

**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.**

Sofía Irene Deperi

Trabajo de tesis para ser presentado como requisito parcial para optar al Título de
DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS

Área: Mejoramiento genético

PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS AGRARIAS

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA

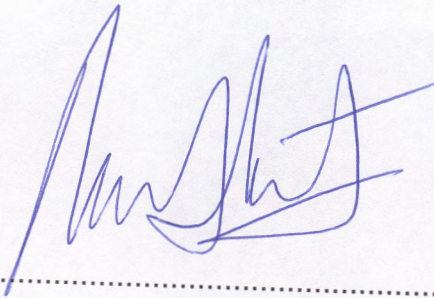
Unidad Integrada Balcarce: Facultad de Ciencias Agrarias-UNMdP
Estación Experimental Agropecuaria Balcarce- INTA

Balcarce, Argentina

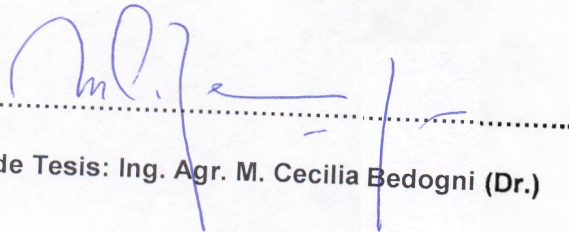
2019

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.

Sofía Irene Deperi



.....
Director de Tesis: Ing. Agr. Marcelo A. Huarte (Dr.)

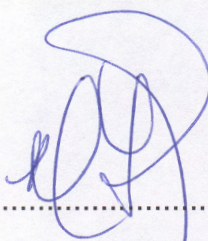


.....
Asesora de Tesis: Ing. Agr. M. Cecilia Bedogni (Dr.)

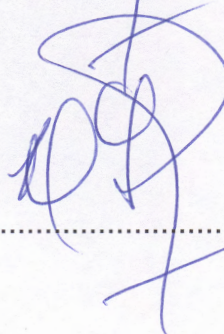
**IDENTIFICACIÓN DE FACTORES GENÉTICOS ASOCIADOS A LA RESISTENCIA
A TIZÓN TARDÍO (*PHYTOPHTHORA INFESTANS* MONT. DE BARY) EN PAPA
TETRAPLOIDE, MEDIANTE EL USO DE MAPEO ASOCIATIVO CON SNPs.**

Sofía Irene Deperi

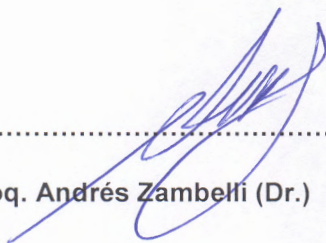
Aprobada por:



.....
Lic. Alicia Carrera (Dr.)



.....
Lic. Viviana Echenique (Dr.)



.....
Bioq. Andrés Zambelli (Dr.)

DEDICATORIA

A mis hijos, Benicio y Clara

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente en primer lugar al comité consejero de este trabajo de tesis, Marcelo Huarte y Cecilia Bedogni, quienes me dieron una oportunidad casi sin conocerme y tuvieron muchísima confianza en mi, siempre.

Gracias a Martín, mi compañero de tesis, por ser compañía y ayuda constante en todas las etapas de este trabajo.

Gracias a todo el grupo de ProPapa, quienes siempre estuvieron dispuestos a ayudar en lo que necesitara para llevar adelante la parte experimental, en especial a Walter y Jorge quienes me dieron una mano con el ensayo de campo, el pesado y la inoculación durante tres años consecutivos.

Agradezco a mi familia, mis padres y mi hermano Leo que siempre estuvieron dispuestos a ayudar en lo que fuera. Gracias Leo por estar horas con esas interminables planillas de Excel.

Agradezco a Ignacio, que me banco hasta el final con mis crisis de nervios y ansiedad por terminar un trabajo que parecía eterno.

Gracias a INTA y a la Facultad de Ciencias Agrarias por ser como mi casa durante todos estos años.

INDICE

Introducción general.....	1
Capítulo 1:	
Evaluación de la estructura poblacional y la diversidad genética de una población de papa tetraploide con el uso de SNPs	1
Introducción.....	2
Materiales y métodos.....	4
1. Material vegetal	
2. Métodos	
2.1. Extracción de ADN	
2.2. Marcadores moleculares	
2.3. Estructura poblacional y diversidad genética	
2.4. Información genealógica	
Resultados.....	8
1. Estructura poblacional y diversidad genética	
2. Información genealógica	
Discusión.....	17
1. Estructura poblacional y diversidad genética	
2. Información genealógica	
Apéndice.....	22

Capítulo 2:

Evaluación del comportamiento a campo de cultivares de papa en respuesta a la infección con <i>Phytophthora infestans</i> .	1
Introducción	2
Materiales y métodos	3
1. Material vegetal	
2. Métodos	
2.1. Ensayos a campo	
2.2. Inoculación a campo	
2.3. Evaluaciones fenotípicas	
2.3.1. Evaluaciones en follaje	
2.3.2. Estimaciones de rendimiento	
2.4. Análisis de datos	
2.4.1. Variables fenotípicas	
2.4.2. Análisis de agrupamiento y análisis de componentes principales	
2.4.3. Estimación de heredabilidad	
Resultados	13
1. Variables meteorológicas	
2. Variables fenotípicas	
3. Análisis de agrupamiento y análisis de componentes principales	
4. Estimación de heredabilidad	
Discusión	28

Capítulo 3:

Mapeo por asociación para la búsqueda de resistencia a *Phytophthora infestans* en papa tetraploide. 1

Introducción..... 2

Materiales y métodos..... 4

1. Material vegetal

2. Métodos

2.1. Cálculo de desequilibrio de ligamiento

2.2. Análisis de asociación

Resultados..... 6

1. Análisis de desequilibrio de ligamiento

2. Análisis de asociación

Discusión..... 9

1. Análisis de desequilibrio de ligamiento

2. Análisis de asociación

Conclusiones generales..... 1

Apéndice

Bibliografía..... 2

INDICE DE TABLAS

Capítulo 1:

Evaluación de la estructura poblacional y la diversidad genética de una población de papa tetraploide con el uso de SNPs.

Tabla 1. Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) y estadísticos F-para la población completa y las subpoblaciones más numerosas (1 y 2) **14**

Tabla 2. Estadísticos de variación genética para la población completa **15**

Apéndice:

1. Tabla I: Genotipos que componen la población de estudio
2. Tabla II: Subpoblaciones formadas por el análisis DAPC
3. Tabla III: Subgrupos de genotipos resultantes del análisis DAPC para las Subpoblaciones 1 y 2.
4. Tabla IV: SNPs estructurales identificados por el análisis SNPZIP.
5. Tabla V: SNPs estructurales identificados por el análisis DAPC, en los grupos de las subpoblaciones 1 y 2.
6. Tabla VI: Coeficiente de diferenciación genética entre las subpoblaciones detectadas.
7. Tabla VII: Resultados de Contribución máxima promedio calculada entre los individuos de las tres subpoblaciones de *S. tuberosum* Gp. *Tuberosum*.

Capítulo 2:

Evaluación del comportamiento a campo de cultivares de papa en respuesta a la infección con *Phytophthora infestans*.

Tabla 1. Genotipos utilizados en los ensayos a campo **4**

Tabla 2. Número de genotipos evaluados, fecha de plantación de cada ensayo de campo y fechas de evaluación de severidad a campo (en días después de plantación)	10
--	-----------

Tabla 3. Valores de las medias ajustadas de cada variable medida para cada genotipo y asignación de los genotipos en grupos según el paquete <i>mclust</i> , para la localidad de (a) Balcarce y (b) Tafí del Valle	18
--	-----------

Capítulo 3: Mapeo por asociación para la búsqueda de resistencia a *Phytophthora infestans* en papa tetraploide.

Tabla 1. Resultado de diferentes estimadores para el DL de corto alcance en cada cromosoma	6
---	----------

Tabla 2. Marcadores detectados como significativos para cada combinación Año x Localidad, según dos metodologías	8
---	----------

INDICE DE FIGURAS

Capítulo 1:

Evaluación de la estructura poblacional y la diversidad genética de una población de papa tetraploide con el uso de SNPs.

Figura 1. Número de grupos en función de Criterio de información Bayesiana (BIC).....	9
Figura 2. Validación cruzada del análisis DAPC.....	9
Figura 3. Análisis discriminante de componentes principales (DAPC) para 231 genotipos de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento genético de INTA Balcarce.....	10
Figura 4. Análisis discriminante de componentes principales (DAPC) para 231 genotipos de la colección de germoplasma del plan de mejoramiento de papa de INTA Balcarce.....	11
Figura 5. Dendrograma realizado a partir de la matriz de distancias genéticas de Nei para 231 genotipos de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento Genético de papa de INTA Balcarce.....	13

Capítulo 2:

Evaluación del comportamiento a campo de cultivares de papa en respuesta a la infección con *Phytophthora infestans*.

Figura 1. Humedad relativa (HR %) y Temperatura media (T° Media C°) para cada combinación Año x Localidad ensayada.....	13
Figura 2. Precipitaciones acumuladas durante la campaña para cada combinación Año x Localidad ensayada.....	14
Figura 3. Medias de las variables medidas por año y localidad en relación a la media general de cada variable: a) AUDPC, b) RAUDPC, c) PESO TOTAL y d) PESO SEMILLAS	17

Figura 4. Histogramas de frecuencias relativas para cada variable fenotípica. **24**

Figura 5. Gráfico resultante del análisis de componentes principales para las tres variables medidas. (a) Balcarce (b) Tafí del Valle..... **26**

Capítulo 3

Apéndice

1. **Figura I.** Gráfico cuantil-cuantil (QQ plot) para cada carácter fenotípico en cada combinación Año x Localidad. Solo se muestran los gráficos de los modelos que arrojaron asociaciones positivas entre fenotipo y genotipo. Additive = aditivo, 1-dom-alt: modelo dominante simple $A < B$; 1-dom-ref: modelo dominante simple $A > B$; 2-dom-alt: modelo dominante doble $A < B$; 2-dom-ref: modelo dominante doble $A > B$. Y: rendimiento.
2. **Figura II.** Gráficos “manhattan” para cada variable fenotípica, en cada combinación Año x Localidad, para cada modelo genético y tipo de corrección de umbrales de significancia estadística.

RESÚMEN

La papa (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* L.) es el cuarto alimento más consumido en el mundo, luego del maíz, el trigo y el arroz. El tizón tardío de la papa, enfermedad causada por el oomicete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, se encuentra en todas las zonas de producción de papa de Argentina. Los objetivos del mejoramiento genético de este cultivo, han sido la incorporación de resistencias a factores bióticos y abióticos adversos, el desarrollo de cualidades para el procesamiento industrial y su combinación con alto rendimiento y calidad comercial. En este sentido, el mapeo asociativo utiliza la diversidad existente en el germoplasma estudiado para identificar alelos y loci responsables de la variación observada en la manifestación de un carácter fenotípico sin la necesidad de construir poblaciones de mapeo biparentales. A pesar de que la base genética de la papa cultivada es considerada estrecha, posee un alto número de especies emparentadas (de diferente ploidía y origen) con gran variabilidad para numerosos caracteres de interés agronómico. Se analizó la diversidad genética y la estructura de una población formada por 231 genotipos de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento genético de papa de la EEA INTA Balcarce compuesta por variedades de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* de distintos orígenes, genotipos de *S. tuberosum* ssp. *andigena* y especies silvestres de papa mediante la utilización de marcadores moleculares (SNPs). El análisis de estructura dividió a la población en grupos bien definidos relacionados con origen, ploidía, taxonomía y programa de mejoramiento de cada genotipo. Este resultado fue confirmado por un dendrograma realizado a partir de la distancia genética de Nei para la población completa. Los índices de diversidad confirmaron la presencia de variabilidad genética en la población. El análisis de pedigrí dentro de las subpoblaciones de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* identificó los genotipos parentales más frecuentes y aquellos que realizaron la mayor contribución a cada subpoblación. Katahdin estuvo presente como el parental más frecuente en las líneas materna y paterna de todas las subpoblaciones analizadas de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*, pero sus contribuciones a la diferenciación genética fueron bajas. Por otro lado, se determinó el comportamiento a campo de los genotipos frente a *P. infestans* y se estimó el rendimiento luego de someter las plantas a la infección con el patógeno. Las condiciones meteorológicas permitieron que la enfermedad estuviera presente en todos los años de ambas localidades. Se encontró variabilidad para los tres parámetros fenotípicos evaluados, lo cual se vio reflejado en los valores de las medias ajustadas para cada genotipo en cada localidad.

El análisis de componentes principales dividió a los genotipos con valores altos de RAUDPC de aquellos con valores bajos para la variable, y de igual forma lo realizó para la variable PESO TOTAL, en ambas localidades. De esta manera, se pudo obtener un grupo de genotipos con buen comportamiento para ambas variables. Los valores de heredabilidad obtenidos para la variable RAUDPC son medios a altos y coinciden con aquellos reportados en la bibliografía. Sin embargo, para la variable PESO TOTAL resultaron más bajos que los reportados. Finalmente, dicha información se utilizó para realizar mapeo por asociación. El mismo se efectuó sobre 187 genotipos del panel analizado, los cuales contaron con información fenotípica y caracterización molecular con SNPs. Se encontraron ocho asociaciones significativas utilizando la metodología de Bonferroni, con valores de $-\log(p)$ que oscilan entre 4,61 y 5,42 y nueve asociaciones significativas empleando Permutaciones, con valores de $-\log(p)$ entre 4,5 y 6,42. Algunos de los SNPs detectados, se encuentran adyacentes a genes que codifican enzimas participantes de vías metabólicas que se activan en respuesta a la interacción con patógenos.

Palabras claves: mejoramiento genético, diversidad genética, papa; tizón tardío, mapeo por asociación

ABSTRACT

Cultivated potato (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* L.) is the fourth most consumed food in the world, after corn, wheat and rice. Potato late blight is a disease caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. It is found in all areas of potato production in Argentina. Potato breeding objectives have been the incorporation of resistance or tolerance to adverse biotic and abiotic factors, the development of better qualities for the industrial processing and and combine these characters with high yield and commercial quality. According to this, association mapping uses the existing diversity in the studied germplasm to identify alleles and loci responsible for the variation observed of a phenotypic character without the need to build biparental mapping populations. Although the genetic base of the cultivated potato is considered narrow, it has a high number of related species (of different ploidy and origin) with great variability for many characters of agronomic interest. The genetic diversity and the genetic structure of a population formed by 231 genotypes of the germplasm collection of the EEA INTA Balcarce Potato Breeding Program were analyzed using molecular markers (SNPs). The population was composed by genotypes of *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* of different origins, genotypes of *S. tuberosum* ssp. *andigena* and wild potato species. The structure analysis divided the population into well-defined groups related to their origin, ploidy, taxonomy and breeding program. This result was confirmed by a dendrogram made from the Nei genetic distance for the whole population. The diversity indices confirmed the presence of genetic variability in the population. Pedigree analysis within subpopulations of *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* identified the most frequent parental genotypes and those that made the greatest contribution to each subpopulation. Katahdin was the most frequent parental in the maternal and paternal path of all the subpopulations analyzed of *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*, but their contributions to genetic differentiation were very low. On the other hand, an assessment of the genotype's behavior and yield under infection with *P. infestans*, was made under field conditions. The environmental conditions allowed the presence of the disease in all the years of both localities. Phenotypic variability was found for the three parameters evaluated, which was reflected in the values of the adjusted means for each genotype in each locality.

Principal components analysis divided the genotypes with high values of RAUDPC from those with low values for the variable, and in the same way it was done for the variable TOTAL WEIGHT, in both locations. In this way, it was possible to identify a group of genotypes with desirable values for both variables. The heritability values

obtained for the variable RAUDPC are medium to high and coincide with those reported in the bibliography. However, the heritability for TOTAL WEIGHT was lower than that reported. Finally, this information was used to perform mapping by association. The same was carried out on 187 genotypes of the panel analyzed, which had phenotypic information and molecular characterization with SNPs. Eight significant associations were found using the Bonferroni methodology, with values of $-\log(p)$ ranging between 4.61 and 5.42 and eleven significant associations using Permutations, with values of $-\log(p)$ between 4.5 and 6.42. Some of the SNPs detected are adjacent to genes that encode enzymes that participate in metabolic pathways that are activated in response to interaction with pathogens.

Keywords: breeding, genetic diversity, potato; late blight, association mapping

INTRODUCCIÓN GENERAL

La papa (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* L.) es el cuarto alimento más consumido en el mundo, luego del maíz, el trigo y el arroz (FAOstat, 2017). En Argentina, la mayor superficie cultivada de papa y los mayores rendimientos se logran en el Sudeste bonaerense, convirtiendo a esta zona en la principal región productora del país (Mosciaro, 2011). Es una especie tetraploide ($2n=4x=48$; 4 NBE¹) de propagación vegetativa, con herencia tetrasómica y un alto nivel de heterocigocidad (Howard 1970).

El género *Solanum* comprende alrededor de 1000-1100 especies (D'Arcy, 1991). Las especies que forman tubérculos, las cuales se incluyen en la sección *Petota* se encuentran distribuidas en 21 series (Hawkes, 1991). Forman, con pocas excepciones, estolones con tubérculos terminales. Muchas de las series contienen solo especies diploides ($2n=24$), mientras que otras pueden tener especies tetraploides y hexaploides.

La serie *Tuberosa* comprende 68 especies silvestres y 8 cultivadas, la mayoría de ellas muy emparentadas con *S. tuberosum*. Están distribuidas desde el centro del sur de Chile hasta sur de Estados Unidos. Crecen en un amplio rango de altitud, desde el nivel del mar hasta 4.500 m.s.n.m. Poseen un amplio espectro de resistencia a parásitos, a sequía y bajas temperaturas, entre otros caracteres de importancia.

La papa fue introducida por primera vez en Europa en el siglo XVI como una planta tropical aclimatada a fotoperiodos cortos en regiones ecuatoriales. Por este motivo, no formaba tubérculos durante el verano europeo y el desarrollo del cultivo se veía retrasado, pudiendo ser afectado por las bajas temperaturas antes de que llegara a cosecha. Luego de dos siglos de selección involuntaria a cargo de los horticultores europeos, asistida por algo de selección natural, se produjeron nuevas variedades de papa insensibles a la longitud del día. Éstas, también poseían mejores cualidades agronómicas, como tubérculos más grandes y estolones más cortos (Robinson, 1996).

Los cultivares modernos de papa proceden de unos pocos clones llevados a Europa desde el continente americano en el siglo pasado, por lo que su base genética es considerada estrecha (Ross 1986; Mendoza y Haynes, 1974; Douches *et al.* 1996). Sin embargo, la papa cultivada posee un alto número de especies emparentadas (de diferente ploidía y origen) con gran variabilidad para numerosos caracteres de interés agronómico (Ross, 1986; Hanneman, 1989; Hawkes y Hjerting 1969, Hawkes, 1990)

¹ Número de Balance de Endosperma (NBE). Johnston, S.A., & Hanneman, R.E. 1980. Support of the Endosperm Balance Number hypothesis utilizing some tuber-bearing *Solanum* species. *American Potato Journal*, 57(1), 7-14.

tales como resistencia a estreses bióticos y abióticos y calidad de tubérculo (Peloquin y Ortiz 1991), por lo que estas especies pueden ser utilizadas para ampliar la base genética de la papa cultivada. Esto ha provocado que muchos de los cultivares en la actualidad sean un mosaico de especies con cantidades variables de segmentos de genomas introgresados desde ellas (Umaerus & Umaerus, 1994). El mayor problema de utilizar hibridación interespecífica en programas de mejoramiento genético, es la baja probabilidad de obtener individuos con una combinación deseable de genes de ambos progenitores. En cuanto a este punto, los mejoradores deberían escoger, si es posible, los individuos de poblaciones que están más relacionadas con la especie a mejorar. Según Zohary (1973) el germoplasma disponible puede clasificarse en especies cultivadas (cultivares), especies silvestres emparentadas y especies que comparten el mismo género. Estas últimas deberían ser exploradas cuando las potencialidades de la especie cultivada y las silvestres han sido exhaustivamente explotadas.

Debido a que la papa posee propagación vegetativa, cada genotipo seleccionado mantiene todas las interacciones intra e inter loci y, cuando se considera que posee características satisfactorias, puede ser multiplicado y liberado como una nueva variedad. Muchos de los caracteres de importancia son fuertemente dependientes de las interacciones intralocus, por lo tanto, los genotipos con loci multialélicos son superiores que aquéllos mono o dialélicos.

Los objetivos del mejoramiento genético de este cultivo, han sido la incorporación de resistencias a factores bióticos y abióticos adversos, el desarrollo de mejores cualidades para el procesamiento industrial y su combinación con alto rendimiento y calidad comercial. En la Argentina, el mejoramiento genético de papa ha sido una actividad de larga data y con reconocido prestigio internacional, tanto por los valiosos materiales obtenidos como por los aportes al conocimiento.

El tizón tardío de la papa, enfermedad causada por el oomycete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, se encuentra en todas las zonas de producción de papa de Argentina. La resistencia a esta enfermedad, ha sido objetivo de mejoramiento desde el siglo XIX: en la década del 40 de ese siglo causó un gran daño al cultivo de papa en Irlanda, resultando en una hambruna generalizada y la emigración de millones de personas. Puede afectar hojas, tallos y tubérculos. Su control se basa en el uso de funguicidas de contacto y sistémicos (Fry 1975; Mantecón 1998; Kapsa 2002). Las cantidades aplicadas de los mismos son elevadas para los estándares internacionales, incluyendo un creciente riesgo de contaminación ambiental y humana, además de incrementar los costos de producción. El conocimiento y uso de variedades resistentes

a esta enfermedad se ha planteado como alternativa para disminuir las aplicaciones de fungicidas y ser parte del control integrado de la misma. (Huarte 2002; Micheletto *et al.* 1999; Micheletto *et al.* 2000).

