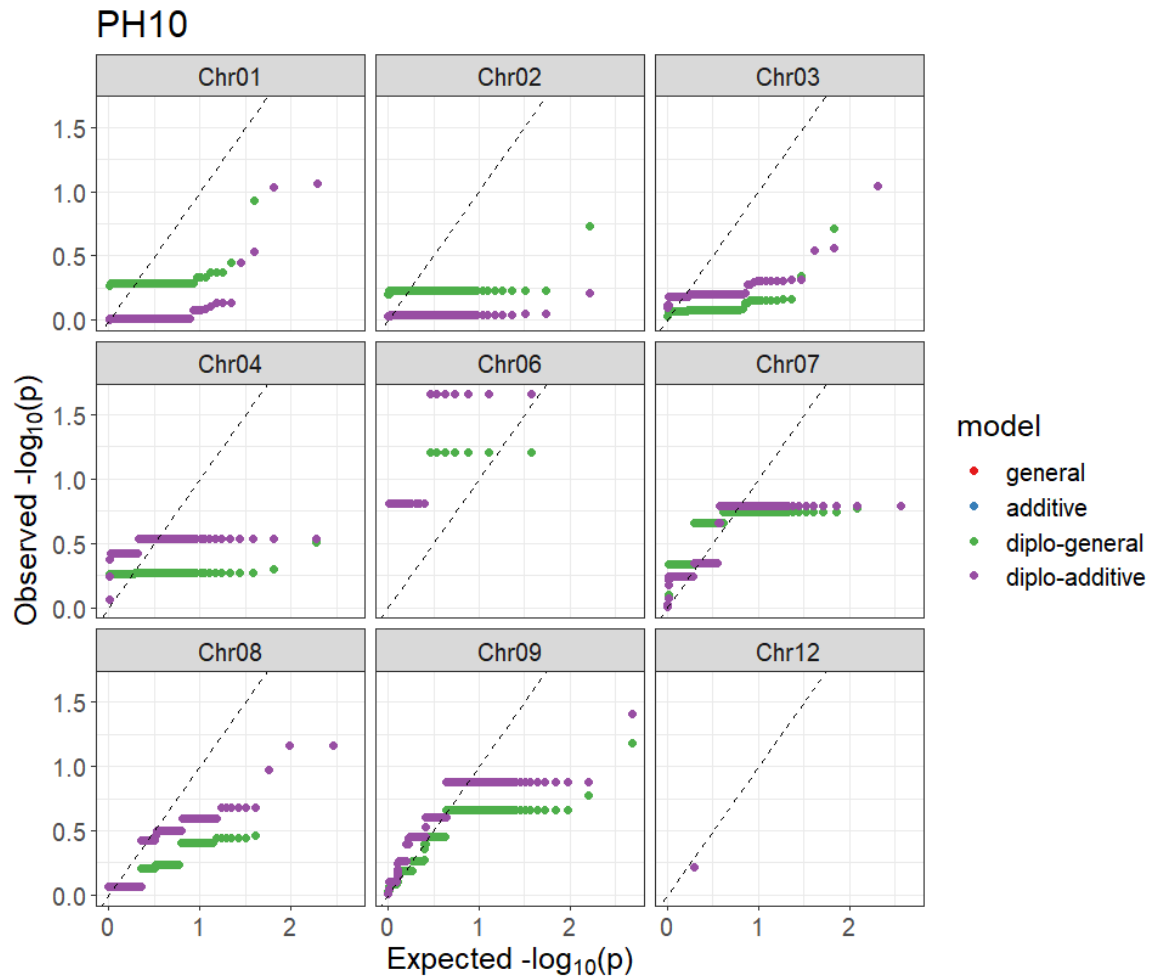


Figura 5.15. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable contenido de clorofila total. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