Los marcadores moleculares han tenido una limitada aplicación en el mejoramiento de papa debido, principalmente, a la complejidad de la herencia tetrasómica de este autotetraploide con baja tolerancia a la endocria (Li *et al.*, 2008). Técnicas como la obtención de isolíneas no han podido ser aplicadas en papa; sólo algunos trabajos con monoploides y diploides han facilitado el conocimiento de la herencia de algunos caracteres y la aplicación de marcadores específicos para algunas poblaciones diploides, y por lo tanto, de limitada utilidad. Por otro lado, recientemente se ha dado cierto impulso al desarrollo de cultivares diploides y líneas endocriadas de alto rendimiento con miras al desarrollo de híbridos altamente heteróticos (Lindhout *et al.*, 2011).

Debido a que prácticamente todo el análisis de ligamiento de caracteres agronómicos y fisiológicos ha sido desarrollado en poblaciones de mapeo diploides, su utilización no puede ser aprovechada directamente en los programas de mejoramiento genético.

El mapeo asociativo surge como una herramienta simple y poderosa para identificar alelos y loci responsables de la variación fenotípica observada (Myles *et al.*, 2009). En contraste con el clásico análisis de mapeo de ligamiento, que requiere el desarrollo de progenies para la identificación de loci de caracteres cuantitativos (QTL), el análisis de desequilibrio de ligamiento utiliza la diversidad existente en el germoplasma estudiado sin la necesidad de construir poblaciones de mapeo biparentales. Es decir que explota todos los eventos de recombinación que han ocurrido en la historia evolutiva de la población de estudio (Zhu *et al.* 2008). El mapeo asociativo puede convertirse en una posible solución a los problemas encontrados hasta el momento con la aplicación del mejoramiento molecular en papa a nivel tetraploide, derivando en conocimientos sobre las bases moleculares de los rasgos de interés agronómicos (D'hoop *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2008).

Resultados recientes parecen indicar el potencial que esta metodología posee en los programas de mejoramiento de papa ya que ha ayudado a identificar marcadores asociados con caracteres de herencia compleja en poblaciones tetraploides de papa (Simko *et al.*, 2004; Gebhardt *et al.*, 2004; Malosetti *et al.*, 2007; D'hoop *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2008; Myles *et al.*, 2009, Berdugo-Cely *et al.*, 2017). Asimismo, el mapeo asociativo y el análisis de desequilibrio de ligamiento han sido propuestos para otros

cultivos de interés económico y de herencia compleja (Li *et al.*, 2008; Simko *et al.*, 2009).

De forma particular, la plataforma de SNPs utilizada en este estudio para realizar la caracterización genotípica denominada Illumina Infinium 12K V2, fue desarrollada por el Proyecto de Agricultura Coordinada Solanaceae-SolCAP en la Universidad de Michigan, EE. UU (Hamilton *et al.* 2011; Felcher *et al.* 2012). Se compone de 12,808 SNPs, de los cuales 8303 corresponden al conjunto de marcadores del arreglo previo (Infinium 8303 Potato). Los 4417 SNPs adicionales fueron seleccionados para lograr la cobertura del genoma y algunos genes candidatos en regiones vinculadas a tolerancia a estreses.

El desequilibrio de ligamiento se refiere a una asociación no aleatoria entre alelos en diferentes loci. Esto puede deberse a una historia compartida de mutaciones y recombinaciones (Flint-García *et al.*, 2003) así como selección, mutaciones o deriva génica. Un punto crítico para la aplicación de mapeo asociativo para caracteres cuantitativos es la elección del germoplasma a estudiar. Éste debe ser suficientemente diverso como para explotar los eventos de recombinación y cubrir el intervalo más completo de la variación fenotípica derivada, de forma tal que pueda tener robustez estadística para encontrar asociaciones (Myles *et al.*, 2009). Asimismo, la estructura de la población presente en los grupos de germoplasma utilizados tiene gran relevancia. Si la población se encuentra estructurada, puede ser que se detecten falsas asociaciones entre marcadores y fenotipos. En estos casos, la asociación positiva puede deberse a la relación entre individuos más que a la relación marcador-fenotipo (Myles *et al.*, 2009). Para evitar esto, se debe contar con métodos estadísticos para eliminar el efecto de la estructura poblacional y de esta forma, las falsas asociaciones. Como ejemplo de los anteriores se podría citar a STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000), kinship (Yu *et al.*, 2006), pedigree (Malosetti *et al.*, 2007), EIGENSTRAT (Price *et al.*, 2006) Análisis discriminante de componentes principales (DAPC) (Jombart *et al.*, 2010) y distintas combinaciones entre estos.

La caracterización genética y molecular del germoplasma de papa respecto a su tolerancia a estrés biótico constituye un aporte al conocimiento básico y permite disponer de mejores herramientas para la selección de genotipos en la producción de cultivares de interés para los sectores productivos. La aplicación de una estrategia que identifique marcadores moleculares asociados a caracteres múltiples en presencia de *Phytophthora infestans* es una actividad aún no validada en los planes de mejoramiento a nivel mundial. La investigación propuesta generará nuevas hipótesis de trabajo, que conducirá a otras investigaciones en genética, mejoramiento y biología

molecular de la papa. En definitiva, se aumentará el conocimiento básico y aplicado para la transmisión de caracteres de valor que permitan elevar la sustentabilidad del cultivo de papa en un marco de manejo integrado del mismo.

Hipótesis

La variabilidad genética presente en la población de papa tetraploide utilizada en este estudio permite la identificación de factores genéticos asociados a la resistencia a *P. infestans*, mediante el uso de técnicas de mapeo asociativo.

El uso del mapeo asociativo junto al análisis de desequilibrio de ligamiento permite la identificación de genes para tolerancia a estrés biótico, (*P. infestans*), en variedades tetraploides de papa.

Objetivo general

Identificar marcadores moleculares asociados a la tolerancia a estrés biótico (*P. infestans*) en germoplasma tetraploide de papa.

Objetivos específicos

1. Evaluar los genotipos presentes en la población de estudio (germoplasma tetraploide de papa utilizado como progenitor en el Plan de Mejoramiento de papa EEA INTA Balcarce) por su comportamiento frente a *P. infestans* en dos localidades (Balcarce, Buenos Aires y Tafí del Valle, Tucumán) y durante tres años consecutivos.
2. Evaluar la diversidad molecular, la heterocigocidad y la estructura poblacional del germoplasma tetraploide de papa utilizado como progenitor en el Plan de Mejoramiento de papa EEA INTA Balcarce.
3. Medir el desequilibrio de ligamiento (DL) en el germoplasma utilizado como progenitor.
4. Analizar estadísticamente los datos provenientes de la caracterización fenotípica a campo, así como de la caracterización genotípica (SNPs).
5. Identificar asociaciones de marcadores y caracteres relacionados con estrés biótico (*P. infestans*) bajo condiciones de día largo.

CAPÍTULO 1

EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL Y LA DIVERSIDAD GENÉTICA DE UNA POBLACIÓN DE PAPA TETRAPLOIDE CON EL USO DE SNPs

INTRODUCCIÓN

Los cultivares modernos de papa provienen de pocos clones que fueron trasladados desde América a Europa en el siglo XVI. Luego de la hambruna de Irlanda en el siglo XIX, su base genética disminuyó de forma drástica (Ross 1986). Para recuperar la diversidad genética luego de las epidemias de tizón tardío, se han utilizado cruzamientos que involucran a especies silvestres emparentadas (Ortiz 2001). Estas especies poseen gran variabilidad para muchos caracteres de interés agronómico (Ross, 1986; Hanneman, 1989; Hawkes y Hjerting, 1969; Hawkes, 1990; Micheletto *et al.*, 2000; Jansky *et al.*, 2013). Sin embargo, muchos estudios sugieren que la base genética de la papa aún es estrecha.

La caracterización genética de las poblaciones de papa disponibles permite evaluar su diversidad y estructura e identificar genotipos que podrían servir como fuente de nuevos alelos en programas de mejoramiento genético. El objetivo de dichos programas ha sido la incorporación de resistencias a estreses bióticos y abióticos, así como el desarrollo de mejores cualidades de procesamiento y, la combinación de estas características con alto rendimiento y calidad comercial (Trognitz *et al.*, 2001) con la utilización de técnicas convencionales o moleculares. En este sentido, los marcadores moleculares han sido usados para evaluar la diversidad genética de muchas poblaciones de papa (Bisognin y Douches, 2002; Barandalla *et al.*, 2006; D'hoop *et al.*, 2008; Hirsch *et al.*, 2013; Hardigan *et al.*, 2015)

En estudios de mapeo poblacional, existen patrones complejos de relación genética entre individuos que componen la población estudiada. En este sentido, la variación fenotípica que se intenta mapear puede estar correlacionada con el parentesco entre individuos. En tales casos de covarianza genotipo-fenotipo, los marcadores que parecen estar asociados con el fenotipo, simplemente capturarán la relación genética entre los individuos (Myles *et al.*, 2009). En este sentido, se han desarrollado diversos métodos para evaluar la estructura de una población con el uso de información genotípica, entre los que se encuentran STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000), EIGENSTRAT (Price *et al.*, 2006), kinship (Yu *et al.*, 2006), análisis discriminante de componentes principales (DAPC) (Jombart *et al.*, 2010), métodos basados en distancias genéticas (Ivandic *et al.*, 2002; Kraakman *et al.*, 2004), entre otros. Particularmente, DAPC es un método multivariado utilizado para identificar y describir grupos de individuos genéticamente relacionados. La variación genética es particionada en dos componentes: variación entre grupos y dentro de grupos y se

maximiza la primera. Los discriminantes lineales son combinaciones lineales de los alelos que realizan la mejor separación de los individuos en grupos. Los alelos que poseen mayor contribución a dicha discriminación, son aquellos que más se diferencian entre grupos. La contribución de los alelos a la estructura identificada por el DAPC, permite la identificación de regiones del genoma que conducen a una divergencia genética entre los grupos (Jombart *et al.*, 2010).

La información generada en los registros de genealogía de los programas de mejoramiento no es utilizada, generalmente, para la evaluación de la diversidad genética y la caracterización de poblaciones. Sin embargo, es muy valiosa ya que complementa la información proveniente de los análisis moleculares y ayuda a comprender la base genética y la historia de una población.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la estructura genética y la diversidad de una población de papa compuesta por genotipos de diversos orígenes, a partir de una caracterización molecular y mediante el uso de DAPC e información genealógica.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Material vegetal

La población analizada estuvo formada por 231 genotipos de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento Genético de papa de la EEA INTA Balcarce, seleccionados por representar diferentes fuentes de diversidad genética. La misma contenía variedades de papa provenientes de China, Uruguay, Chile, Perú, Estados Unidos, Holanda, Brasil, Bolivia, Reino Unido, Argentina y clones avanzados de los programas de mejoramiento genético del Centro Internacional de la Papa (CIP, Perú) y del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA Balcarce). También incluyó algunas variedades del Grupo Andígena (*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*), especies silvestres (*Solanum chacoense* Bitt. and *Solanum tarijense* Hawkes (syn *Solanum berthaultii*)) y dos híbridos: *Solanum tuberosum* var. *Calén* x *Solanum gourlayii* y su recíproco (Tabla I).

2. Métodos

2.1 **Extracción de ADN**

La extracción de ADN se realizó a partir de 100 mg de tejido vegetal en activo crecimiento de cada genotipo bajo condiciones de crecimiento en invernáculo o en ensayos a campo. Se utilizó un kit de extracción QIAGEN Plant mini kit ® (Qiagen, Valencia, CA, USA). La calidad y cantidad de ADN en cada muestra se determinó a partir de electroforesis en geles de agarosa y espectrofotometría (espectrofotómetro de bajos volúmenes Epoch, BIOTEK ®), respectivamente. La concentración final de cada muestra fue determinada mediante la utilización de PicoGreen (Eugene, Oregon)

2.2 Marcadores moleculares

La población fue genotipada con la plataforma para papa Illumina Infinium Potato SNP Array V2 compuesta por 12.808 SNPs (incluye los marcadores pertenecientes a la anterior versión de dicha plataforma SolCAP Infinium 8303 Potato SNP Array) (Hamilton *et al.* 2011, Felcher *et al.* 2012). Se utilizó el software Illumina GenomeStudio (Illumina, San Diego, CA) para la evaluación inicial de la calidad de las muestras. El genotipado a nivel tetraploide (5-cluster AAAA, AAAB, AABB, ABBB, BBBB) se basó en umbrales de valor theta, mediante la utilización de un “script” personalizado perteneciente al proyecto SolCAP (Hirsch *et al.*, 2013). Luego de la utilización de un modelo de 5 “clusters” y un filtrado de los SNPs con bajo porcentaje de amplificación, la frecuencia del alelo menor (MAF) fue calculada utilizando el paquete estadístico *adegenet* (versión 1.4-2) (Jombart 2008) para R (R Core Team, 2016). Solo se retuvieron los SNPs con MAF mayor a 0,05. Finalmente quedaron 4.859 marcadores de alta calidad los cuales fueron utilizados para los análisis subsiguientes.

2.3 Estructura poblacional y diversidad genética

La estructura de la población fue analizada mediante un análisis discriminante de componentes principales (DAPC) (Jombart *et al.* 2010) con la utilización del paquete estadístico *adegenet* (Jombart, 2008) para el programa estadístico R (R Core Team, 2016). La función *find.clusters* fue utilizada para detectar el número de grupos presentes en la población. El mismo utiliza un agrupamiento por “*K-means*” que descompone la varianza total de una variable en varianza “entre grupos” y varianza “dentro de grupos”. El mejor número de subpoblaciones se asocia al menor valor del Criterio de Información Bayesiana (BIC). Se utilizó una función de validación cruzada (*Xval.dapc*) para confirmar el número correcto de componentes principales que se debía retener en el análisis DAPC. La función *Xval.dapc* divide a los individuos en dos grupos: un grupo de entrenamiento (90% de la información) y un grupo de validación (10% de la información). Los individuos de cada set son seleccionados para que al menos un individuo de cada subpoblación de los datos originales esté representado en los grupos de entrenamiento y validación. Se llevó a cabo el análisis DAPC con el set de entrenamiento, cambiando el número de componentes principales retenidos y se identificó el número óptimo de componentes principales que debían ser retenidos, mediante el grado en el cual el análisis es capaz de predecir a qué grupo pertenecen los individuos excluidos (grupo de validación). El análisis se repitió una determinada

cantidad de veces con cada número de componentes principales retenidos (Jombart y Collins, 2015). El mejor número de componentes principales a retener, será aquel asociado al menor valor de la raíz del cuadrado medio del error. Los grupos resultantes fueron dibujados en un gráfico representado por las dos primeras discriminantes lineales del DAPC en los ejes x e y. Los discriminantes lineales son combinaciones lineales de alelos que realizan la mejor separación de los genotipos en grupos. El análisis se repitió dentro de los grupos más numerosos con el objetivo de averiguar si también se hallaban estructurados.

El análisis SNPZIP (*adegenet*) utiliza el DAPC para identificar cuáles alelos poseen las mayores contribuciones a la formación de los discriminantes lineales y, por lo tanto, a la asignación de los genotipos a los distintos grupos con el objetivo de conocer la estructura de la población bajo estudio. Para confirmar la asignación de los genotipos a los grupos realizada por el DAPC, se calculó una matriz de distancias genéticas de Nei (Nei, 1972) a partir de la información de los SNPs, utilizando el paquete estadístico StAMPP de R (R Core Team, 2016). La matriz resultante fue graficada como un dendrograma usando el método Ward, en el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016). El análisis de la varianza molecular (AMOVA), el coeficiente de diferenciación genética entre poblaciones (F_{st}) y el coeficiente de endocría de las subpoblaciones (F_{is}) fueron calculados usando el programa GenAlEx (Peakall *et al.*, 2012) con 999 permutaciones. La heterocigocidad esperada y observada (H_e , H_o) y el porcentaje de loci polimórficos también fueron calculados utilizando el mismo programa estadístico.

2.4 Información genealógica

Se realizó una compilación de información genealógica de los clones y variedades de papa que componen la población bajo estudio y se representó en forma de árbol genealógico mediante el uso del programa *Peditree*® (Van Berloo y Hutten, 2005). La información fue tomada del Programa de mejoramiento genético de INTA Balcarce, del Programa de mejoramiento genético del Centro Internacional de la Papa (CIP) y de la base de datos pública *Potato pedigree database* (Wageningen) (Van Berloo *et al.*, 2007). Para cada genotipo, se consideró el máximo número de generaciones disponibles en las bases de datos usadas. Los coeficientes de endocría y coancestría se calcularon utilizando el programa *Peditree*® y fueron usados para el posterior cálculo del Coeficiente de Parentesco (Falconer y Mackay, 1996) entre los individuos de cada subpoblación.

La contribución máxima promedio (CMP) fue calculada como el cociente entre la frecuencia de la contribución de cada parental a cada genotipo de acuerdo al nivel que

ocupa en la genealogía y la frecuencia de aparición de cada parental en los genotipos que forman cada subpoblación. Para este análisis, se consideró un valor máximo de cinco generaciones de ancestros.

RESULTADOS

1 Estructura poblacional y diversidad genética

Se detectaron cinco grupos dentro de la población, en coincidencia con el menor valor de BIC (Figura 1 y 2 y Tabla II). El análisis DAPC se llevó a cabo utilizando el número de grupos detectados. El análisis retuvo los 10 primeros componentes principales (24,7% de la varianza) y cuatro discriminantes lineales. Estos valores fueron confirmados por un análisis de validación cruzada con la función *Xval.dapc* (*adegenet*) (Figura 2). Los coeficientes de pertenencia de los genotipos a cada grupo se encontraron entre 0,721 y 1, lo cual confirmó que la población se encontraba estructurada. Las excepciones a estos valores fueron los clones B 99.558.1 y CIP393595.1 y la variedad Kennebec cuyos valores fueron 0,620, 0,616 y 0,543, respectivamente.

En la Figura 3, el discriminante lineal 1 (DL1) separó los grupos conformados por distintas especies de *Solanum* (Grupos 1, 2 y 4 = *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*; Grupo 3 = *S. tuberosum* ssp. *andigena*; Grupo 5 = *S. chacoense* y *S. tarijense*), mientras que la función discriminante 2 (DL2) separó los grupos compuestos por individuos de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* (1, 2 y 4). Los grupos 2, 3 y 5 se encontraron aproximadamente al mismo nivel respecto del DL2, mientras que los grupos 1 y 4 se ubicaron por debajo y por encima de éstos, respectivamente. En la Figura 4, se puede observar el análisis DAPC realizado dentro de los dos grupos más numerosos (subpoblaciones 1 y 2), mientras que en la Tabla III se encuentran los genotipos asignados a cada subpoblación.

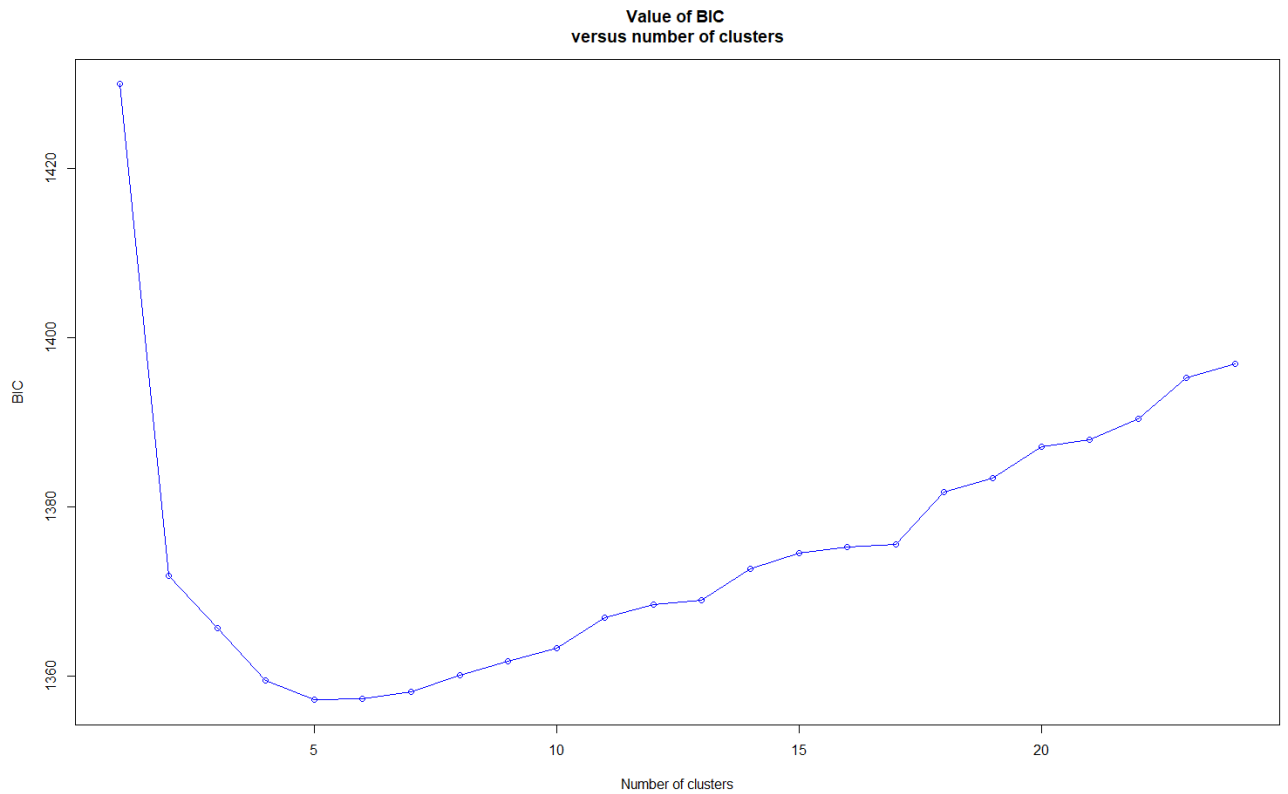


Figura 1. Número de grupos en función de Criterio de información Bayesiana (BIC). En el eje x está representado el número de grupos en los que se podría dividir la población. En el eje y, están representados los valores de BIC asociados a cada número de grupos.

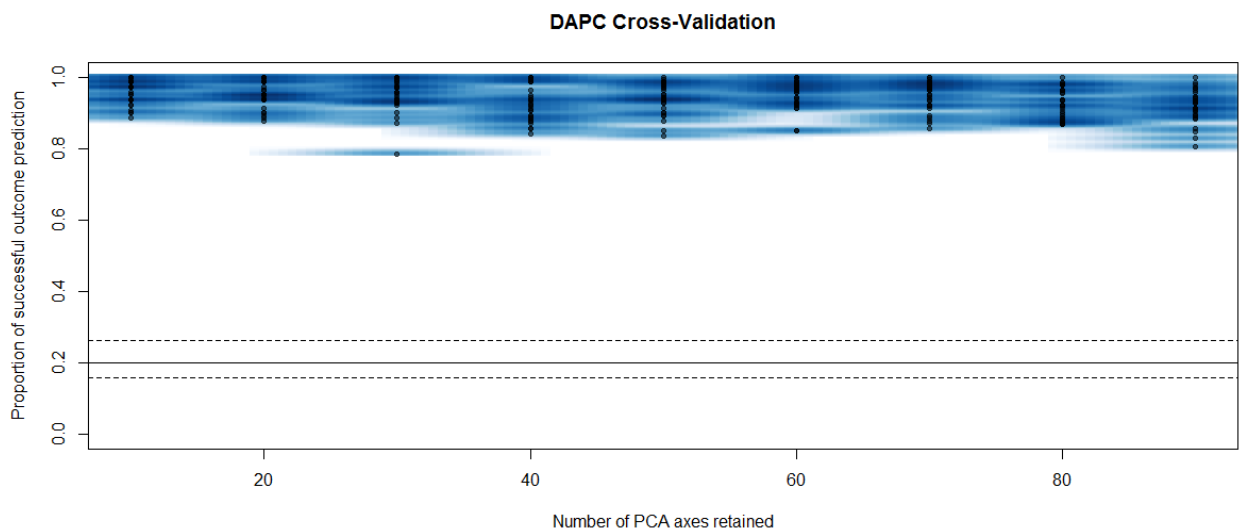


Figura 2. Validación cruzada del análisis DAPC. En el eje x se representa el número de componentes principales retenidos en cada análisis DAPC. En el eje y se encuentra la proporción de resultados de predicción exitosos. Cada punto representa una repetición individual del análisis.

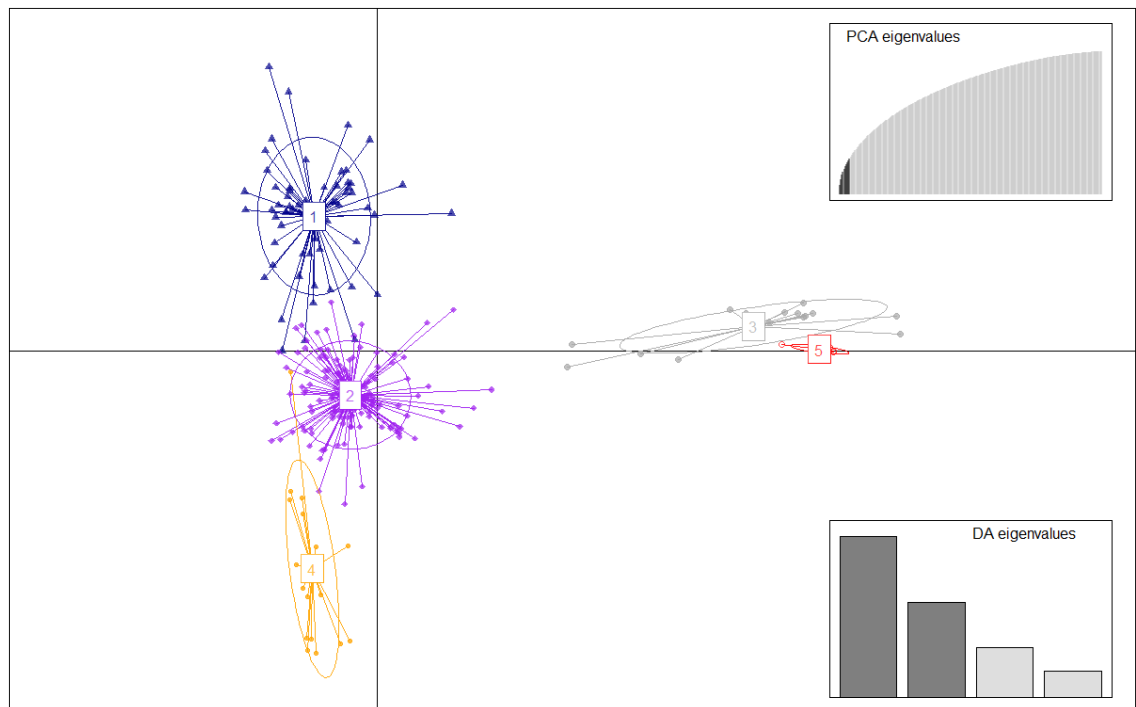
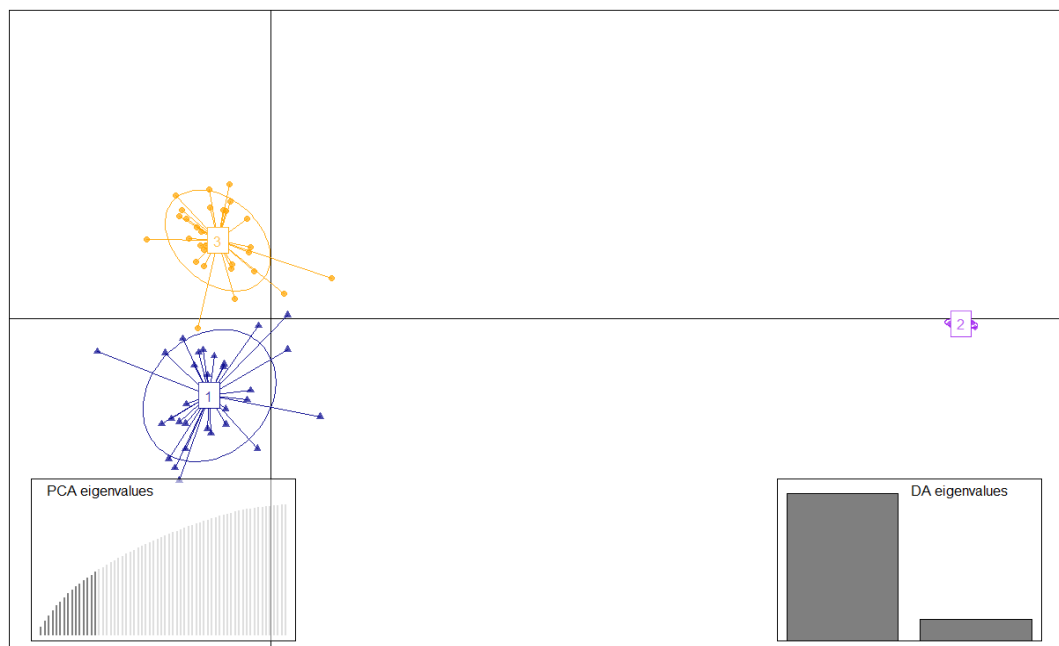


Figura 3. Análisis discriminante de componentes principales (DAPC) para 231 genotipos de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento genético de INTA Balcarce. Los ejes representan las dos primeras funciones lineales discriminantes (DL). Los círculos representan los grupos y los puntos representan los individuos dentro de cada grupo. Los números representan cada subpoblación identificada por el análisis.



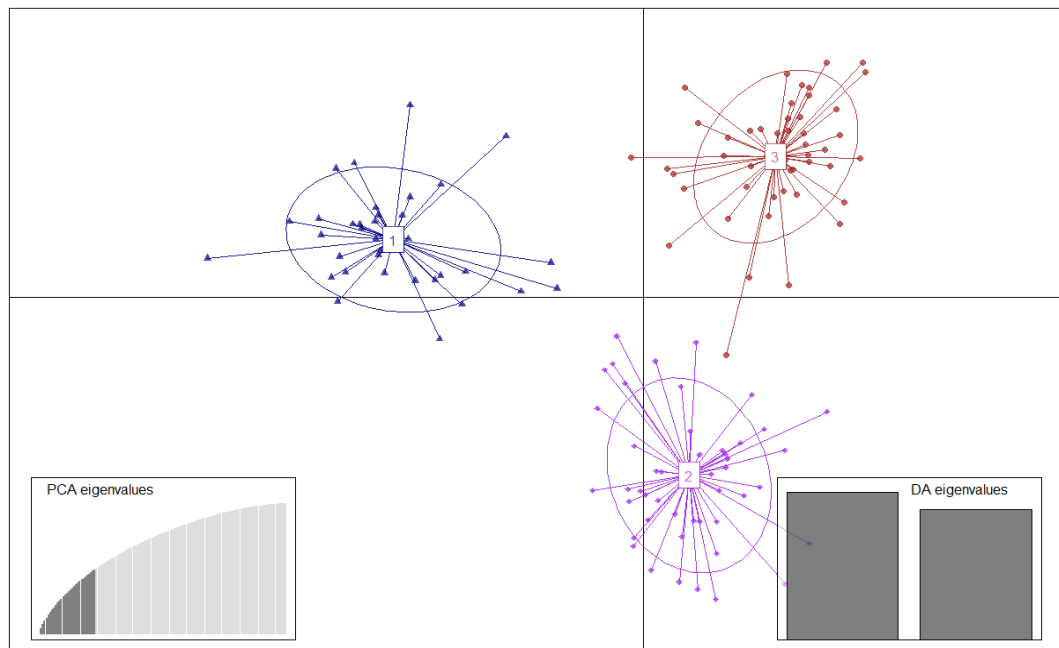
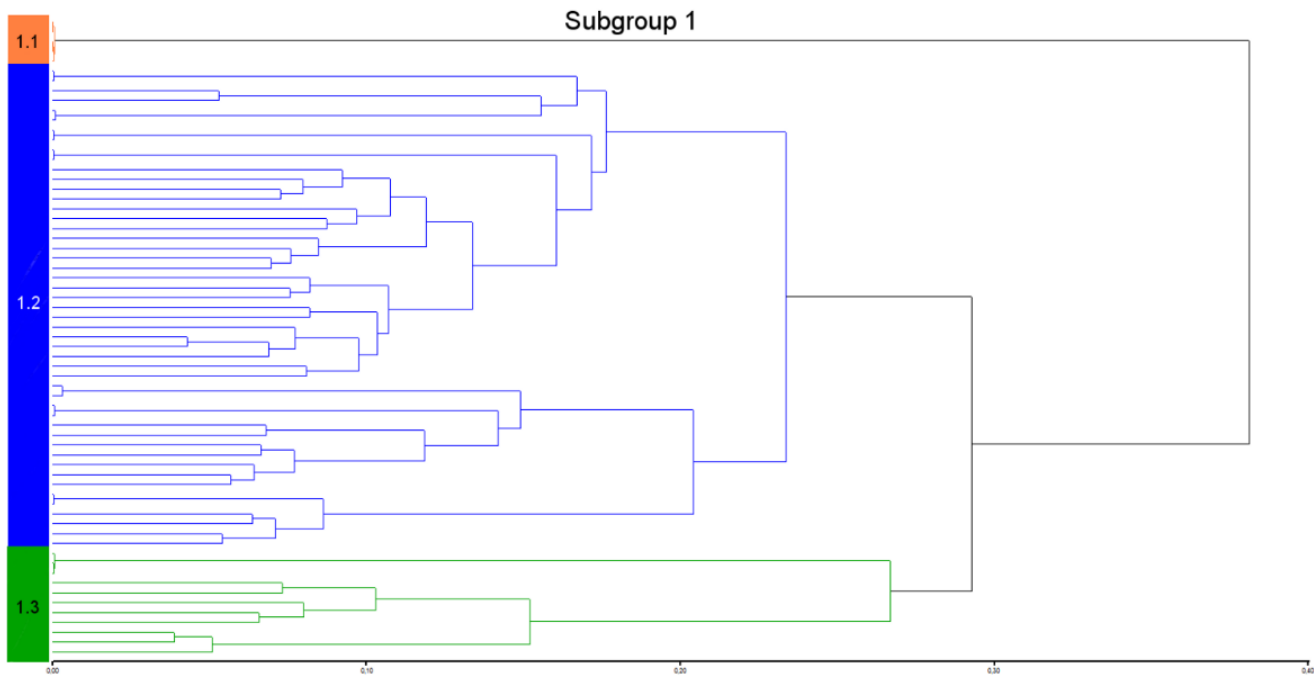
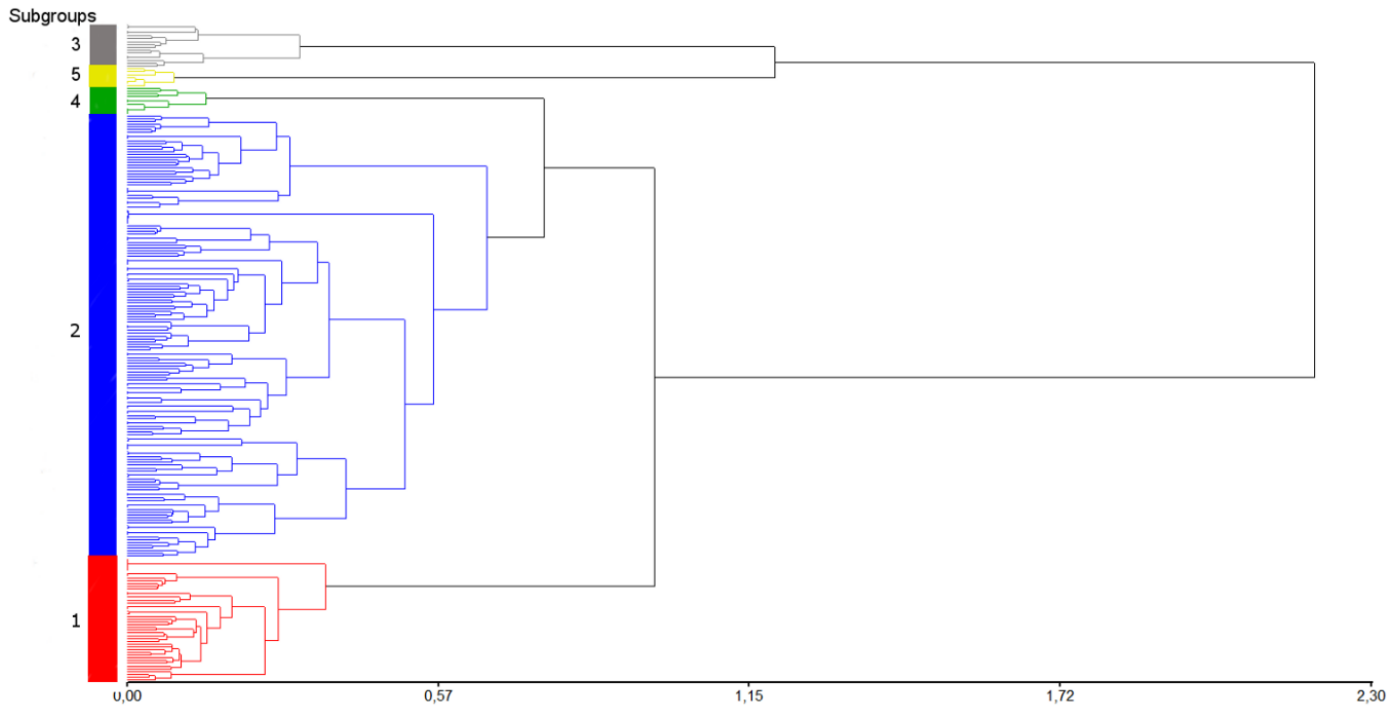


Figura 4. Análisis discriminante de componentes principales (DAPC) para 231 genotipos de la colección de germoplasma del plan de mejoramiento de papa de INTA Balcarce.

(a) grupo 1 (b) grupo 2. Los ejes representan las dos primeras funciones discriminantes (DL). Los círculos representan los diferentes grupos y los puntos representan los individuos dentro de cada grupo.

El dendrograma confeccionado utilizando la matriz de distancias genéticas de Nei de la población completa, también reveló la presencia de cinco subpoblaciones. La asignación de los genotipos en los grupos realizada por el dendrograma, se corresponde en un 86% con la realizada por el análisis DAPC (Figura 5 a). El mismo análisis se llevó a cabo para las subpoblaciones más numerosas (1 y 2). La primera fue dividida en tres subgrupos, al igual que el análisis DAPC, con una coincidencia mayor al 70% en la asignación de los genotipos a los grupos. La subpoblación 2 fue dividida en cuatro grupos, tres de ellos coinciden en más del 75% en la asignación de los genotipos a los grupos realizada por el análisis DAPC (Figura 5 b y c).



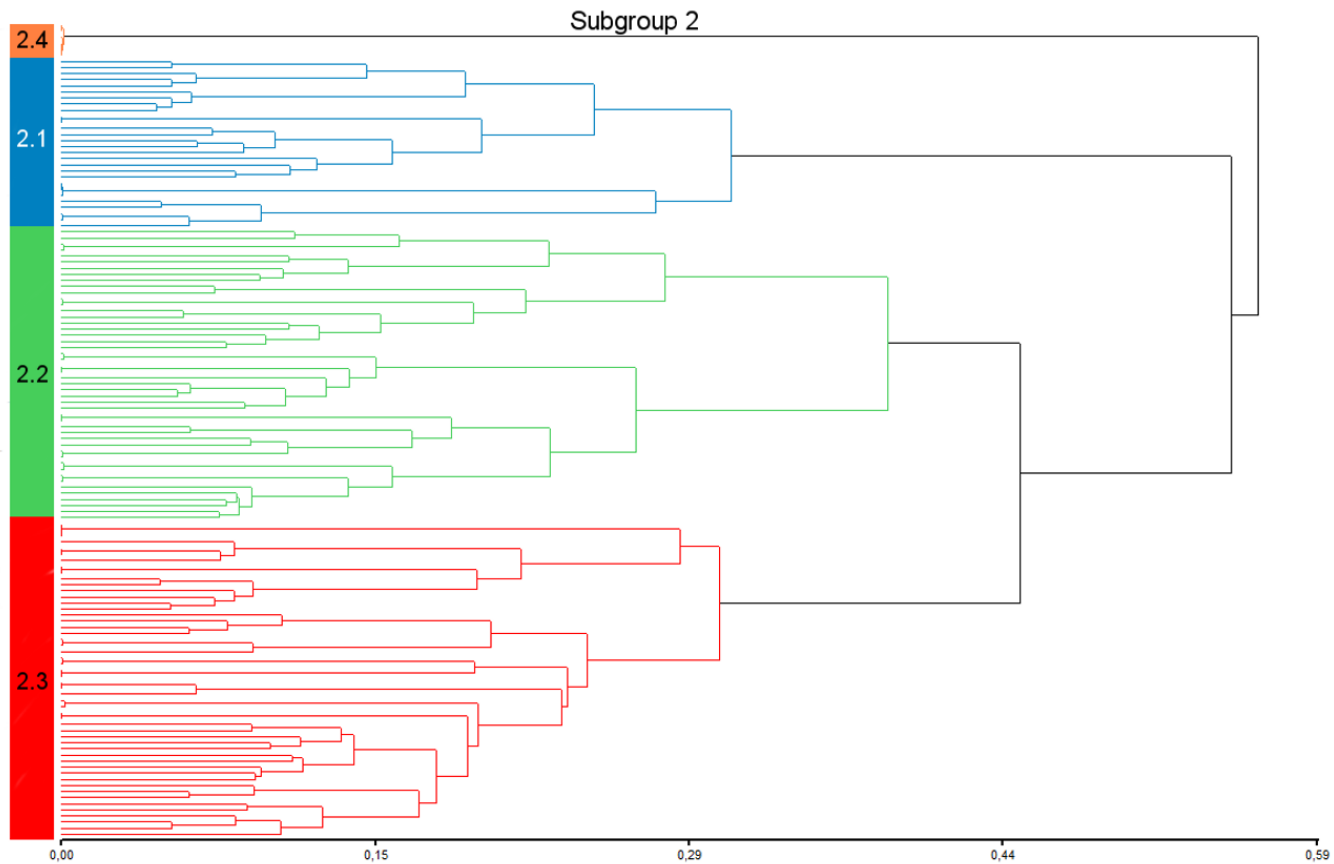


Figura 5. Dendrograma realizado a partir de la matriz de distancias genéticas de Nei para 231 genotipos de la colección de germoplasma del Programa de Mejoramiento Genético de papa de INTA Balcarce (a) Dendrograma de la población completa dividida en grupos. En el eje Y, se ven representadas las 5 subpoblaciones en las que se dividió la población (b) Dendrograma de la subpoblación 1 dividida en grupos (c) Dendrograma de la subpoblación 2 dividida en grupos. En el eje X están representadas las distancias genéticas entre grupos e individuos. En el eje Y se encuentran representadas las subpoblaciones en las cuales cada población/subpoblación se divide.

El análisis SNPZIP detectó 26 SNPs que tuvieron gran contribución a la identificación de las subpoblaciones. Dos de ellos corresponden al DL1, y los restantes 24, al DL2. La mayoría de ellos pertenecen a genes con anotación funcional (Tabla IV). El análisis se repitió dentro de las subpoblaciones más numerosas de *S. tuberosum* ssp. *Tuberosum* (1 y 2) y se identificaron 23 y 18 SNPs, respectivamente (Tabla V).