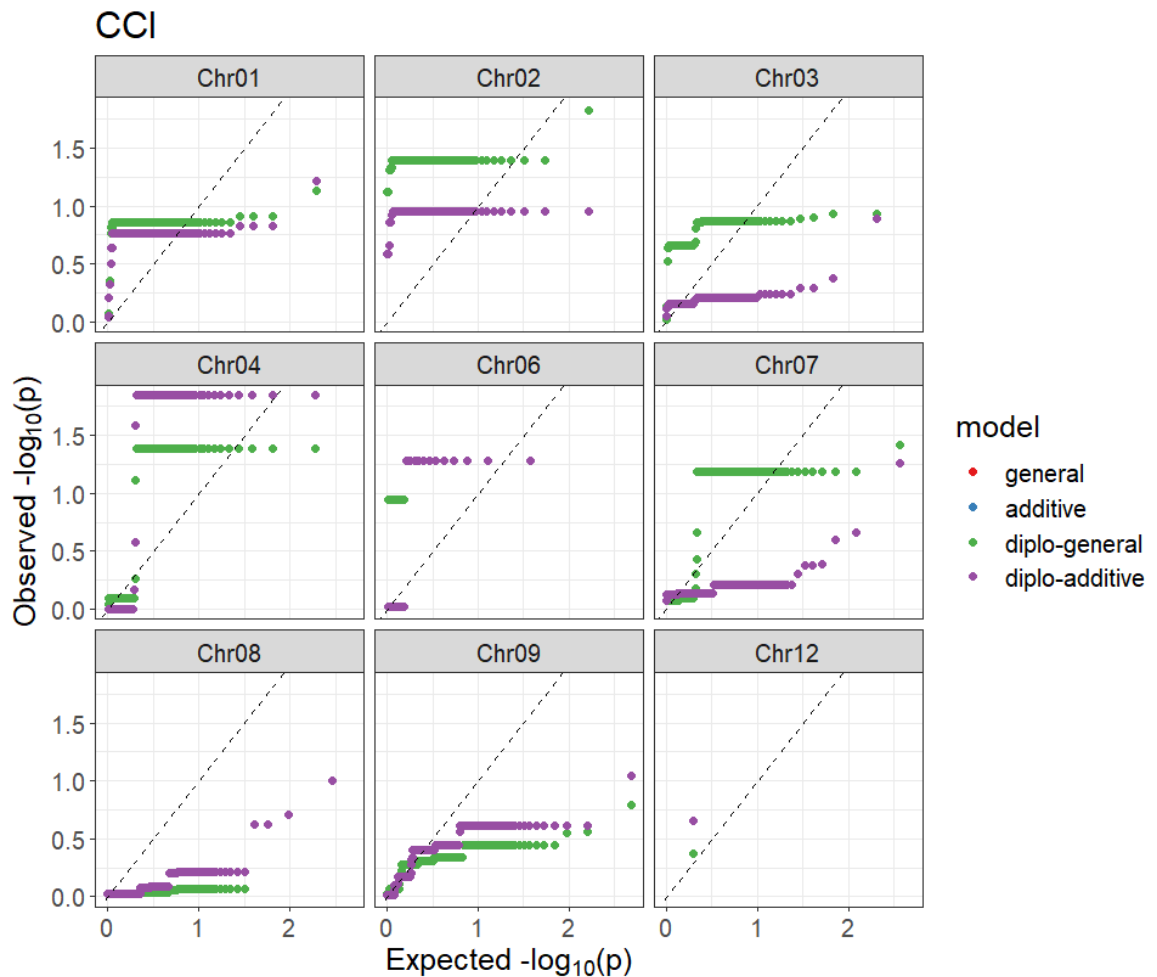


Figura 5.16. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable contenido relativo de agua. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