Los resultados de la Tabla 1, muestran que la variabilidad dentro de los grupos generados por el DAPC (88%) fue mayor que la variabilidad entre dichos grupos (12%). Además, las frecuencias alélicas de los grupos detectadas por el análisis DAPC estuvieron bien diferenciadas ($F_{st}=0.118$) y porcentaje de heterocigotas dentro de los subgrupos fue cercano al esperado bajo equilibrio ($F_{is}= -0.022$). El porcentaje de loci polimórficos fue alto para todas las poblaciones. La diversidad genética de la población

completa fue alta ($H_o = 0.468$, $H_e = 0.390$), pero fue mayor en las subpoblaciones tetraploides (1,2,3 y 4) que en la subpoblación diploide (5) tomada como muestra (Tabla 2). Los valores de heterocigocidad observada (H_o) fueron mayores que los valores esperados (H_e) para todas las subpoblaciones tetraploides (1, 2, 3 y 4). Estos fueron similares en las subpoblaciones de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* ($H_o = 0.633$, 0.614 y 0.594), pero fueron menores para la subpoblación de *S. tuberosum* ssp. *andigena* ($H_o = 0.439$). Por otro lado, el valor presentado por la subpoblación 5 (diploide) fue el menor de todos ($H_o = 0.063$), teniendo en cuenta que solo se analizaron dos individuos a modo de muestra discriminadora de ploidia. Los grupos internos detectados en las subpoblaciones 1 y 2 (tres grupos en cada caso) presentaron valores bajos de diferenciación genética (F_{st}) (0.01 y 0.008, respectivamente). Ambas subpoblaciones presentaron valores de F_{is} cercanos a cero, lo que significa que la proporción de heterocigotas observada es cercana a la esperada bajo equilibrio (-0.093 y -0.033, respectivamente).

Tabla 1. Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) y estadísticos F-para la población completa y las subpoblaciones más numerosas (1 y 2).

Población	FV	gl	SC	CM	Var.Est.	%	Estadísticos F	p valor
Total	Entre Pob	4	53045,866	13261.467	167,582	12%	F_{st} : 0,118	0,001
	Dentro de Pob	473	590469,447	1248.350	1248,350	88%	F_{is} : -0,022	0,954
	Total	477	643515,314		1415,932	100%		
Subpoblación 1	Entre Pob	2	3180,36795	1590.183	12,236	1%	F_{st} : 0,010	0,214
	Dentro de Pob	127	159792.017	1258.204	1258.204	99%	F_{is} : -0,093	0,997
	Total	129	162972,385		1270,441	100%		
Subpoblación 2	Entre Pob	2	4213,340	2106.670	10,003	1%	F_{st} : 0,008	0,017
	Dentro de Pob	257	332369,245	1293.265	1293,266	99%	F_{is} : -0,033	0,960
	Total	259	336582,585		1303,269	100%		

FV: Fuente de variación; gl: grados de libertad; SC: Suma de cuadrados; CM: Cuadrado medio; Var.Est.: Varianza estimada; %: Porcentaje de variación;

Tabla 2. Estadísticos de variación genética para la población de 231 genotipos de papa.

Subpob.	N	H _o		H _e		%P
		Media	EE	Media	EE	
1	65	0,633	0,004	0,458	0,003	97,76%
2	134	0,614	0,003	0,469	0,002	99,81%
3	16	0,439	0,005	0,339	0,003	82,14%
4	17	0,594	0,005	0,411	0,003	90,62%
5	7	0,063	0,003	0,273	0,002	91,71%

Subpob. = Subpoblacion, N=Número de individuos, H_o=Heterocigocidad observada, H_e=Heterocigocidad esperada, %P=Porcentaje de loci polimórficos

El coeficiente de diferenciación genética entre poblaciones (F_{st}) fue alto en las subpoblaciones tetraploides (1, 2, 3 y 4) en comparación a la subpoblación diploide (5) (Tabla VI). Cuando se contrastaron las subpoblaciones tetraploides de *S. tuberosum ssp. tuberosum* (1, 2 y 4) con la subpoblación formada por *S. tuberosum ssp. andigena* (3), el menor valor se encontró entre las subpoblaciones 2 y 3. Los valores de F_{st} entre las subpoblaciones de *S. tuberosum ssp. tuberosum* fueron menores, lo cual sugiere que habría baja diferenciación genética entre ellas.

2. Información genealógica

En la subpoblación 1, el 83% de los individuos son clones y variedades pertenecientes al programa de mejoramiento genético de papa de INTA Balcarce. Serrana INTA posee el mayor valor de CMP (26,7%) y está presente en la línea maternal del 17% de los individuos (Tabla 7VII). MPI 59.703/21, B 2.63, Katahdin, Huinkul MAG y Saranac son otros genotipos que presentan valores altos de CMP, pero inferiores a Serrana INTA. El ancestro materno con mayor frecuencia dentro de la población es Katahdin, ya que se presenta en el 41% de los individuos. Sin embargo, su valor de CMP es inferior al de Serrana INTA (11,66%). El ancestro paterno más prominente de este grupo es Huinkul MAG debido a que posee un valor de CMP del 31,75% y se encuentra presente dentro del 39% de los individuos. Esta variedad es seguida por Saranac, Earlaine y Katahdin. Este último, es el ancestro paterno más frecuente, pero su valor de CMP es menor al de Huinkul MAG.

La subpoblación 2 posee el 45% de los individuos con ancestros silvestres (*S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. verneii*, *S. phureja*) y con *S. tuberosum ssp. andigena* dentro de su fondo genético, los cuales son clones de mejoramiento de INTA y CIP y variedades originadas en Argentina, Estados Unidos, Holanda y Chile. Además, esta subpoblación posee 34% de individuos provenientes del programa de mejoramiento genético del CIP, los cuales fueron originados a partir de diferentes poblaciones de selección recurrente con resistencia o tolerancia a diferentes estreses (B: Resistencia horizontal a tizón tardío, LTVR: Tolerancia a altas temperaturas y a virus, LBHT: Resistencia horizontal a tizón tardío y tolerancia a altas temperaturas): 11% pertenece a la población LTVR, 42% pertenece a la población B y el 0,06% pertenece a la población LBHT. La subpoblación 2 no posee ancestros maternos y paternos que tengan grandes contribuciones a los genotipos que lo forman. Por otro lado, hay una gran cantidad de genotipos con pequeñas contribuciones. Katahdin es el ancestro con mayor frecuencia, tanto en la línea materna como en la paterna, pero posee valores muy bajos de CMP en ambos casos.

La subpoblación 3 está compuesta por individuos de *S. tuberosum ssp. andigena* y por clones del CIP de *S. tuberosum ssp. tuberosum* que pertenecen a una población de selección recurrente llamada B1C5. La misma posee gran introgresión del *ssp. andigena* y altos niveles de resistencia horizontal a tizón tardío.

Los ancestros maternos de la subpoblación 4 que tuvieron las mayores contribuciones fueron Gabriela, Katahdin, Saranac, USDA 96,56, Earline, CPC 1673-20 (adg) x Furore y Saskia. Sus frecuencias de aparición fueron muy similares pero sus valores de CMP variaron entre 7,3 y 4%, siendo Gabriela el genotipo con mayor contribución. La línea paterna estuvo fuertemente influenciada por Innovator, el cual se encontró presente en el 41% de los genotipos y su contribución fue de 50%. Katahdin es el genotipo más frecuente de la línea paterna (60% de los individuos), pero su contribución al fondo genético del grupo fue muy baja (8.75%). Saskia x (CPC 1673-20 (adg) x Furore) y CPC 1673-11 (adg) x Furore también se encuentran presentes en la línea paterna de este grupo en el 53% de los individuos, pero con baja contribución (7,03%).

La matriz construida con los coeficientes de parentesco de cada subpoblación mostró valores de similitud bajos entre los individuos de cada grupo analizado. La subpoblación 1 presentó solo el 0,4% de los valores con coeficiente de parentesco cercanos a 0,5. Sin embargo, en las subpoblaciones 2 y 4 ninguno de los valores de coeficiente de parentesco fue mayor a 0,5.

DISCUSIÓN

La variabilidad genética es esencial para la obtención de variedades tolerantes a enfermedades y adaptadas a condiciones ambientales adversas, sin resignar rendimiento y calidad comercial. Por lo tanto, constituye una fuente de nuevos alelos para la mejora de diversos caracteres complejos, lo que contribuye a ampliar la base genética de la papa. En el presente estudio, la estructura de la población y la diversidad genética de la misma fueron evaluadas en un panel diverso compuesto por genotipos provenientes a dos programas de mejoramiento genético con diferentes estrategias y objetivos finales, variedades de papa de distintos países alrededor del mundo, especies silvestres y cultivares *Andígena*.

1. Estructura de la población y diversidad genética

El análisis DAPC dividió a la población en grupos bien definidos relacionados con la estructura genética de la población, la cual estuvo asociada a origen, ploidía, taxonomía y programa de mejoramiento de cada genotipo. Este resultado fue confirmado por un dendrograma realizado a partir de la distancia genética de Nei para la población completa. La diferencia entre ambos métodos en la asignación de los genotipos a los grupos está basada en el hecho de que los dendrogramas se realizaron con el método Ward, el cual consiste en un agrupamiento jerárquico aglomerativo, mientras que las subpoblaciones fueron identificadas usando DAPC, el cual emplea el método *K-means* con número creciente de grupos, el cual es un método de agrupamiento no jerárquico. Estos últimos comienzan particionando la muestra en grupos y mediante iteraciones, mueven los individuos entre distintos grupos para generar valores óptimos de homogeneidad dentro de grupos y heterogeneidad entre grupos. Los grupos generados no poseen relaciones jerárquicas entre ellos (Belvin 1987). Los métodos jerárquicos aglomerativos comienzan asignando cada genotipo a su propio grupo y luego estos grupos se van fusionando de a uno por vez, para formar finalmente un gran grupo que los contiene a todos (Miyamoto 2012)

Las subpoblaciones compuestas por individuos de *S. tuberosum ssp. tuberosum* presentaron poca diferenciación entre ellas. Este resultado es acorde al presentado por Hirsch *et al.*, 2013, quienes también encontraron una fuerte estructura en una población diversa formada por especies de papa silvestres y cultivadas, pero la subestructura fue mínima dentro de los grupos de papa cultivada. Esto pudo deberse a que el germoplasma utilizado en dicho estudio tenía un fondo genético similar, ya que

en su mayoría se trataba de variedades de Estados Unidos. Por lo tanto, los subgrupos dentro de las subpoblaciones más numerosas de *S. tuberosum ssp. tuberosum*, resultaron similares entre ellos. En concordancia con este resultado, el fondo genético de las subpoblaciones 1 y 2 podría ser bastante homogéneo ya que están formadas por individuos que provienen de un proceso de selección y cruzamiento dentro de programas de mejoramiento genético con un objetivo específico. En consecuencia, esto pudo acotar la diversidad genética lo que se traduce en valores similares de frecuencias alélicas dentro de cada subpoblación

Los SNPs que tuvieron mayor contribución a la dilucidación de la estructura de la población fueron aquellos que estaban relacionados a regiones del genoma que condujeron a la divergencia genética entre grupos (Jombart *et al.*, 2010). Algunos de ellos están involucrados en la regulación de la transcripción, el metabolismo de los carbohidratos, y en diferentes cadenas de reacción de defensa ante enfermedades. Estos resultados concuerdan parcialmente con Hardigan *et al.*, 2015, quienes encontraron frecuencias alélicas divergentes entre poblaciones diploides y tetraploides de papa, para SNPs relacionados al metabolismo de los carbohidratos.

Los valores de heterocigocidad fueron mayores en las subpoblaciones de *S. tuberosum ssp. tuberosum*, que en el resto. Esto puede relacionarse al hecho de que la mayor cantidad de individuos de la población son *S. tuberosum ssp. tuberosum*. Además, el germoplasma perteneciente a cada una de estas subpoblaciones presentó bajo coeficiente de parentesco entre individuos. El valor de heterocigocidad observada (H_o) correspondiente a la subpoblación de *S. tuberosum ssp. andigena* fue menor que en *S. tuberosum ssp. tuberosum*, probablemente debido a que la subpoblación de Andígena está formada por un número muy pequeño de genotipos que poseen el mismo origen, lo cual no representa la variabilidad total disponible para este grupo. Sin embargo, el menor valor de H_o corresponde al subgrupo diploide, lo cual es una consecuencia del pequeño número de genotipos que lo componen. Estos resultados concuerdan con Hirsch *et al.*, 2013 quienes sugieren que una mayor ploidía podría estar asociada a mayor heterocigocidad. Por otro lado, el microarreglo Illumina Infinium Potato SNP, ha sido desarrollado utilizando solo germoplasma de papa elite (Hamilton *et al.*, 2011), por lo que los polimorfismos pertenecientes a *S. tuberosum ssp. andigena* y a especies silvestres, podrían no ser detectados. Sin embargo, Berdugo-Cely *et al.*, (2017) encontraron mayores valores de H_o en poblaciones de *S. tuberosum ssp. andigena* y *S. phureja* utilizando el microarreglo Illumina Infinium

Potato SNP, pero estas poblaciones estaban compuestas por un mayor número de individuos.

2. Información genealógica

El análisis de pedigrí dentro de las subpoblaciones de *S. tuberosum ssp. tuberosum* identificó los genotipos parentales más frecuentes y aquellos que realizaron la mayor contribución a cada subpoblación. En la subpoblación 1, el parental materno con la mayor contribución fue Serrana INTA, una variedad argentina conocida por su resistencia a virus y calidad de almacenamiento. Fue ampliamente utilizada como progenitor en programas de mejoramiento genético por resistencia a virus en INTA Balcarce (Huarte *et al.*, 1986; Huarte *et al.*, 1990) y CIP (Innes 1992; Thiele *et al.*, 2008), y en otros programas. Dentro de los parentales paternos, Huinkul MAG fue el genotipo con mayor contribución y una alta frecuencia de aparición. Este fue el primer cultivar argentino (1948) y es conocido por sus buenas cualidades para el almacenamiento y su excelente calidad culinaria. Antes de 1948, en Argentina se plantaban tubérculos semilla de variedades importadas de Europa y Estados Unidos. A partir de dicho año, Huinkul MAG desplazó a Katahdin la cual ocupaba más del 80% del área plantada en el Sudeste de la Provincia de Buenos Aires, zona de mayor producción de papa en el país (Mendiburu y Huarte, 1990). De acuerdo a lo anterior, la subpoblación 1 podría representar la historia del mejoramiento genético de papa en Argentina. El análisis de la genealogía de la subpoblación 2 detectó varios progenitores con contribuciones y frecuencias bajas, en concordancia con la estrategia de mejoramiento genético del CIP. El objetivo del programa de mejoramiento del CIP es el desarrollo de clones avanzados y variedades de papa para zonas tropicales, subtropicales y templadas de países en desarrollo utilizando recursos genéticos de base amplia (Thiele *et al.*, 2008). Debido a esto, se propone la búsqueda de genes de resistencia y tolerancia en las especies emparentadas a *S. tuberosum ssp. tuberosum*, para la posterior introducción en nuevas variedades de papa. Dentro de la subpoblación 4, el parental con mayor contribución y frecuencia fue Innovator. El genotipo CPC 1673-20 (*S. tuberosum ssp. andígena*) estuvo presente en la línea materna como en la paterna. Esta podría ser la razón por la cual esta subpoblación es la que más difiere de las otras dos subpoblaciones de *S. tuberosum ssp. tuberosum* debido a que no hay progenitores con alta frecuencia o contribución que se encuentren en los otros dos grupos. En consecuencia, estos parentales podrían ser los que estén marcando la diferencia en frecuencias alélicas. El genotipo CPC 1673-20 se encontró entre las primeras fuentes de resistencia a *Globodera rostochiensis*, utilizada en

programas de mejoramiento genético (Franco *et al.*, 1993; Bradshaw y Ramsey 2005). Por otro lado, Innovator podría ser el progenitor que haya conferido buenas cualidades para fritura a esta población.

Sin embargo, Katahdin estuvo presente como el parental más frecuente en las líneas materna y paterna de todas las subpoblaciones analizadas de *S. tuberosum ssp. tuberosum*, pero sus contribuciones a la diferenciación genética fueron muy bajas. Esta variedad fue lanzada en 1935 por el programa de mejoramiento genético Beltsville de USDA. Ha sido ampliamente utilizada en los Estados Unidos debido a que ha sido utilizada como parental de la mayoría de los cultivares estadounidenses del siglo XX (Mendoza y Haynes, 1974; Love 1999). De acuerdo con Love (1999), este cultivar podría formar parte de un cuarto del germoplasma que compone los cultivares norteamericanos de mayor prominencia. La presencia de Katahdin en el fondo genético de todas las subpoblaciones analizadas, podría deberse al hecho de que los programas de mejoramiento genético de INTA Balcarce y CIP comenzaron a desarrollarse luego de la introducción de Katahdin (1948 y 1974, respectivamente) y ambos utilizaron variedades de Europa y Estados Unidos como parte del germoplasma inicial (Mendiburu y Huarte 1990; Mendoza 1990)

DAPC y otros métodos estadísticos fueron utilizados por diferentes autores para evaluar la estructura genética de poblaciones vegetales (Filippi *et al.*, 2015; Rosyara *et al.*, 2016; Berdugo-Cely *et al.*, 2017). De acuerdo con Rosyara *et al.*, 2016, STRUCTURE, EIGENSTRAT y DAPC son capaces de evaluar la estructura de una población en estudios de mapeo asociativo: EIGENSTRAT y DAPC son ligeramente mejores que STRUCTURE, pero DAPC ha logrado la mejor separación entre grupos. El análisis de genealogía fue utilizado para complementar la evaluación de la población realizada a partir de los SNPs. El mismo provee de información que permite realizar una caracterización más completa y ayuda a entender la estructura de la población estudiada. Las metodologías utilizadas en el presente estudio y la caracterización molecular mediante el uso de marcadores SNP, confirman que la población de estudio se encontraba estructurada en cinco grupos y esta estructura se correspondía de forma clara con la similitud del fondo genético y los programas de mejoramiento de los cuales provienen los genotipos estudiados. Los alelos que fueron divergentes entre grupos son una guía para la detección de las principales diferencias entre subpoblaciones debidas a las estrategias de mejoramiento genético y los diferentes orígenes. La información obtenida en este trabajo confirma que la base genética de la papa se está ampliando gracias a los esfuerzos de varios programas de

mejoramiento genético y permitirá a los mejoradores el diseño de estrategias de cruzamiento entre grupos de genotipos que tiendan a maximizar la diversidad genética. De acuerdo a lo anteriormente expuesto, esta información actualiza el conocimiento sobre el germoplasma de papa existente y podría ser una guía para la introducción de progenitores en nuevos programas de mejoramiento genético que quieran combinar distintas fuentes de variabilidad como las que se presentan aquí.

APÉNDICE

Tabla I. Genotipos que componen la población bajo estudio

Genotipo	Origen	Especies	Ploidía
21mat	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i> x <i>Solanum gourlayii</i>	4x
29mat	Argentina	<i>Solanum gourlayii</i> x <i>Solanum</i> <i>Tuberosum</i> Gp. <i>Tuberosum</i>	4x
304013.11	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304013.18	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304056.4	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304072.6LB	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304079.9	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304081.2	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304085.1	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304092.1	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304141.4	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304146.1	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304149.15	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304150.11	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304150.2	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304150.8	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304152.10	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304152.5	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
304152.9LB	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
388615,22	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
388790.24	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Tacna	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
391533.1	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
392785.31	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
392141.5	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
392785.24	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393371.57	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393371.66	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393371.7	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393072.22	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393073.18	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393073.26	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393073.8	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393075.15	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393371.35	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393371.37	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393536.13	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
393595.1	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
395195.7	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
396004.225	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
396026.101	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Especies	Ploidía
396031.108	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
396033.102	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
396037.215	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
397077.16	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
398017.54	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
398098.119	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
399001.16	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
399049.14	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
399053.15	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
399079.28	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
399083.4	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
86060	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Granola	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
987174	Perú	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Achirana INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Agata	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Alpha	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Ana	Brasil	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Americana	Bolivia	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Araucana INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Arazati	Uruguay	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Astarte	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Asterix	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Atlantic	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
Azul	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>andigenaa</i>	4x
B 00.607.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 01.504.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 01.505.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 01.559.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 02.556.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.04.505.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.04.525.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.04.573.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.04.573.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.540.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.559.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.559.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.565.7	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.573.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.574.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.574.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.578.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.602.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.620.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 03.636.30 TT	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x
B 05.513.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Especies	Ploidía
B 06.07.640.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.07.640.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.07.804.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.07.817.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.559.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.660.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.07.640.6	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.07.683.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.665.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.714.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06.785.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.515.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.516.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.537.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.573.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.577.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.591.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.606.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.606.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.616.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.660.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07.660.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 78.502.5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 79.526.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 79.571.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 84.527.48	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 85.523.11	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 85.616.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 86.511.2LR	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 86.525,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 86.604.2LR	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 87.605.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 87.621.7	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 87.823.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 88.959.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.519.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.557.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.557.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.592.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.610.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.619.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90.827.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91.1042.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91.717.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91.880.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91.899.6	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Especies	Ploidía
B 92.10.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92.647.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92.659.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92.660.5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92.678.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92.868.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92.903.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 93.1104.4LR	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 93.1116.3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 94.96.510.5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 97.523.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 97.617.4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 98.99.508.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 98.99.627.2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 99.558.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Balinca	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Bannock russet	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Baronesa	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Beate	Noruega	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BGRC-41479/1 (P1)	Argentina	<i>Solanum chacoense</i>	2x
BGRC-41479/15_(P15)	Argentina	<i>Solanum chacoense</i>	2x
Bintje	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Blanca dulce	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Bonaerense La Ballenera INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	
BT 84.529.5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 84.530.28	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 85.520.117	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Calén INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Chacay INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Chieftain	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Collareja	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Collareja de Jujuy	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Coloradita	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Cuarentona	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Daekwar.48	Corea	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
E_86.011	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
EDLorado	Reino Unido	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Eurostar	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Feiwu	China	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Fenchuixue	China	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
FL 1879	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Fontane	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Frital INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Gem Russet	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Especies	Ploidía
Huinkul MAG	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Innovator	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Iporá	Uruguay	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Jopung	Corea	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Kantara	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Kardal	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Karu	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Keluné	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Kennebec	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Kexin	China	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
La Florida	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
M. roja	~Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Monalisa	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Morada Morada	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Moradita	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Newen INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Nicola	Alemania	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
OCL 7383.7	NO de Argentina	<i>Solanum tarijense</i>	2x
OCL 7383.12	NO de Argentina	<i>Solanum tarijense</i>	2x?
Oka 5632.11	NO de Argentina	<i>Solanum tarijense</i>	2x?
Oka 5880.22	NO de Argentina	<i>Solanum tarijense</i>	2x?
Ona INIA	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Overa 213	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigenaa</i>	4x
Pampeana INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pehuenche	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pentland Crown	Reino Unido	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pintada	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
PO 97.11.10	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
PO 97.11.9	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
PO 99.26.1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Poluya	Bolivia	<i>Solanum stenotomum</i>	2x
Primicia	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pukará	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Puren	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Purple Majesty	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Ramos	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Ranger Russet	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Revolución	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Rosada	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigenaa</i>	4x
Russet Burbank	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
RZ 90.44.3	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Sani	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigenaa</i>	4x
Shepody	Canadá	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Especies	Ploidía
Sierra volcán INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Snowden	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Spunta	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Tuni blanca 105	NO de Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Umatilla	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Unknown	Ecuador	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Yaguarí	Uruguay	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Yagana	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

SUBPOBLACIÓN 1			SUBPOBLACIÓN 2					SUBPOBLACIÓN 3	SUBPOBLACIÓN 4	SUBPOBLACIÓN 5
21 mat	B 88.959.4	B 90.610.4	304056.4	396037.215	B 92.10.1	Poluya	M. roja	399001.16	396004.225	393075.15
29 mat	B 90.519.2	Bonaerense La Ballenera	304072.6LB	397077.16	B 92.660.5	Pukará	Oka 5880.22	399049.14	B 00.607.1	BGRC-41479/1 (P1)
304013.11	B 90.557.2	BT 84.527.48	304079.9	398017.54	B 92.868.1	Puren	Purple Majesty	399053.15	B 01.504.2	OCL 7383.7
304013.18	B 90.557.2	BT 84.530.28	304081.2	398098119	B 93.1104.4LR	Ramos	Revolución	Balinca	B 03.04.573.1	Pera o Señorita
304085.1	B 90.619.3	INTA Sierra Volcán	304141.4	399079.28	B 93.1116.3	Ranger Russet	Rosada	Blanca dulce	B 03.559.1	BGRC-41479/15 (P15)
304092.1	B 90.827.1		304146.1	399083.4	B 94.96.510.5	RZ 90.44.3	Yaguari	Collareja	B 03.573.1	OCL 7383.122
392785.31	B 91.717.4		304149.15	800959 (Granola)	B 97.523.4	Snowden		Collareja de Jujuy	B 03.574.1	Oka 5632.112
393371.35	B 91.880.3		304150.11	987174	B 97.617.4	Spunta		Cuarentona	B 03.574.2	
Araucana	B 92.647.2		304150.2	Achirana	B 99.558.1	Umatilla		Morada Morada	B 07.577.3	
B 01.559.2	B 92.659.2		304150.8	Agata	Bannock russet	Unknown		Moradita	Innovator	
B 02.556.2	B 92.903.4		304152.10	Alpha	BT 84.529.5	Yagana		Overa	PO 97.11.10	
B 03.540.2	B 98.99.508.1		304152.5	Ana	Chieftain	393595.1		Sani	PO 97.11.9	
B 03.578.1	B 98.99.627.2		304152.9 LB	Astarte	Feiwu	395195.7		Tuni blanca 105	B 03.04.573.3	
B 03.636.30TT	BT 85.520.117		388615.22	Asterix	Fenchuixue	396033102		Azul	B 07.606.2	
B 05.513.2	Calen INTA		388790.24	B 03.04.505.1	FL 1879	86060		Moradita	Eurostar	
B 06.07.640.1	Chacay INTA		390478.9 (Tacna)	B 03.559.2	Frital	Americana		Pintada	PO 99.26.1	
B 06.07.640.2	Daekwar.48		391533.1	B 03.565.7	Gem Russet	Arazati		Shepody		
B 06.07.804.2	E 86.011		392141.5	B 07.515.3	Iporá	Atlantic				
B 06.07.817.1	Fontane		392785.24	B 07.516.1	Kantara	B 03.04.525.1				
B 06.660.1	Huinkul		393371.57	B 07.616.2	Kardal	B 03.620.1				
B 06.665.1	Kennebec		393371.66	B 07.660.1	Karu	B 79.526.2				
B 06.714.3	Pampeana		393371.7	B 07.660.2	Kelun	B 85.523.11				

B 06.785.2	Primicia		393072.22	B 79.571.1	Kexin	B 92.678.4				
B 07.537.4	Russet Burbank		393073.18	B 85.616.3	La Florida	Barones a				
B 07.591.2	B 01.505.2		393073.26	B 86.525.1	Monalisa	Beate				
B 07.606.4	B 03.602.4		393073.8	B 86.604.2LR	Newen	Bintje				
B 78.502.5	B 06.07.640.6		393371.37	B 87.605.2	Nicola	BT 84.529.5				
B 86.511.2LR	B 06.07.683.2		393536.13	B 90.592.1	Ona	Coloradi ta				
B 87.621.7	B 06.559.1		396026.101	B 91.1042.2	Pehuenche	EDLorad o				
B 87.823.1	B 07.573.1		396031.108	B 91.899.6	Pentland Crown	Jopung				

Tabla II. Subpoblaciones formadas por el análisis DAPC

Tabla III: Subgrupos de genotipos resultantes del análisis DAPC para las Subpoblaciones 1 y 2.

SUBPOBLACION 1			SUBPOBLACION 2		
Subpoblación 1.1	Subpoblación 1.2	Subpoblación 1.3	Subpoblación 2.1	Subpoblación 2.2	Subpoblación 2.3
304013.11	304013.18	21 mat	304056.4	304141.4	304072.6LB
B 01.559.2	304092.1	29 mat	304079.9	304146.1	304150.11
B 03.636.30 TT	392785.31	304085.1	304081.2	304152.5	304150.8
B 05.513.2	393371.35	Araucana	304149.15	388615.22	304152.10
B 06.07. 640.1	Pampeana INTA	B 02.556.2	304150.2	388790.24	393073.18
B 06.07.640.2		B 03.540.2	304152.9 LB	390478.9 (Tacna)	399079.28
B 06.07.817.1		B 03.578.1	391533.1	392141.5	800959 (Granola)
B 06.660.1		B 06.07.804.2	392785.24	399083.4	Achirana
B 06.665.1		B 06.714.3	393371.57	987174	Agata
B 07.537.4		B 06.785.2	393371.66	B 03.559.2	Alpha
B 07.591.2		B 87.621.7	393371.7	B 07.515.3	Ana
B 07.606.4		B 87.823.1	393072.22	B 07.516.1	Asterix
B 78.502.5		B 88.959.4	393073.26	B 07.616.2	B 03.04.505.1
B 86.511.2LR		B 90.519.2	393073.8	B 07.660.1	B 03.565.7
B 90.557.2		B 90.619.3	393371.37	B 07.660.2	B 79.571.1
B 90.557.2		B 91.717.4	393536.13	B 86.525.1	B 85.616.3
B 90.827.1		B 91.880.3	396026.101	B 90.592.1	B 86.604.2LR
B 92.647.2		B 92.659.2	396031.108	B 91.1042.2	B 87.605.2
B 98.99.508.1		B 92.903.4	396037.215	B 91.899.6	B 92.10.1
B 98.99.627.2		Calén INTA	397077.16	B 92.868.1	B 92.660.5
BT 85.520.117		Chacay INTA	398017.54	B 93.1116.3	Feiwu
Huinkul		Daekwar.48	398098.119	B 97.523.4	Fenchuixue
Kennebec		E 86.011	Astarte	B 97.617.4	Kardal
Primicia		Fontane	B 93.1104.4LR	B 99.558.1	Karu
B 01.505.2		Russet Burbank	B 94.96.510.5	Bannock russet	Keluné
B 06.07.640.6		B 03.602.4	BT 84.529.5	Chieftain	La Florida
B 06.07.683.2		B 07.573.1	Iporá	FL 1879	Monalisa
B 06.559.1		B 90.610.4	Spunta	Frital	Nicola
Bonaerense La Ballenera		BT 84.527.48	Unknown	Gem Russet	Ona INIA
Sierra Volcán		BT 84.530.28	396033.102	Kantara	Pehuenche
			86060	Kexin	Pentland Crown
			Oka 5880.22	Newen	Poluya
			Revolución	Puren	Pukará
				Ranger Russet	Ramos
				RZ 90.44.3	Yagana
				Snowden	B 79.526.2
				Umatilla	B 85.523.11
				393595.1	B 92.678.4
				395195.7	Baronesa
				Americana	Beate
				Arazati	Bintje
				Atlantic	Coloradita
				B 03.04.525.1	EDLorado
				B 03.620.1	Rosada
				Jopung	
				M. roja	
				Purple Majesty	
				Yaguari	

Tabla IV: SNPs estructurales identificados por el análisis SNPZIP

SNP id	Cromosoma	DL	Contribución	Anotación funcional	Proceso metabólico
solcap_snp_c2_16299	12	1	0,004371293	Acyl-CoA tioesterasa	Hidrólisis de acyl-CoAs
solcap_snp_c2_31600	6		0,006005380	Gen conservado con función desconocida	
solcap_snp_c1_14248	1	2	0,002476263	Activador de la transcripción de unión a Calmodulina, plantas	Factor de transcripción
solcap_snp_c1_22	1		0,003083547	Gen de función desconocida	
solcap_snp_c1_3436	4		0,003365768	Proteína de biosíntesis de ubiquinona coq-8	Biosíntesis de Ubiquinona
solcap_snp_c1_3497	4		0,002568070	Gen de función desconocida	
solcap_snp_c1_7227	10		0,003163455	Gen de función desconocida	
solcap_snp_c2_23337	12		0,003222444	Proteína de union al elemento sensible al etileno	Regulación de la transcripción
solcap_snp_c2_27765	9		0,004587061	Sucrosa sintasa	Metabolismo de los carbohidratos
solcap_snp_c2_28761	10		0,002698637	Gen de función desconocida	
solcap_snp_c2_30950	2		0,002465777	Proteína dedo de zinc	Factor de transcripción
solcap_snp_c2_31358	4		0,004142081	Proteína quinasa dependiente de calcio	Fosforilación de proteínas, respuesta de defensa
solcap_snp_c2_31360	4		0,003550113	Proteína quinasa dependiente de calcio	Fosforilación de proteínas, respuesta de defensa
solcap_snp_c2_31600	6		0,004857531	Gen conservado con función desconocida	
solcap_snp_c2_34197	11		0,002453164	Quinasa	Fosforilación de proteínas
solcap_snp_c2_38246	4		0,002452655	Gen de función desconocida	
solcap_snp_c2_41906	2		0,002608736	Transportador de Zinc/Hierro	Trasporte transmembrana de Metal-iones
solcap_snp_c2_46707	7		0,002866617	4-cumarate-COA-ligasa	Actividad catalítica, respuestas de defensa
solcap_snp_c2_46710	7		0,002909402	CoA ligasa dependiente de AMP	Actividad catalítica, respuestas de defensa
solcap_snp_c2_46715	7		0,002948732	Porina/proteína de canal selectiva para los aniones dependiente de voltaje	Actividad de ATPasa, acoplada al movimiento transmembrana de sustancias
solcap_snp_c2_47510	3		0,002903629	Componente del transportador de nitrato de alta afinidad	Transporte de nitratos
solcap_snp_c2_48715	7		0,002840265	Permeasa para Purinas 3	Actividad de transportador
solcap_snp_c2_49068	2		0,002911321	Metaloproteasa m41 ftsh	Actividad de ATPasa cortadora de microtúbulos
solcap_snp_c2_51559	4		0,002673901	Lycopene beta ciclasa, cloroplástica	Biosíntesis de carotenoides
solcap_snp_c2_52663	7		0,002630232	Acetyltransferasa	Actividad de N-acetyltransferasa
solcap_snp_c2_54069	0		0,003111650	Proteína Sn-1	Respuestas de defensa

Tabla V. SNPs estructurales identificados por el análisis DAPC, en los grupos de las subpoblaciones 1 y 2. Pob: subpoblaciones, Cro: Cromosomas

Pob	SNP id	Cro	D A	Contribución	Anotación funcional	Proceso metabólico		
1	solcap_snp_c1_11750	4	1	0,00232394 6	Fructose-1,6-bisfosfatasa, citosólica	Metabolismo de los carbohidratos		
	solcap_snp_c1_12899	11		0,00251204 0	Proteína PHAP2A	Factor de transcripción, unión a secuencias específicas de ADN		
	solcap_snp_c1_13530	10		0,00287782 6	Proteína quinasa dependiente de calcio 4	Fosforilación de proteínas, reacciones de defensa		
	solcap_snp_c1_13531	10		0,00325551 2	Proteína quinasa dependiente de calcio 4	Fosforilación de proteínas, reacciones de defensa		
	solcap_snp_c2_11313	6		0,00226654 6	Helicasa dependiente de ATP	ATP-dependent RNA helicase		
	solcap_snp_c2_12106	1		0,00308924 0	Proteína que contiene el dominio SPX (SYG1/Pho81/XPR1)	Actividad de ATPasa, acoplado al movimiento transmembrana de sustancias		
	solcap_snp_c2_12252	11		0,00258258 9	Proteína que contiene repetición de tetraicopeptido (TPR)	Regulación de funciones celulares		
	solcap_snp_c2_15331	11		0,00298338 7	Factor de respuesta a las auxinas	Regulador de transcripción, vía de señalización activada por auxinas		
	solcap_snp_c2_27571	6		0,00225372 4	Proteína de biosíntesis de tiamina (ThiC), variante L1	Biosíntesis de Tiamina		
	solcap_snp_c2_27773	12		0,00301233 4	Gen conservado de función desconocida			
	solcap_snp_c2_27831	10		0,00235300 0	Gen conservado de función desconocida			
	solcap_snp_c2_32359	1		0,00240154 9	Gen conservado de función desconocida			
	solcap_snp_c2_32954	11		0,00265581 9	Prohibitina mitocondrial1	Membrana interna mitocondrial		
	solcap_snp_c2_37119	3		0,00239528 7	Fitoene dehidrogenasa, cloroplastica/cromoplastica	Biosíntesis de carotenoides		
	solcap_snp_c2_39801	4		0,00236802 4	Fructosa-1,6-bisfosfatasa, citosólica	Metabolismo de los carbohidratos		
	solcap_snp_c2_4225	11		0,00282722 3	Gen conservado de función desconocida			
	solcap_snp_c2_53946	10		0,00233562 3	Fenilalanina amonio-licasa 1	Metabolismo de los fenilpropanoides		
	solcap_snp_c2_54932	10		0,00231549 6	Proteína quinasa de Serina-Treonina, en plantas	Vías de señalización de defensa		
	solcap_snp_c2_55279	3		0,00320618 9	Pectin metilesterasa 1	Metilación de la pectina		
	solcap_snp_c1_10941	4		0,00362305 1	Proteína F-box SKIP14	Ubiquitinación de proteínas		
	solcap_snp_c1_12887	4		0,00352960 4	Gen conservado de función desconocida			
	solcap_snp_c1_16261	4		0,00424747 0	Proteasa específica Sentrin/sumo	Proteasa		
	solcap_snp_c2_51372	8		0,00327308 8	Gen con función desconocida			
	2	solcap_snp_c1_13641		6	1	0,00254774 2	Proteína WERBP-1	Regulación de la transcripción
		solcap_snp_c1_1535		0		0,00430155 1	Proteína quinasa dependiente de calcio	Fosforilación de proteínas, reacciones de defensa
		solcap_snp_c1_2065		6		0,00247836 5	Transportador de fosfato abc	Transporte
solcap_snp_c1_7148		10	0,00273292 3	RBP50		Procesamiento de ARNm		
solcap_snp_c1_7187		10	0,00258231 8	RING finger		Ubiquitinación de proteínas		
solcap_snp_c1_7192		10	0,00312326 6	Actina		Unión de nucleótidos		
solcap_snp_c1_7520		7	0,00243307 1	Rhamnose: beta-solanina / beta-chaconina ramnosiltransferasa		Actividad de transferasa		
solcap_snp_c2_17592		1	0,00251168 4	Gen conservado de función desconocida				
solcap_snp_c2_24297		6	0,00249911 0	Gen conservado de función desconocida				
solcap_snp_c2_29745		10	0,00277546 0	Transferasa, transferencia de grupos glicosil		Actividad de Galactosiltransferasa		
solcap_snp_c2_45770		8	0,00244592 8	Catalítica		Actividad catalítica		
solcap_snp_c2_46398		7	0,00258896 5	Proteína quinasa APK1B, cloroplástica		Fosforilación de proteínas		
solcap_snp_c2_54353		1	0,00297731 6	ADN polimerasa eta		Reparación de ADN		
solcap_snp_c2_55831		7	0,00309900 8	Sucrosa-fosfato-sintasa		Biosíntesis de sacarosa		
solcap_snp_c2_5864		6	0,00311379 8	Proteína CASP		Componente integral de la membrana		

Pob	SNP id	Cro	D A	Contribución	Anotación funcional	Proceso metabólico
	solcap_snp_c2_10409	5	2	0,00427499 2	Ferritina	Actividad de ferroxidasa, transporte de iones de hierro
	solcap_snp_c2_24595	12		0,00703856 4	Gen con función desconocida	
	solcap_snp_c2_33893	6		0,00399097 8	Citocromo c1-1, hemo proteína, mitocondrial	Transporte de electrones, cadena respiratoria

Tabla VI: Coeficiente de diferenciación genética entre las subpoblaciones detectadas.

Pob 1	Pob 2	Fst	Nm	Valor p	permutaciones
Grupo 1	Grupo 2	0,023	10,460	0,000	9999
Grupo 1	Grupo 3	0,110	2,016	0,000	9999
Grupo 2	Grupo 3	0,073	3,180	0,000	9999
Grupo 1	Grupo 4	0,078	2,975	0,000	9999
Grupo 2	Grupo 4	0,054	4,392	0,000	9999
Grupo 3	Grupo 4	0,135	1,595	0,000	9999
Grupo 1	Grupo 5	0,491	0,259	0,000	9999
Grupo 2	Grupo 5	0,475	0,277	0,000	9999
Grupo 3	Grupo 5	0,567	0,191	0,000	9999
Grupo 4	Grupo 5	0,536	0,217	0,000	9999

Tabla VII: Resultados de Contribución máxima promedio calculada entre los individuos de las tres subpoblaciones de *S. tuberosum* Gp. *Tuberosum*

Número de ancestros: Ancestros que fueron considerados en la genealogía de cada individuo de la subpoblación. Tipo: Línea materna o paterna. PMA: Probabilidad máxima acumulada: Suma de las probabilidades máximas de cada ancestro en relación al nivel de la genealogía en el que se encuentra en cada genotipo de la subpoblación. FA: Frecuencia de aparición: del ancestro en los individuos de la subpoblación. CMP: Contribución máxima promedio: PMA/FA

Grupo	Número de ancestros considerados	Tipo	Ancestros	PMA	FA	FA (%)	CMP	CMP (%)
1 (N=64)	347	Maternal	Serrana INTA	2,9375	11	17,1875	0,267045455	26,70454545
			MPI 59,703/21	1,46875	11	17,1875	0,133522727	13,35227273
			B 2,63	1,78125	14	21,875	0,127232143	12,72321429
			Katahdin	3,03125	26	40,625	0,116586538	11,65865385
			Huinkul	2,84375	25	39,0625	0,11375	11,375
	Saranac	2,28125	22	34,375	0,103693182	10,36931818		
	266	Paternal	Katahdin	5	38	59,375	0,131578947	13,15789474
			Earlaine	5,21875	31	48,4375	0,168346774	16,83467742
			Saranac	4,84375	27	42,1875	0,179398148	17,93981481
Huinkul			7,9375	25	39,0625	0,3175	31,75	
2 (N=128)	517	Maternal	Serrana INTA	4,25	10	7,8125	0,425	42,5
			387170,16	3	8	6,25	0,375	37,5
			MPI 59,703/21	2,15625	11	8,59375	0,196022727	19,60227273
			B 2,63	2,28125	13	10,15625	0,175480769	17,54807692
			383300,21 (C83,119)	2,125	13	10,15625	0,163461538	16,34615385
			575049 (CEW-69-1)	1,4375	9	7,03125	0,159722222	15,97222222
			386614,16 (XY16)	1,125	8	6,25	0,140625	14,0625
			Huinkul	2,40625	19	14,84375	0,126644737	12,66447368
			MPI 55,957/54	1,0625	10	7,8125	0,10625	10,625
	Katahdin	2,484375	42	32,8125	0,059151786	5,915178571		
	518	Paternal	389746,2	4,25	9	7,03125	0,472222222	47,22222222
			Huinkul	3,0625	9	7,03125	0,340277778	34,02777778
			Desiree	3,6875	11	8,59375	0,335227273	33,52272727
			386614,16 (XY 16)	3,125	11	8,59375	0,284090909	28,40909091
			381379,9	2,125	9	7,03125	0,236111111	23,61111111
			Urgenta	1,8125	9	7,03125	0,201388889	20,13888889
			Depesche	1,8125	9	7,03125	0,201388889	20,13888889
			383300,21 (C83,119)	1,625	9	7,03125	0,180555556	18,05555556
			Y84,007	2,0625	13	10,15625	0,158653846	15,86538462
			Atlantic	2,0625	13	10,15625	0,158653846	15,86538462
			Saranac	1,84375	12	9,375	0,153645833	15,36458333
USDA 96-56			1,21875	9	7,03125	0,135416667	13,54166667	
Lenape	1,9375	16	12,5	0,12109375	12,109375			
Earlaine	2,375	20	15,625	0,11875	11,875			
378971,928	1,1875	11	8,59375	0,107954545	10,79545455			
Preferent	0,96875	9	7,03125	0,107638889	10,76388889			
Furore	1	10	7,8125	0,1	10			
Katahdin	5,046875	52	40,625	0,097055288	9,705528846			
4 (N=17)	146	Maternal	Gabriela	0,4375	6	35,29411765	0,072916667	7,291666667
			Katahdin	0,40625	6	35,29411765	0,067708333	6,770833333
			Saranac	0,4375	7	41,17647059	0,0625	6,25
			USDA 96,56	0,3125	6	35,29411765	0,052083333	5,208333333
			Earlaine	0,3125	6	35,29411765	0,052083333	5,208333333
			CPC 1673-20 (adg) x Furore	0,21875	5	29,41176471	0,04375	4,375
			Saskia	0,28125	7	41,17647059	0,040178571	4,017857143
	143	Paternal	Innovator	3,5	7	41,17647059	0,5	50
			RZ 84-2580	2,25	8	47,05882353	0,28125	28,125
			Katahdin	0,875	10	58,82352941	0,0875	8,75
			Saskia x (CPC 1673-20 (adg) x Furore)	0,3125	8	47,05882353	0,0390625	3,90625
CPC 1673-11 (adg) x Furore	0,03125	1	5,882352941	0,03125	3,125			

CAPÍTULO 2

EVALUACIÓN DEL COMPORTAMIENTO A CAMPO DE CULTIVARES DE PAPA EN RESPUESTA A LA INFECCIÓN CON *Phytophthora infestans* Mont. De Bary

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es un cultivo de importancia mundial a nivel alimentario. Su producción alcanza de más de 375×10^6 de toneladas cosechadas y 19×10^6 de hectáreas plantadas por año (FAOstat 2017). Sin embargo, se caracteriza por ser susceptible a tizón tardío, enfermedad causada por el oomycete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, la cual se encuentra presente en todas las zonas de producción de papa de Argentina.