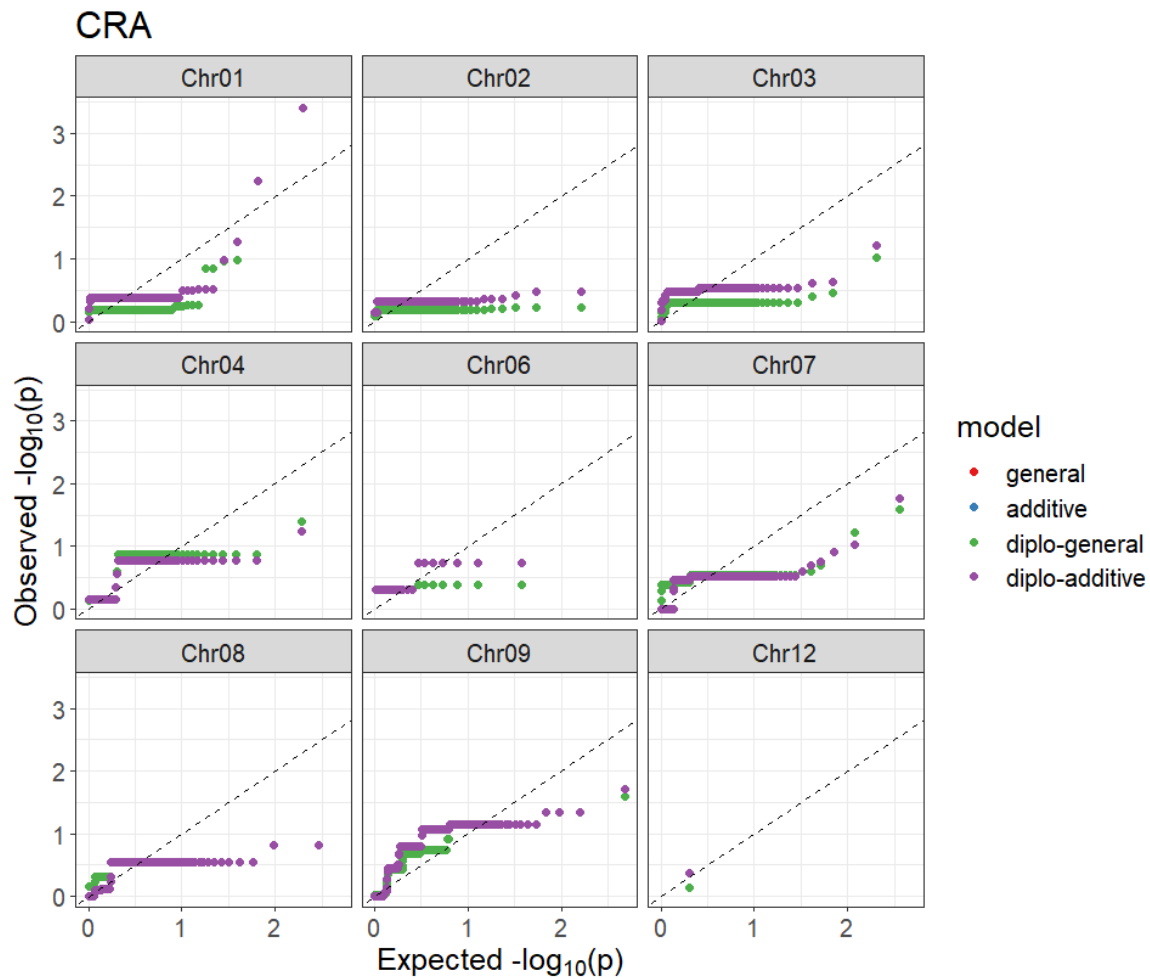


Figura 5.17. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable acumulación de materia seca en el follaje. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

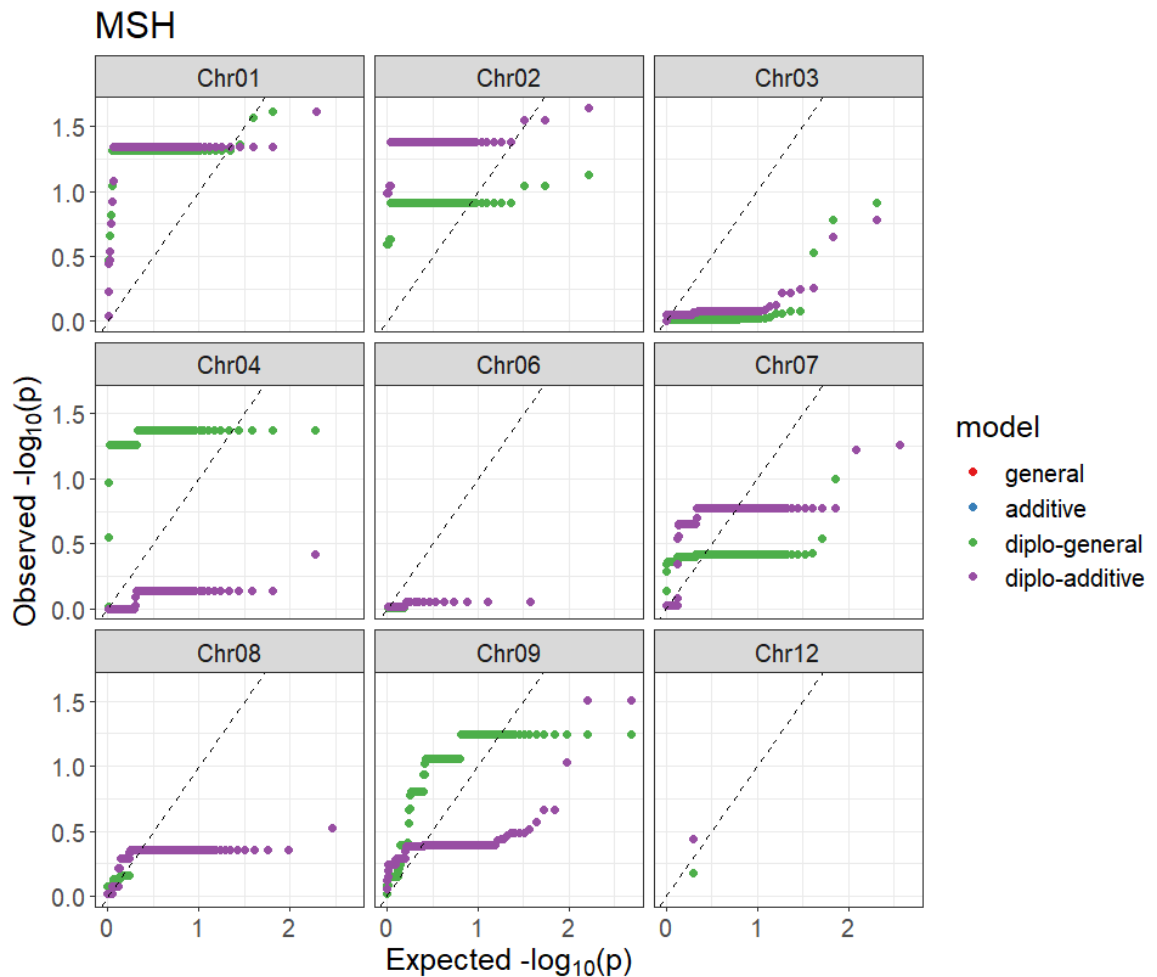


Figura 5.18. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable acumulación de materia seca en el tuérculo. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

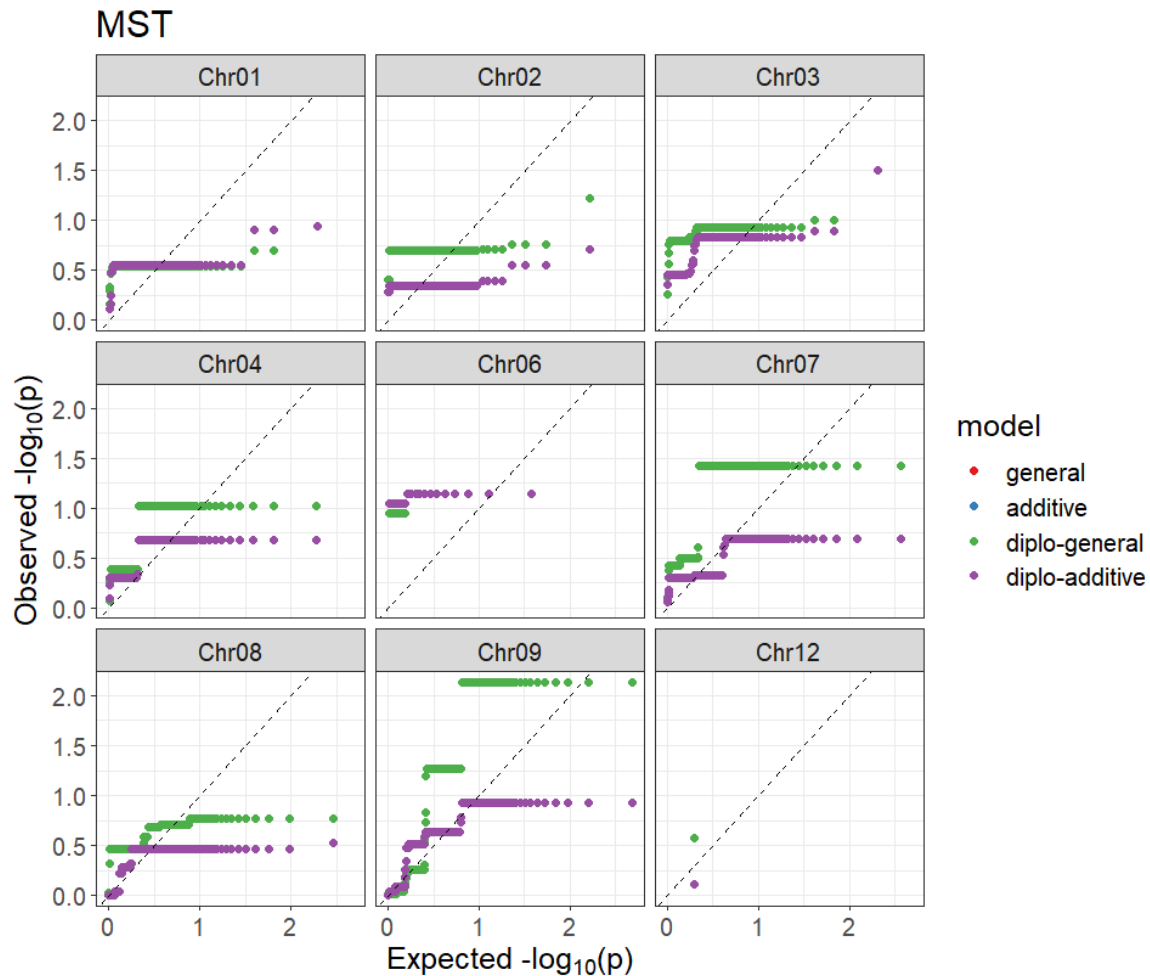


Figura 5.19. Gráfico cuantil-cuantil (*QQplot*) para la variable número de tubérculos por planta. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