Es una enfermedad policíclica, es decir, con varios ciclos de infección y de producción de inóculo durante una misma temporada de cultivo. Debido a esto, la infección se incrementa exponencialmente a la producción de inóculo durante la estación de crecimiento del cultivo. La cantidad de inóculo producido depende del hospedante, el patógeno, el medio ambiente y las condiciones de manejo (Beaumont 1947; Goodwin *et al.*, 1995). Hojas, tallos y tubérculos pueden verse afectados durante el ciclo de la enfermedad.

Su control se basa en el uso de funguicidas de contacto y sistémicos (Fry 1975; Mantecón 1998; Kapsa 2002). El número de aplicaciones realizadas durante el ciclo del cultivo es elevado para los estándares internacionales, lo que provoca un creciente riesgo de contaminación ambiental y humana, y un incremento los costos de producción. El conocimiento y uso de variedades resistentes a esta enfermedad se ha planteado como alternativa y como parte de un control integrado de la enfermedad. Este manejo podría permitir una disminución en las aplicaciones de fungicidas (Huarte 2002; Micheletto *et al.*, 1999; Micheletto *et al.*, 2000).

La caracterización fenotípica del germoplasma de papa respecto a su comportamiento ante *Phytophthora infestans* constituye un aporte al conocimiento básico y permitirá disponer de mejores herramientas para la selección de genotipos en la producción de cultivares de interés para los sectores productivos.

Los objetivos de este capítulo fueron:

1. Caracterizar una población de papa compuesta por genotipos de diversos orígenes por su comportamiento ante la infección con *Phytophthora infestans*.
2. Establecer una relación entre comportamiento frente a *P. infestans* y los componentes de rendimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Material vegetal

Se utilizó una población de 159 genotipos de papa pertenecientes a la colección de germoplasma de la EEA INTA Balcarce (Tabla 1). La misma está compuesta por variedades de diferentes orígenes y clones del Programa de Mejoramiento Genético de la EEA INTA Balcarce y del Programa de Mejoramiento Genético del Centro Internacional de la Papa, así como por distintas especies de papa (*Solanum tuberosum* Gp, *Tuberosum*, *S. tuberosum* Gp, *Andigena* y *S. chacoense*).

2. Métodos

2.1. **Ensayos a campo**

Se realizaron ensayos a campo en dos localidades: Balcarce (Estación Experimental INTA Balcarce, 37° 45' 32 " S, 58 ° 17" O, Provincia de Buenos Aires, Argentina) y en Tafí del Valle (Estación Agroindustrial Obispo Colombres, -26° 55' 13,8" N, -65° 46' 12,6114" O Provincia de Tucumán, Argentina) durante las campañas 2012-13, 2013-14 y 2014-15. Se determinó el comportamiento agronómico (rendimiento y sanidad) de cada genotipo evaluado. Se empleó un diseño aumentado, el cual se compuso de un diseño en bloques completos aleatorizados con repeticiones para los controles y del resto de los genotipos a probar los cuales son asignados a dichos bloques, con una sola repetición. Los controles utilizados fueron las variedades comerciales Newen INTA (Moderadamente Resistente), Pampeana INTA (Resistente), Asterix (Moderadamente resistente), Bintje (Susceptible), Kennebec (Susceptible), Spunta (Susceptible), Innovator (Susceptible) y Frital INTA (Moderadamente susceptible). Las repeticiones fueron ocho para Balcarce y cinco para Tafí del Valle.

Tabla 1. Genotipos utilizados en los ensayos a campo

Genotipo	Origen	Nombre científico	Nivel de ploidía
86060	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304013,11	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304013,18	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304056,4	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304079,9	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304081,2	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304085,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304092,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304141,4	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304146,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304150,11	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304150,2	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304152,5	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
374080,5	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
380389,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
388615,22	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
388790,24	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
391533,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
392141,5	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
392785,24	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393072,22	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393073,18	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393073,26	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393073,8	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393075,15	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393371,35	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393371,37	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393536,13	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
393595,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
395192,1	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
395195,7	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
396026,101	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
396,033,102	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
396037,215	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
397077,16	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
399049,14	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
399075,26	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
399079,28	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
399083,4	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
304072,6LB	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Tacna	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Granola	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Nombre científico	Nivel de ploidía
Achirana INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Agata	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Alpha	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Americana	Bolivia	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Ana	Brasil	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Araucana INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Arazati	Uruguay	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Asterix (testigo)	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Atlantic	EE. UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 00,607,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 01,504,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 01,505,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 01,559,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 02,543,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,04,505,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,04,525,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,04,573,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,04,573,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,534,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,559,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,574,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,574,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,575,4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,578,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 03,636,30 TT	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06,07,640,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06,07,683,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06,665,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 06,714,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07,516,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07,537,4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07,577,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07,591,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 07,616,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 78,502,5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 79,571,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 84,617,4LR	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 85,523,11	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 85,616,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 86,511,2LR	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 86,525,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 86,604,2LR	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 87,605,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Nombre científico	Nivel de ploidía
B 87,621,7	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 87,823,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 88,959,4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 89,99,508,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90,557,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90,610,4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90,619,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 90,827,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91,1042,2	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91,717,4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91,899,6	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 91,915,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92,10,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92,660,5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 92,868,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 93,1116,3	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 97,523,4	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
B 98,99,508,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Bannock russet	EE. UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Baronesa	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BGRC-41479/1 (P1)	Argentina	<i>Solanum chacoense</i>	2x
Bintje	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Blanca dulce	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. andigena</i>	4x
Bonaerense La Ballenera	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 84,527,48	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 84,529,5	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 84,530,28	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
BT 85,520,117	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Calén INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Chacay INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Chieftain	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Desiree	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
E 86,011	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
FL 1867	EE. UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
FL 1879	EE. UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Fontane	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Frital INTA (testigo)	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Huinkul MAG	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Innovator (testigo)	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Iporá	Uruguay	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Kantara	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Karnico	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Karú	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

Genotipo	Origen	Nombre científico	Nivel de ploidía
Keluné INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Kennebec (testigo)	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
La Florida	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
M, roja	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Monalisa	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Newen INTA (testigo)	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Nicola	Alemania	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pampeana INTA (testigo)	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pehuenche	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
PO 97,11,10	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
PO 97,11,9	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
PO 99,26,1	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Primicia INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Pukará	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Puren	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Purple Majesty	EE. UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Ramos	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Ranger Russet	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Rosada	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
RZ 90,44,3	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Serrana INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Shepody	Canadá	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Sierra Volcán INTA	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Snowden	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Spunta (testigo)	Países Bajos	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Tafinista	Argentina	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Umatilla	EE.UU.	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Unknown	Ecuador	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Yagana	Chile	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
Yaguari	Uruguay	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x
YY10	Perú	<i>Solanum tuberosum ssp. tuberosum</i>	4x

2.2. Inoculación a campo

El follaje se inoculó a los 60 días después de la plantación con una suspensión de esporangios de *P. infestans*. La inoculación se realizó en los tres ensayos realizados en la localidad de Balcarce. El inóculo se produjo sobre rodajas de papa de un cultivar susceptible a la enfermedad (Spunta). Se utilizó un aislamiento complejo (compuesto por cinco aislamientos de *P. infestans*). A fin de obtener la suspensión esporangial, se recuperaron los esporangios desde rodajas y desde hojas de papa de la variedad Spunta. Cada aislamiento fue previamente multiplicado en forma individual y luego combinados en una única suspensión. Finalmente se determinó la pureza de la misma mediante observaciones al microscopio. La concentración final fue ajustada mediante el uso de un hematocímetro a 1×10^4 esporangios ml^{-1} . La suspensión se conservó a 4°C por 2,5-3 horas para promover la liberación de zoosporas desde los esporangios. Previo a la inoculación, se aplicó riego sobre las plantas con micro aspersion para aumentar la humedad ambiente de la parcela inoculada. El inóculo se aplicó al atardecer con aspersores para humedecer completamente las plantas de cada surco.

El número de genotipos evaluados en cada año y localidad fue variable (Tabla 2). Por este motivo, algunos genotipos que se evaluaron en una sola combinación de Año x Localidad, fueron excluidos del análisis.

La inoculación asistida sólo se llevó a cabo en la localidad de Balcarce con el objetivo de reducir la variabilidad en la severidad de la enfermedad, ya que la misma no se presenta todos los años. Si bien el inóculo está presente naturalmente, las condiciones climáticas no son siempre predisponentes para que se manifieste la enfermedad. Por otro lado, en Tafí del Valle debido a las condiciones agroclimáticas preponderantes, la enfermedad se presenta naturalmente todos los años. El ensayo en Balcarce se realizó bajo condiciones de riego diario con microaspersión para asegurar las condiciones necesarias de humedad para que el inóculo pudiera reproducirse. Se observó la presencia de la enfermedad en el campo de forma previa a la inoculación asistida en todas las campañas.

Tabla 2. Número de genotipos evaluados, fecha de plantación de cada ensayo de campo y fechas de evaluación de severidad a campo (en días después de plantación)

Localidad	Año	N° de genotipos evaluados	Fecha de plantación	Evaluación a campo (ddp)
Balcarce	12-13	209	29/11/2012	55, 62,70, 76,85,96
	13-14	154	29/11/2013	67, 73, 77, 82, 90, 108
	14-15	170	26/11/2014	69, 77, 91
Tafí del Valle	12-13	108	24/10/2012	98, 106, 113, 119, 126
	13-14	106	14/11/2013	84, 89, 97
	14-15	97	20/11/2014	62, 96

2.3. Evaluaciones fenotípicas

2.3.1. Evaluaciones en follaje

Las evaluaciones de comportamiento frente a tizón en ambas localidades, se realizaron de acuerdo al Protocolo del Centro Internacional de la Papa (2007). Las lecturas de severidad por fecha fueron realizadas, en todos los casos, por el mismo operador.

A partir de los datos de severidad recolectados, se calculó el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) según la siguiente fórmula (Shaner and Finney, 1977):

$$\text{AUDPC} = \sum_{i=1}^n ((X_{i+1} + X_i)/2) (t_{i+1} - t_i)$$

donde:

X_i es el porcentaje de tejido afectado en la observación i es el tiempo en días de la observación i

n es el número de observaciones

Los valores de AUDPC calculados para cada genotipo fueron graficados para ilustrar la distribución de los mismos, indicando la ubicación de los testigos en cada combinación año x localidad. Luego, dichos valores se transformaron a valores relativos (RAUDPC) en relación al mayor valor posible de AUDPC de cada combinación Año x Localidad. Los valores de RAUDPC se calcularon a partir de valores de 100% de severidad en cada fecha de evaluación (AUDPC relativa o

RAUDPC) (Fry, 1978). Dicha transformación es necesaria para poder realizar la comparación de los valores de AUDPC de cada genotipo entre ensayos de distintos años y localidades.

Se tomaron registros de temperatura media, de humedad relativa y precipitaciones los cuales fueron obtenidos de las estaciones meteorológicas del INTA Balcarce (Balcarce) y de la Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombes, subestación Santa Cruz y estación Pinar de los Ciervos (Tucumán). En cada campaña, los registros fueron documentados desde el día de la plantación de cada ensayo, hasta el día en que se realizó la última medición de severidad.

2.3.2. *Estimaciones de rendimiento*

Para estimar el rendimiento se obtuvo el valor de PESO TOTAL de los tubérculos cosechados de cada genotipo por parcela de campo y se realizó una clasificación de los mismos por tamaño, número y aspecto general. La clasificación de los tubérculos por tamaño/peso se realizó mediante la utilización de zarandas que separaron los tubérculos en dos categorías: menores a 50 mm de longitud (“semilla”) y comerciales. También se estimó el peso de tubérculos defectuosos y podridos.

2.4. **Análisis de datos**

2.4.1. *Variables fenotípicas*

Las medias de cada variable por cada año (PESO TOTAL, PESO SEMILLAS y RAUDPC) y localidad (RAUDPC y PESO TOTAL) se graficaron en relación a las medias globales por variable. Se calculó la correlación entre las variables utilizando el coeficiente de correlación de Spearman.

Los datos generados a partir de la medición de las variables RAUDPC, PESO TOTAL y PESO SEMILLAS fueron analizados mediante modelos lineales mixtos en el software estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016). Se obtuvieron las medias ajustadas de cada genotipo mediante la utilización de un modelo que considera al genotipo como factor fijo y corrige los valores de cada variable para cada genotipo considerando la ubicación de los mismos en el ensayo a campo (estructura espacial). La estimación de los errores se realiza a partir de los genotipos repetidos (testigos), los cuales están distribuidos al azar en el ensayo a campo. Cada combinación Año x Localidad se analizó por separado utilizando un modelo de efectos fijos para todas las variables consideradas

$$Y_i = \mu + g_i + e_i$$

Donde: Y_i : valor de la variable respuesta para cada genotipo analizado; g_i : efecto de cada genotipo; e_i : error

Se analizaron las medias ajustadas de los ensayos de cada localidad en forma separada, debido a la presencia de desbalance entre localidades y entre años. Debido a esta razón, tampoco pudieron estimarse las interacciones Genotipo x Localidad y Genotipo x Año. Para la estimación de la media del genotipo por localidad, se formuló un modelo lineal mixto general que consideró al genotipo como factor fijo y al año como factor aleatorio.

$$Y_{ij} = \mu + g_i + a_j + e_{ij}$$

Donde: Y_{ij} : valor de la variable respuesta para cada genotipo en cada localidad y cada año; g_i : efecto del genotipo; a_j : efecto del año; e_{ij} : error

2.4.2. *Análisis de agrupamiento y análisis de componentes principales*

Se realizó un análisis de componentes principales con las medias ajustadas estandarizadas de las tres variables medidas, utilizando el programa InfoStat (Di Rienzo, *et al.*, 2016). El análisis de agrupamiento se llevó a cabo utilizando el paquete *mclust* (Scrucca *et al.*, 2016) desarrollado para el programa estadístico R (R Core Team, 2017).

2.4.3. *Estimación de heredabilidad*

Debido a que los datos fenotípicos recolectados corresponden a un diseño desbalanceado, se calculó la heredabilidad para cada genotipo utilizando la varianza del error de predicción (PEV) derivada de la estimación del mejor predictor lineal insesgado (BLUP; Rosyara *et al.*, 2016) con el paquete *rrBLUP* (Endelman 2011) para R. Según Clark *et al.*, (2012):

$$H^2 = 1 - (PEV/Vg)$$

Donde: H^2 : heredabilidad en sentido amplio; PEV: varianza del error de predicción; Vg : varianza genética. A partir de estas estimaciones, se calculó la heredabilidad promedio de cada carácter para la población de estudio y para cada localidad.

RESULTADOS

1. Variables meteorológicas

En la Figura 1 se puede observar el comportamiento de las variables meteorológicas registradas para cada ensayo de campo (combinación Año x Localidad). Las temperaturas medias para los tres años de ensayo en Balcarce, fueron similares (alrededor de los 20°C en promedio). Sin embargo, la localidad de Tafí del Valle presentó valores de temperatura media inferiores a los de Balcarce. En cuanto a la humedad relativa, los valores presentados en Balcarce fueron más estables que en la localidad de Tafí del Valle. No obstante, en esta última se registraron valores de HR más elevados para las campañas 12-13 y 14-15.

La Figura 2 muestra los registros de precipitaciones para cada campaña ensayada. La variabilidad para cada año fue amplia, siendo Balcarce 12-13 la campaña con mayores valores.

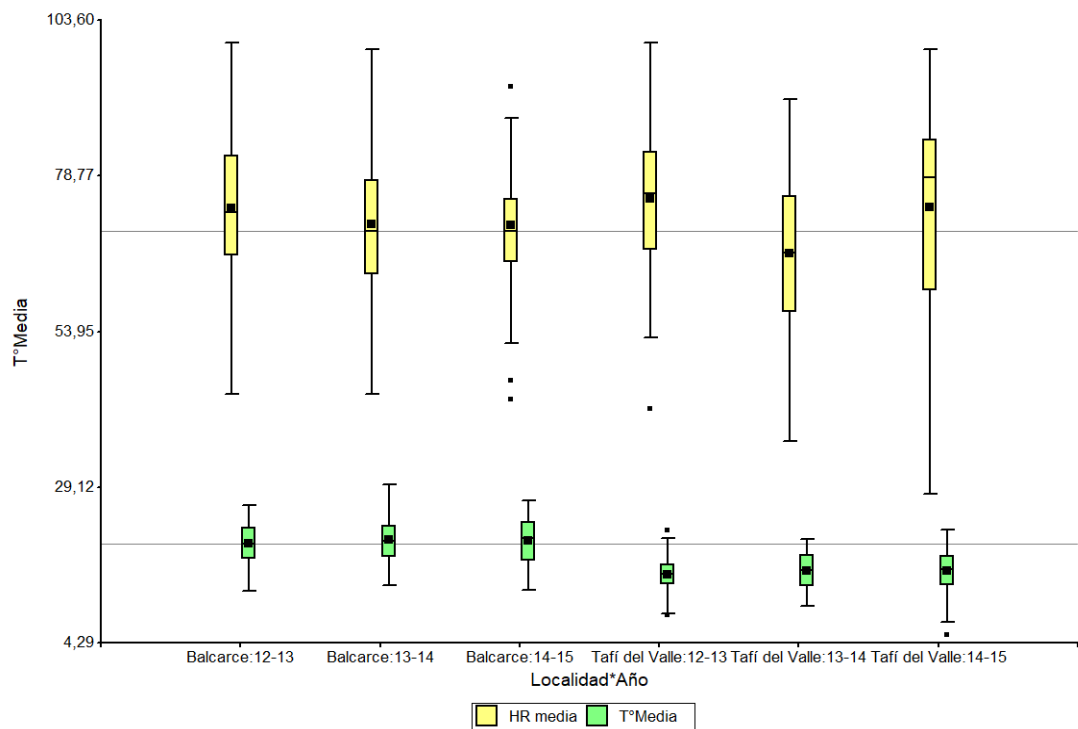


Figura 1. Humedad relativa (HR %) y Temperatura media (T° Media) expresada en C° para cada combinación Año x Localidad ensayada. Las líneas horizontales indican los valores 20°C y 70% HR del eje Y.

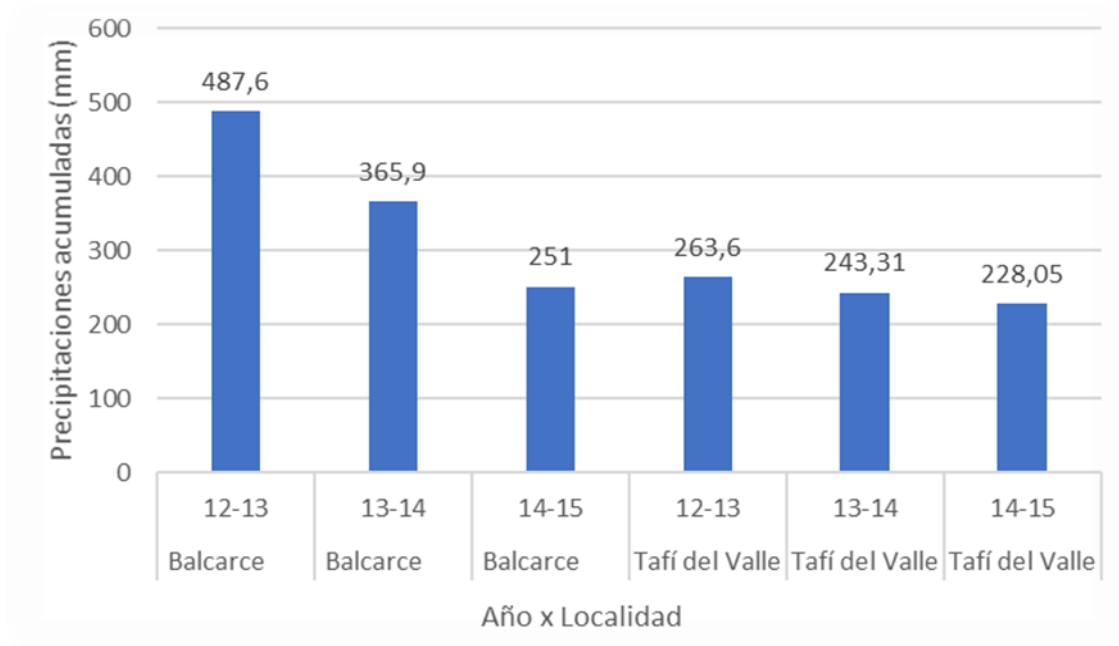
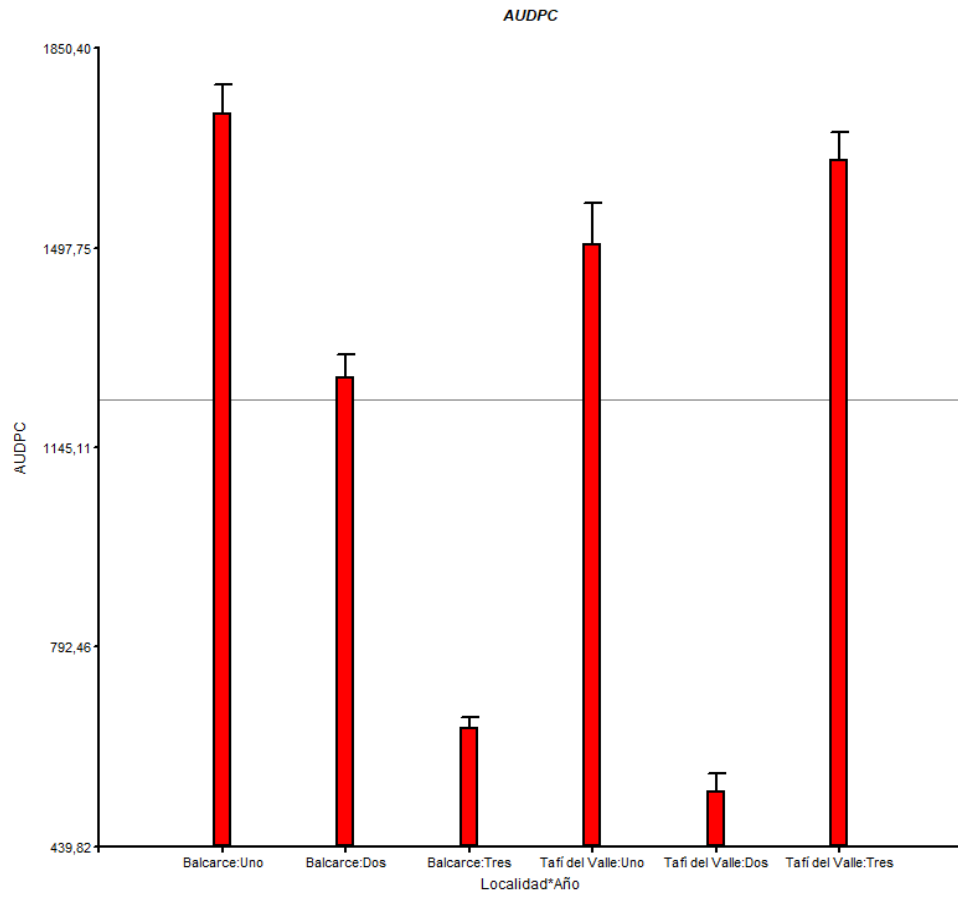
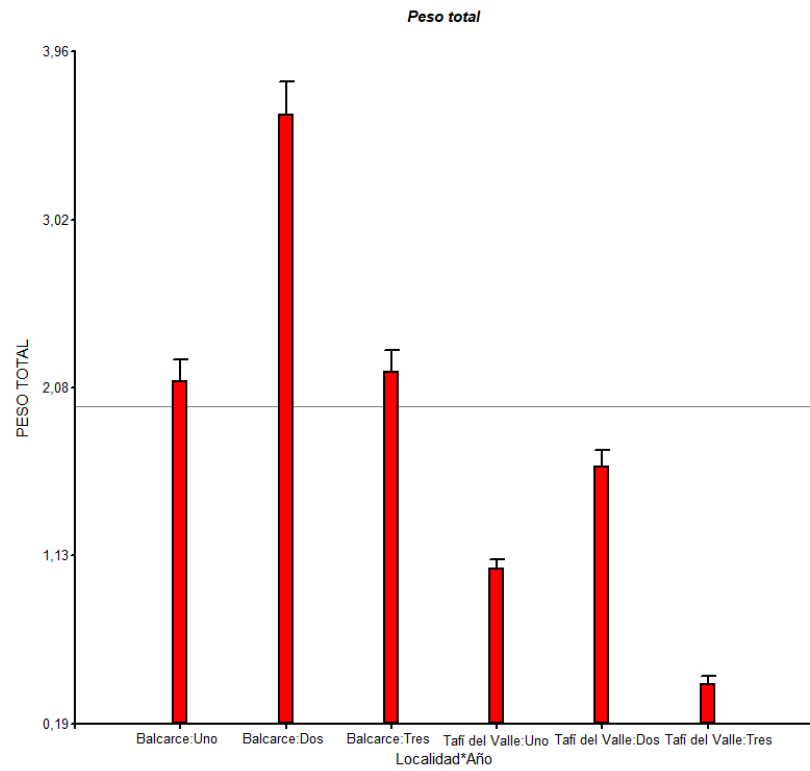
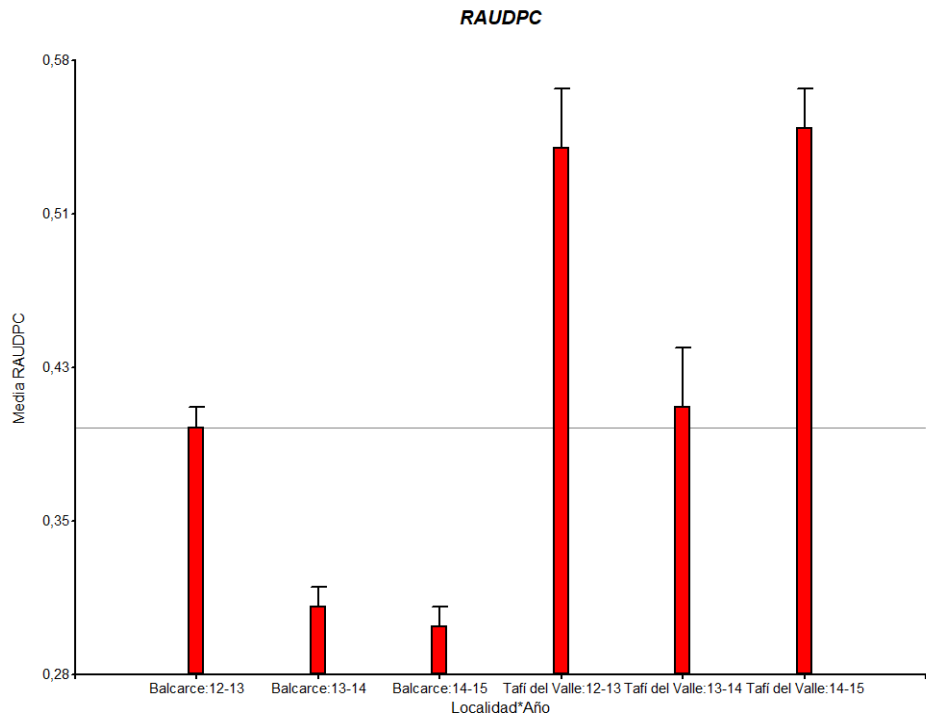


Figura 2. Precipitaciones acumuladas durante la campaña para cada combinación Año x Localidad ensayada.

2. Variables fenotípicas

Las variables fenotípicas medidas alcanzaron distintos valores en función de la estación de crecimiento (Figura 3). Esto dependió en gran medida del año y de la localidad. En Tafí del Valle los valores medios de RAUDPC superaron para todos los años a la media general de la variable. Por otro lado, en Balcarce solo la temporada 12-13 fue igual a la media general, mientras que las temporadas 13-14 y 14-15 estuvieron por debajo. La variable PESO SEMILLAS, solo se registró en la localidad de Balcarce, mientras que RAUDPC y PESO TOTAL cuentan con datos provenientes de ambas localidades. Por otro lado, para el caso de AUDPC, solo una combinación Año x Localidad no superó el valor de la media general de la variable. Para el caso de PESO TOTAL, los rendimientos obtenidos en Tafí del Valle no superan la media general en ningún año, y para PESO SEMILLAS las temporadas 12-13 y 13-14 fueron superiores a la media general, mientras que la temporada 14-15 fue muy inferior.





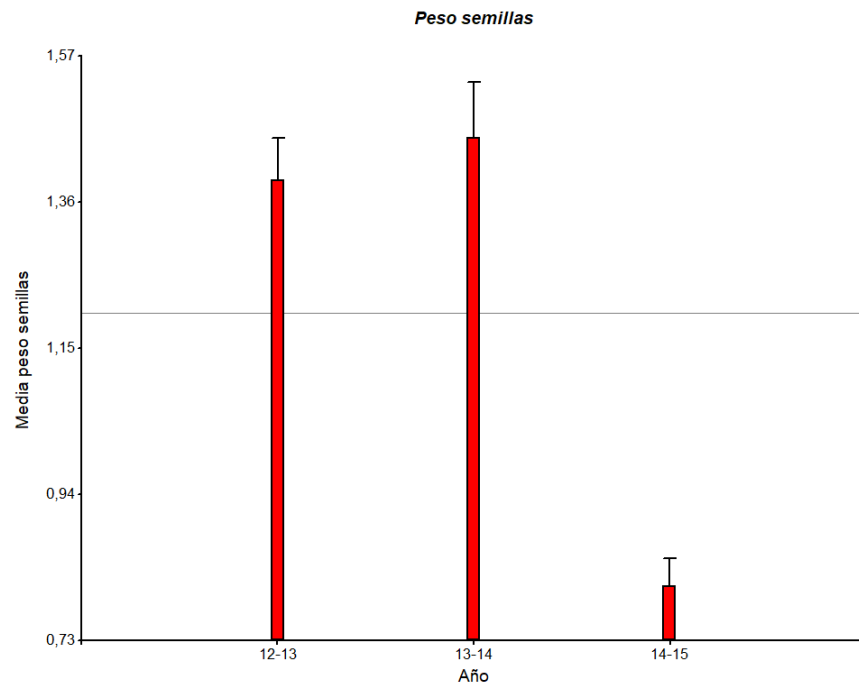


Figura 3. Medias de las variables medidas por año y localidad en relación a la media general de cada variable: a) AUDPC, b) RAUDPC, c) PESO TOTAL y d) PESO SEMILLAS. La línea horizontal paralela al eje x, representa el valor de la media general de la variable.

Debido a que no se pudo registrar información de todos los genotipos en ambas localidades, se procedió al análisis de los datos de cada localidad en forma separada. De esta forma, dado el desbalance presente en los datos, no se pudo estimar la interacción genotipo x localidad (IGL). Por otro lado, las dos localidades analizadas poseen características agroclimáticas muy dispares por lo que el análisis conjunto de la información sin la estimación de la IGL habría arrojado medias poco representativas del comportamiento de cada genotipo en cada ambiente. Los valores de las medias ajustadas para cada variable se presentan en la Tabla 3. Se puede observar que hubo diferencias significativas entre las mismas ($p < 0,05$) para cada genotipo según el test DGC (Di Rienzo *et al.*, 2016). El promedio de las medias ajustadas para la variable RAUDPC fue de 0,332 para la localidad de Balcarce con un rango de 0,08 a 0,75, y de 0,474 para la localidad de Tafí del Valle, con un rango de 0,0006 a 0,94. La media para la variable PESO TOTAL en Balcarce fue de 2,63 kg (-0,82-7,1) y de 1,05 kg (-0,12-3,02) para Tafí del Valle. La variable PESO SEMILLAS tuvo una media de 1,16 (-0,06-3,02) en Balcarce, mientras que en Tafí del Valle no fue documentada. En la Figura 4, se pueden observar los histogramas de frecuencias relativas para cada variable fenotípica medida, los cuales se construyeron tomando los datos de todas las

campañas y ambas localidades. En ellos se encuentran posicionados los testigos en correspondencia con su comportamiento para cada variable. Se puede observar que, si bien los testigos utilizados poseen diferentes comportamientos para las variables medidas, los valores obtenidos de cada uno de ellos nunca fueron extremos. A fines ilustrativos, se seleccionaron 8 genotipos para Balcarce y 9 genotipos para Tafí del Valle que tuvieron buen comportamiento para las variables medidas. Se calcularon los cuartiles para cada variable en cada localidad. Para Balcarce, se seleccionaron los genotipos que presentaran a) valores de RAUDPC menores al primer cuartil, b) valores de PESO TOTAL mayores al tercer cuartil y c) valores de PESO SEMILLAS menores al primer cuartil. Para el caso de Tafí del Valle, se seleccionaron los genotipos que presentaran a) valores de RAUDPC menores al primer cuartil y b) valores de PESO TOTAL mayores al tercer cuartil.

La correlación entre las variables RAUDPC y PESO TOTAL fue negativa (Balcarce: -0,10, $p < 0,0105$; Tafí del Valle: -0,22, $p < 0,0001$), mientras que la correlación entre RAUDPC y PESO SEMILLAS fue positiva (0,20, $p < 0,0001$). La correlación entre las dos variables referidas a rendimiento fue de 0,26 ($p < 0,0001$).

Tabla 3. Valores de las medias ajustadas de cada variable medida para cada genotipo y asignación de los genotipos en grupos según el paquete *mclust*, para la localidad de (a) Balcarce y (b) Tafí del Valle.

Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). Los genotipos seleccionados, se encuentran en color amarillo. E.E = Error estándar.

(a)

Genotipo	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		PESO "SEMILLA"	E.E		Grupo	N° Campañas
86060	0,2	0,07	B	5,92	2,85	A	2,07	0,48	A	1	2
987174	0,39	0,07	B	-0,82	0,75	B	0,27	0,48	B	1	2
304013.11	0,17	0,09	B	0,91	0,78	A	NA	NA			2
304013.18	0,23	0,07	B	2,47	1,08	A	0,48	0,43	B	2	3
304056.4	0,27	0,09	B	2,21	1,22	A	0,23	0,52	B	1	2
304072.6LB	0,24	0,07	B	3,52	1,35	A	0,69	0,43	B	1	3
304079.9	0,23	0,07	B	2,19	1,01	A	0,64	0,43	B	2	3
304081.2	0,29	0,07	B	3,38	1,31	A	2,81	0,43	A	1	3
304085.1	0,21	0,07	B	1,5	0,8	A	1,27	0,43	B	2	3
304092.1	0,36	0,07	B	1,85	0,91	A	0,72	0,43	B	2	3
304141.4	0,3	0,07	B	6,42	1,96	A	0,53	0,43	B	1	3
304146.1	0,28	0,07	B	3,25	1,28	A	1,44	0,43	B	1	3
304149.15	0,27	0,09	B	-0,61	0,86	B	0,46	0,52	B	1	2
304150.11	0,24	0,07	B	2,56	1,11	A	0,44	0,43	B	1	3
304150.2	0,23	0,07	B	4,08	1,48	A	1,76	0,43	A	1	3
304150.8LB	0,14	0,08	B	7,1	2,33	A	1,24	0,52	B	1	2

Genotipo	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		PESO "SEMILLA"	E.E		Grupo	N° Campañas
304152.5	0,27	0,07	B	3,99	1,46	A	1,9	0,43	A	1	3
374080.5	0,3	0,07	B	3,06	1,67	A	0,76	0,48	B	1	2
380389.1	0,27	0,07	B	2,4	1,36	A	0,92	0,48	B	2	2
388615.22	0,24	0,07	B	4,72	1,82	A	1,37	0,43	B	1	3
388790.24	0,16	0,07	B	3,17	1,72	A	1,45	0,48	B	1	2
390478.9 (Tacna)	0,75	0,08	A	1,69	0,88	A	0,94	0,52	B	2	2
391533.1	0,08	0,08	B	2,76	1,23	A	0,61	0,52	B	2	2
392141.5	0,17	0,07	B	4,46	2,28	A	0,9	0,43	B	1	3
392785.24	0,23	0,07	B	4,47	1,77	A	0,55	0,43	B	1	3
393072.22	0,13	0,07	B	2,4	1,06	A	0,87	0,43	B	2	3
393073.18	0,17	0,07	B	2	0,95	A	0,77	0,43	B	2	3
393073.26	0,14	0,07	B	4,05	1,47	A	0,52	0,66	B	1	3
393073.8	0,21	0,07	B	5,57	1,8	A	1,01	0,43	B	1	3
393075.15	0,2	0,08	B	3,42	1,43	A	1,05	0,52	B	1	2
393371.35	0,19	0,07	B	3,99	1,46	A	1,24	0,43	B	1	3
393371.37	0,18	0,07	B	3,51	1,35	A	1	0,43	B	1	3
393536.13	0,24	0,07	B	5,59	1,8	A	0,73	0,43	B	1	3
393595.1	0,43	0,07	B	4,31	1,53	A	1,39	0,52	B	1	3
395192.1	0,39	0,07	B	3,41	1,83	A	1,22	0,43	B	1	3
395195.7	0,35	0,07	B	6,18	1,92	A	2,51	0,43	A	1	3
396004.225	0,35	0,08	B	4,45	1,71	A	0,89	0,52	B	1	2
396026.101	0,39	0,07	B	3,26	1,39	A	1,19	0,52	B	1	3
396033.102	0,32	0,07	B	4,57	1,59	A	0,79	0,43	B	1	3
396037.215	0,44	0,07	B	3,14	1,26	A	1,39	0,43	B	1	3
397077.16	0,44	0,07	B	4,83	1,64	A	1,15	0,43	B	1	3
399001.16	0,17	0,08	B	4,43	1,71	A	1,6	0,76	A	1	2
399049.14	0,17	0,08	B	3,44	1,43	A	0,94	0,52	B	1	2
399075.26	0,24	0,07	B	6,76	2,03	A	1,65	0,43	A	1	3
399079.28	0,39	0,07	B	2,23	1,02	A	1,13	0,43	B	2	3
399083.4	0,35	0,08	B	3,48	1,45	A	1,12	0,52	B	1	2
800959 (Granola)	0,62	0,09	B	1,78	1,09	A	0,35	0,76	B	2	2
Achat	0,4	0,07	B	0,49	1,48	A	0,77	0,48	B	2	2
Achirana	0,41	0,07	B	2,87	1,19	A	0,71	0,43	B	2	3
Agata	0,49	0,07	B	2,7	1,14	A	2,19	0,43	A	1	3
Alpha	0,28	0,07	B	1,3	0,74	A	0,89	0,43	B	2	3
Americana	0,35	0,07	B	1,58	0,94	A	1,03	0,48	B	2	2
Ana	0,24	0,07	B	3,1	1,25	A	2,37	0,43	A	1	3
Araucana	0,34	0,07	B	2,87	1,19	A	1,55	0,43	A	1	3
Arazati	0,26	0,07	B	2,46	1,08	A	0,48	0,43	B	2	3
Asterix	0,26	0,04	B	4,06	0,82	A	2,6	0,23	A	1	3
Atlantic	0,46	0,07	B	2,36	1,05	A	0,71	0,43	B	2	3
B 00.607.1	0,56	0,07	B	2,66	1,13	A	0,98	0,43	B	2	3
B 01.504.2	0,59	0,07	B	1,82	0,9	A	1,13	0,43	B	2	3

Genotipo	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		PESO "SEMILLA"	E.E		Grupo	N° Campañas
B 01.505.2	0,4	0,07	B	1,67	0,85	A	2,14	0,43	A	1	3
B 01.559.2	0,48	0,07	B	2,51	1,09	A	0,33	0,43	B	2	3
B 02.543.1	0,32	0,07	B	2,94	1,2	A	1,15	0,43	B	1	3
B 03.04.505.1	0,32	0,07	B	2,32	1,04	A	1,37	0,43	B	1	3
B 03.04.525.1	0,28	0,07	B	0,81	0,62	A	0,17	0,66	B	1	2
B 03.04.573.1	0,35	0,07	B	3,38	1,32	A	0,99	0,43	B	1	3
B 03.04.573.3	0,37	0,07	B	2,1	0,98	A	1,44	0,43	B	1	3
B 03.534.3	0,21	0,07	B	1,84	1,08	A	1,24	0,48	B	2	2
B 03.559.1	0,4	0,07	B	1,95	0,94	A	1,14	0,43	B	2	3
B 03.574.1	0,3	0,09	B	1,66	1,05	A	1,1	0,52	B	2	2
B 03.574.2	0,41	0,08	B	1,22	0,73	A	0,99	0,52	B	2	2
B 03.575.4	0,47	0,07	B	1,51	0,81	A	1,52	0,43	A	1	3
B 03.578.1	0,4	0,07	B	1,36	0,76	A	2,75	0,43	A	1	3
B 03.602.4	0,36	0,07	B	0,86	1,68	A	1,35	0,43	B	1	3
B 03.636.30 TT	0,28	0,07	B	1,56	0,93	A	0,64	0,43	B	2	3
B 05.513.2	0,17	0,08	B	3,29	1,39	A	0,06	0,76	B	1	2
B 06.07.640.2	0,23	0,08	B	2,44	1,13	A	NA	NA			2
B 06.07.683.2	0,18	0,08	B	4,04	1,6	A	0,5	0,52	B	1	2
B 06.559.1	0,21	0,08	B	4,56	1,74	A	1,23	0,76	B	1	2
B 06.665.1	0,38	0,07	B	1,17	0,71	A	1,9	0,43	A	1	3
B 06.714.3	0,26	0,09	B	1,78	1,09	A	0,3	0,52	B	2	2
B 07.516.1	0,37	0,07	B	2,11	0,98	A	1,15	0,43	B	2	3
B 07.537.4	0,44	0,07	B	1,42	0,78	A	1,83	0,43	A	1	3
B 07.577.3	0,49	0,07	B	2,15	0,99	A	1,29	0,43	B	2	3
B 07.591.2	0,25	0,08	B	3,67	1,5	A	3,02	0,76	A	1	2
B 07.616.2	0,45	0,07	B	4,1	1,48	A	1	0,43	B	1	2
B 78.502.5	0,32	0,07	B	4,23	1,51	A	1,43	0,52	B	1	3
B 79.526.2	0,33	0,09	B	2,04	1,28	A	1,04	0,76	B	2	2
B 79.571.1	0,16	0,07	B	2,27	1,03	A	0,54	0,43	B	2	3
B 84.617.4LR	0,47	0,09	B	1,77	1,09	A	1,11	0,52	B	2	2
B 85.523.11	0,46	0,07	B	2,48	1,08	A	1,1	0,43	B	2	3
B 85.616.3	0,31	0,07	B	2,87	1,27	A	1,38	0,52	B	1	3
B 86.511.2LR	0,35	0,07	B	2,12	0,99	A	2	0,43	A	1	3
B 86.525.1	0,61	0,07	B	2,12	0,98	A	1,41	0,43	B	2	3
B 86.604.2LR	0,32	0,07	B	2,38	1,06	A	1,78	0,43	A	1	3
B 87.605.2	0,5	0,07	B	1,52	0,81	A	2,21	0,43	A	1	3
B 87.621.7	0,64	0,07	B	4,75	1,63	A	1,94	0,43	A	1	3
B 87.823.1	0,29	0,07	B	2,88	1,19	A	0,35	0,43	B	1	3
B 88.959.4	0,47	0,07	B	3,43	1,33	A	1,55	0,43	A	1	3
B 89.99.508.1	0,35	0,07	B	2,33	1,32	A	1,01	0,48	B	2	2
B 90.557.2	0,38	0,07	B	4,1	2,12	A	1,7	0,43	A	1	3
B 90.610.4	0,33	0,07	B	2,16	1,24	A	0,72	0,48	B	2	2
B 90.619.3	0,26	0,07	B	3,3	1,29	A	1,62	0,43	A	1	3