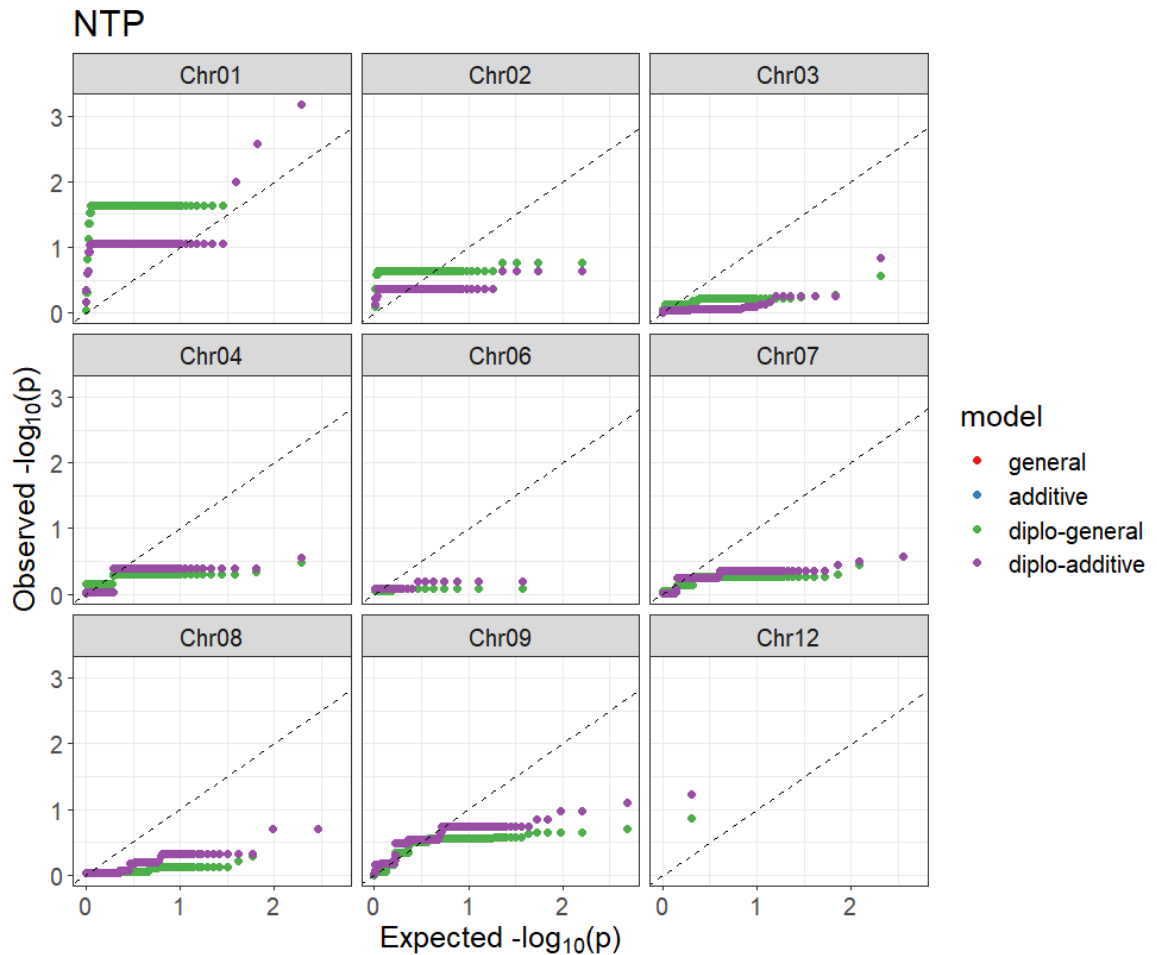


Figura 5.20. Gráfico cuantil-cuantil (QQplot) para la variable rendimiento. El gráfico representa el grado de inflación de los valores p respecto a la hipótesis nula. Los valores $-\log_{10}(p)$ observados vs $-\log_{10}(p)$ esperados para cada modelo genético, incluyendo el modelo aditivo (additive), general, doble general (diplo-general) y doble aditivo (diplo-additive). La recta representa los valores de $x=y$ bajo una distribución normal.