Genotipo	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		PESO "SEMILLA"	E.E		Grupo	N° Campañas
B 90.827.1	0,59	0,08	B	2,26	1,08	A	0,99	0,52	B	2	2
B 91.1042.2	0,54	0,07	B	4,12	1,49	A	1,31	0,43	B	1	3
B 91.717.4	0,2	0,07	B	2,23	1,27	A	0,47	0,48	B	2	2
B 91.880.3	0,36	0,07	B	0,52	1,5	A	1,72	0,48	A	1	2
B 91.899.6	0,5	0,07	B	3,19	1,27	A	1,16	0,43	B	2	3
B 91.915.1	0,41	0,07	B	2,36	1,34	A	0,97	0,48	B	2	2
B 92.10.1	0,44	0,07	B	3,95	1,45	A	2,21	0,43	A	1	3
B 92.660.5	0,32	0,07	B	3,63	1,37	A	2,13	0,43	A	1	3
B 92.678.4	0,56	0,08	B	2,54	1,16	A	1,16	0,52	B	2	2
B 92.868.1	0,19	0,07	B	1,29	0,74	A	0,8	0,43	B	2	3
B 93.1104.4LR	0,34	0,08	B	2,71	1,22	A	0,44	0,76	B	2	2
B 93.1116.3	0,33	0,07	B	2,66	1,13	A	1,05	0,43	B	2	3
B 97.523.4	0,24	0,07	B	3,37	1,31	A	1,45	0,43	B	1	3
B 98.99.508.1	0,1	0,08	B	2,16	1,04	A	0,47	0,52	B	2	2
Bannock_russet	0,27	0,08	B	1,63	0,86	A	0,53	0,52	B	2	2
Baronesa	0,44	0,07	B	1,29	0,74	A	2,47	0,43	A	1	3
BGRC 41479/1 (P1)	0,16	0,08	B	2,15	1,04	A	0,87	0,52	B	2	2
Bintje	0,4	0,04	B	1,17	0,61	A	1,84	0,23	A	1	3
Blanca dulce	0,35	0,08	B	0,71	0,6	A	0,26	0,52	B	1	2
Bonaerense La Ballenera	0,32	0,08	B	1,83	0,93	A	1,12	0,52	B	2	2
BT 84.527.48	0,33	0,07	B	0,9	0,64	A	0,76	0,48	B	2	2
BT 84.529.5	0,12	0,07	B	1,65	0,85	A	1,96	0,43	A	1	3
BT 84.530.28	0,18	0,07	B	0,88	0,64	A	0,81	0,48	B	2	2
BT 85.520.117	0,34	0,08	B	0,79	0,62	A	0,36	0,52	B	2	2
Calen INTA	0,28	0,08	B	0,81	0,62	A	1,73	0,76	A	1	2
Chacay INTA	0,22	0,07	B	0,76	0,61	A	1,39	0,48	B	1	2
Chieftain	0,49	0,08	B	0,88	0,63	A	0,81	0,52	B	2	2
Desiree	0,36	0,07	B	1,1	0,69	A	0,97	0,43	B	2	3
E 86.011	0,33	0,07	B	0,9	0,64	A	1,28	0,48	B	1	2
FL 1867	0,43	0,08	B	0,69	0,6	A	0,97	0,52	B	2	2
FL 1879	0,44	0,07	B	0,84	0,63	A	1,46	0,43	B	1	3
Fontane	0,36	0,07	B	0,88	0,64	A	0,95	0,48	B	2	2
Frital INTA	0,31	0,04	B	0,98	0,61	A	1,41	0,24	B	1	3
Huinkul MAG	0,37	0,07	B	2,26	1,02	A	1,21	0,43	B	2	3
Innovator	0,53	0,04	B	2,28	0,68	A	0,74	0,23	B	2	3
Ipora	0,23	0,07	B	1,16	0,7	A	1,21	0,43	B	2	3
Kantara	0,34	0,07	B	6,81	3,19	A	1,73	0,48	A	1	2
Kardal	0,46	0,07	B	2,72	1,51	A	0,84	0,66	B	2	2
Karnico	0,27	0,07	B	3,4	1,82	A	0,75	0,48	B	1	2
Karu	0,36	0,07	B	3,94	1,45	A	1,67	0,43	A	1	3
Kelune	0,4	0,08	B	6,24	2,14	A	1,44	0,52	B	1	2
Kennebec	0,34	0,04	B	3,54	0,74	A	0,67	0,24	B	1	3
La Florida	0,35	0,07	B	3,27	1,29	A	1,29	0,43	B	1	3

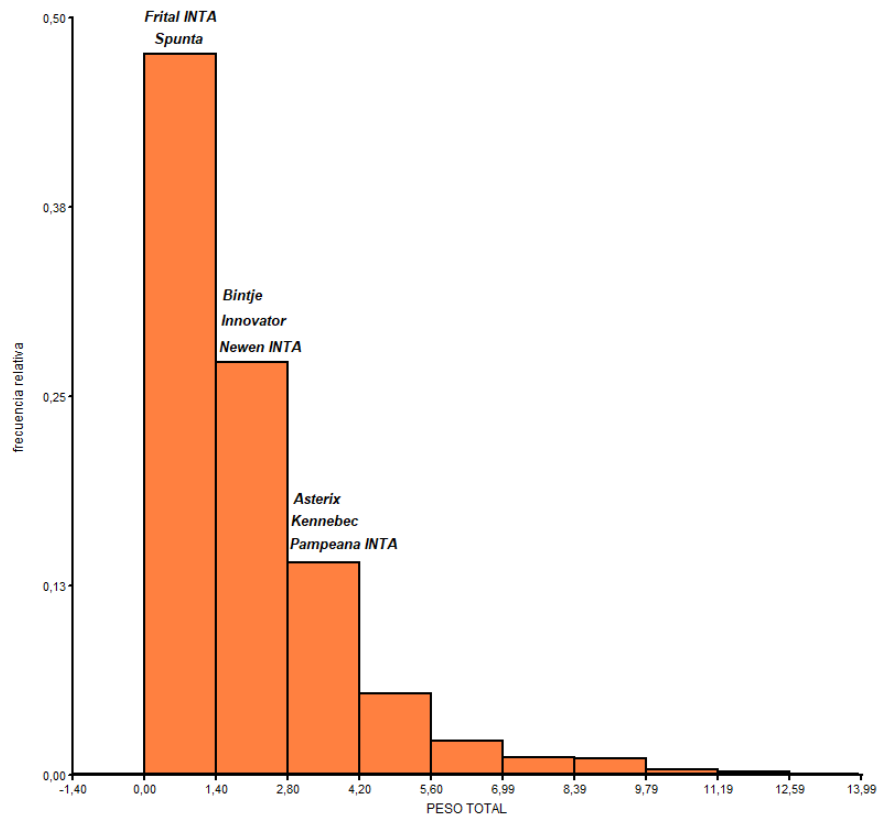
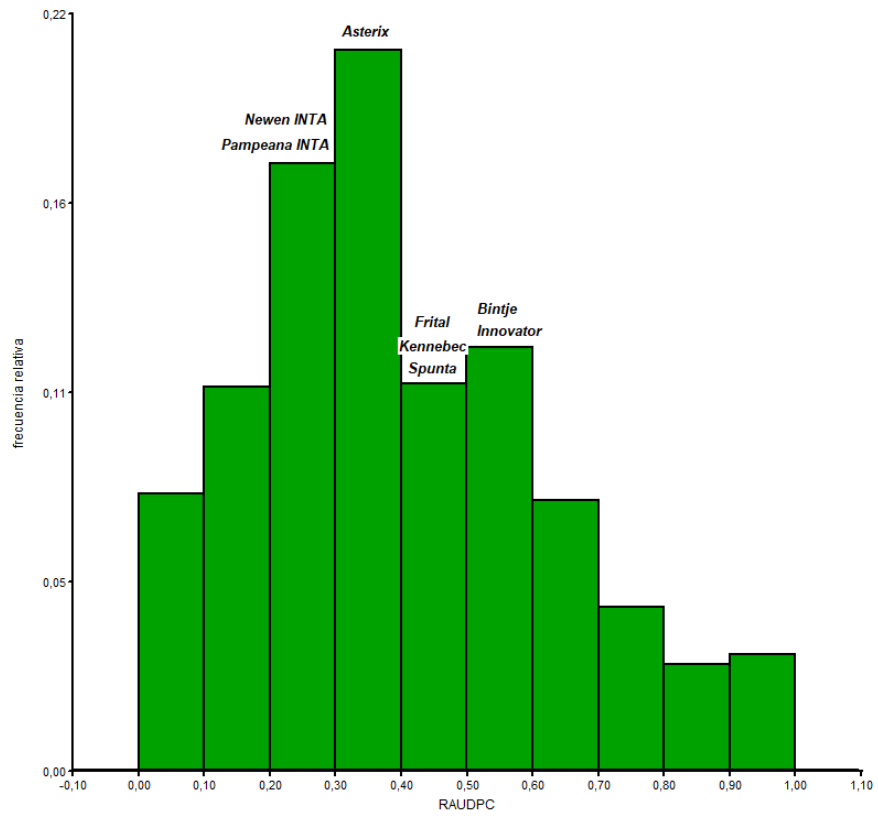
Genotipo	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		PESO "SEMILLA"	E.E		Grupo	N° Campañas
M roja	0,53	0,07	B	1,52	0,81	A	1,15	0,43	B	2	3
Monalisa	0,34	0,07	B	3,83	1,42	A	2,08	0,43	A	1	3
Newen INTA	0,27	0,04	B	2,92	0,72	A	0,87	0,23	B	1	3
Nicola	0,39	0,09	B	2,73	1,36	A	2,2	0,52	A	1	2
OCL 7383.7	0,16	0,08	B	4,4	1,7	A	-0,17	0,76	B	1	2
OKA 5632.11	0,15	0,08	B	2,46	1,14	A	NA	NA			2
Pampeana INTA	0,29	0,04	B	3,55	0,75	A	1,32	0,23	B	1	3
Pehuente	0,32	0,08	B	5,79	2,04	A	1,37	0,52	B	1	2
Pentland crown	0,23	0,07	B	4,06	2,11	A	0,24	0,66	B	1	2
Pintada	0,32	0,08	B	3,67	1,5	A	NA	NA			2
PO 97.11.10	0,48	0,07	B	4,62	1,6	A	2,13	0,43	A	1	3
PO 97.11.9	0,23	0,08	B	3,8	1,54	A	0,4	0,52	B	1	2
PO 99.26.1	0,42	0,07	B	4,18	1,5	A	2,86	0,43	A	1	3
Primicia	0,52	0,08	B	0,86	0,63	A	0,74	0,76	B	2	2
Pukara	0,42	0,09	B	2,38	1,27	A	2,18	0,52	A	1	2
Puren	0,37	0,07	B	1,28	0,74	A	0,35	0,43	B	2	3
Purple Majesty	0,47	0,07	B	1,83	0,9	A	2,38	0,52	A	1	3
Ramos	0,32	0,07	B	2,27	1,03	A	2,19	0,43	A	1	3
Ranger Russet	0,51	0,07	B	1,38	0,77	A	1,26	0,43	B	2	3
Rosada	0,11	0,08	B	1,88	0,95	A	0,51	0,52	B	2	2
Russet Burbank	0,29	0,07	B	1,1	0,72	A	-0,06	0,66	B	1	2
RZ 90.44.3	0,41	0,08	B	2,23	1,06	A	0,94	0,52	B	2	2
Serrana INTA	0,28	0,07	B	1,2	0,72	A	1,05	0,43	B	2	3
Shepody	0,35	0,07	B	1,46	0,79	A	0,35	0,52	B	2	3
Sierra Volcan	0,16	0,09	B	2	1,16	A	0,35	0,52	B	2	2
Snowden	0,3	0,07	B	2,45	1,08	A	1,09	0,43	B	2	3
Spunta	0,33	0,04	B	1,67	0,64	A	0,82	0,23	B	2	3
Tafinista	0,28	0,07	B	1,21	0,77	A	1,26	0,48	B	1	2
Tuni Blanca 105	0,34	0,08	B	1,09	0,69	A	-0,04	0,76	B	1	2
Umatilla Russet	0,41	0,08	B	1,42	0,79	A	1,07	0,52	B	2	2
Unknown	0,32	0,08	B	1,92	0,96	A	1,02	0,52	B	2	2
Yagana	0,43	0,07	B	0,79	0,61	A	2,84	0,43	A	1	3
Yaguari	0,43	0,07	B	2,02	0,96	A	1,26	0,43	B	2	3
YY 10	0,4	0,07	B	0,93	0,65	A	0,5	0,43	B	2	3

b)

GENOTIPO	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		Grupo	N° Campañas
388615.22	0,6	0,11	A	1,33	0,46	B	1	3
390478.9.(Tacna)	0,41	0,11	A	1,7	0,51	B	1	3
391533.1	0,13	0,11	B	0,55	0,37	B	2	3
393075.15	0,36	0,11	A	2,16	0,56	B	1	3
393536.13	0,23	0,11	A	0,97	0,42	B	2	3
393595.1	0,39	0,11	A	1,24	0,45	B	1	3
395192.1	0,41	0,11	A	0,62	0,38	B	2	3
395195.7	0,34	0,14	A	1,54	0,52	B	1	2
396.004.225	0,01	0,11	B	1,03	0,43	B	2	3
396.026.101	0,03	0,11	B	1,02	0,43	B	2	3
396.031.108	6,40E-04	0,18	B	3,02	0,69	A	1	3
396.033.102	0,11	0,14	B	0,7	0,45	B	2	3
396.037.215	0,03	0,11	B	0,97	0,42	B	2	3
397077.16	0,25	0,11	A	1,98	0,54	B	1	3
399001.16	0,01	0,11	B	0,25	0,35	B	2	3
399049.14	0,03	0,11	B	1,55	0,49	B	2	3
399053.15	0,02	0,11	B	0,72	0,39	B	2	3
399075.26	0,01	0,11	B	1,05	0,43	B	2	3
399079.28	0,21	0,11	A	0,46	0,37	B	2	3
800959 (Granola)	0,43	0,11	A	1,48	0,48	B	1	3
Achirana	0,65	0,11	A	1,92	0,53	B	1	3
Agata	0,61	0,11	A	0,31	0,35	B	1	3
Alpha	0,45	0,11	A	0,89	0,41	B	1	3
Ana	0,32	0,11	A	1,46	0,48	B	1	3
Araucana	0,79	0,11	A	1,07	0,43	B	1	3
Asterix	0,52	0,07	A	1,71	0,32	B	1	3
Atlantic	0,76	0,14	A	1,34	0,5	B	1	3
Azul	0,26	0,11	A	0,36	0,36	B	2	3
B 00.607.1	0,42	0,11	A	0,66	0,39	B	2	3
B 01.504.2	0,66	0,11	A	0,5	0,37	B	1	3
B 01.505.2	0,5	0,11	A	1,3	0,46	B	1	3
B 02.543.1	0,54	0,11	A	1,23	0,45	B	1	3
B 03.559.1	0,64	0,11	A	0,38	0,36	B	1	3
B 03.574.1	0,94	0,14	A	-0,12	0,38	B	1	2
B 03.575.4	0,35	0,11	A	1,13	0,44	B	1	3
B 03.578.1	0,35	0,11	A	0,78	0,4	B	2	3
B 03.602.4	0,64	0,11	A	0,37	0,36	B	1	3
B 07.515.3	0,32	0,14	A	0,4	0,42	B	2	2
B 78.502.5	0,45	0,14	A	0,14	0,4	B	2	2
B 79.526.2	0,24	0,11	A	2,36	0,59	B	1	3
B 79.571.1	0,47	0,11	A	1,57	0,49	B	1	3

GENOTIPO	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		Grupo	N° Campañas
B 84.617.4LR	0,42	0,11	A	1,08	0,43	B	1	3
B 85.523.11	0,89	0,11	A	0,57	0,38	B	1	3
B 85.616.3	0,32	0,11	A	1,37	0,47	B	1	3
B 86.525.1	0,83	0,14	A	1,15	0,49	B	1	2
B 86.604.2LR	0,61	0,11	A	1,04	0,43	B	1	3
B 87.605.2	0,67	0,11	A	1,36	0,47	B	1	3
B 87.621.7	0,57	0,11	A	1,48	0,48	B	1	3
B 88.959.4	0,79	0,11	A	0,49	0,37	B	1	3
B 90.557.2	0,42	0,11	A	1,72	0,51	B	1	3
B 90.619.3	0,74	0,11	A	0,31	0,35	B	1	3
B 90.827.1	0,71	0,14	A	0,36	0,42	B	1	2
B 91.1042.2	0,47	0,11	A	0,72	0,39	B	1	3
B 91.899.6	0,56	0,11	A	0,84	0,41	B	1	3
B 92.10.1	0,63	0,11	A	0,33	0,35	B	1	3
B 92.660.5	0,45	0,11	A	0,97	0,42	B	1	3
B 92.678.4	0,55	0,11	A	0,96	0,42	B	1	3
B 92.868.1	0,27	0,11	A	0,31	0,35	B	2	3
B 93.1116.3	0,54	0,11	A	1,55	0,49	B	1	3
B 97.523.4	0,12	0,11	B	0,95	0,42	B	2	3
B 98.99.508.1	0,13	0,11	B	1,67	0,5	B	2	3
Baronesa	0,74	0,11	A	0,58	0,38	B	1	3
Bintje	0,83	0,07	A	0,7	0,29	B	1	3
Bonaerense La Ballenera	0,41	0,11	A	1,1	0,43	B	1	3
BT 84.529.5	0,02	0,11	B	1,71	0,51	B	2	3
BT 85.520.117	0,45	0,11	A	1,82	0,52	B	1	3
Calen INTA	0,38	0,14	A	1,57	0,53	B	1	2
Chieftain	0,82	0,11	A	0,89	0,41	B	1	3
Coloradita	0,41	0,11	A	0,78	0,4	B	2	3
Desiree	0,41	0,11	A	0,95	0,42	B	1	3
FL 1867	0,71	0,11	A	0,63	0,38	B	1	3
FL 1879	0,75	0,11	A	0,44	0,36	B	1	3
Frital INTA	0,6	0,07	A	0,75	0,29	B	1	3
Gem Russet	0,38	0,11	A	1,03	0,43	B	1	3
Huinkul	0,49	0,11	A	1,68	0,5	B	1	3
Innovator	0,63	0,07	A	1,07	0,3	B	1	3
Ipora	0,63	0,11	A	1	0,42	B	1	3
Karu	0,42	0,11	A	1,32	0,46	B	1	3
Kelune	0,55	0,11	A	0,75	0,4	B	1	3
Kennebec	0,66	0,07	A	1,37	0,31	B	1	3
La Florida	0,71	0,11	A	1,02	0,43	B	1	3
M roja	0,81	0,11	A	0,39	0,36	B	1	3
Monalisa	0,6	0,11	A	1,12	0,44	B	1	3
Newen INTA	0,36	0,07	A	1,13	0,3	B	1	3

GENOTIPO	RAUDPC	E.E		PESO TOTAL	E.E		Grupo	N° Campañas
Nicola	0,48	0,11	A	1,35	0,46	B	1	3
Pampeana INTA	0,3	0,07	A	1,35	0,31	B	1	3
Pehuenche	0,39	0,11	A	2,19	0,57	B	1	3
Pera o Señorita	0,25	0,11	A	0,51	0,37	B	2	3
PO 97.11.10	0,81	0,11	A	0,48	0,37	B	1	3
PO 99.26.1	0,83	0,11	A	0,67	0,39	B	1	3
Primicia	0,51	0,11	A	1,21	0,45	B	1	3
Pukara	0,56	0,11	A	1,64	0,5	B	1	3
Puren	0,41	0,11	A	0,77	0,4	B	2	3
Purple Majesty	0,65	0,11	A	0,65	0,38	B	1	3
Ramos	0,84	0,11	A	0,42	0,36	B	1	3
Ranger Russet	0,66	0,11	A	1,23	0,45	B	1	3
Rosada	0,46	0,11	A	1,15	0,44	B	1	3
RZ 90.44.3	0,75	0,11	A	0,65	0,38	B	1	3
Santa Maria	0,52	0,11	A	0,33	0,35	B	2	3
Serrana INTA	0,37	0,11	A	1,24	0,45	B	1	3
Shepody	0,61	0,11	A	0,77	0,4	B	1	3
Sierra Volcan	0,49	0,11	A	0,92	0,41	B	1	3
Spunta	0,67	0,07	A	1,04	0,3	B	1	3
Umatilla Russet	0,63	0,11	A	1,85	0,52	B	1	3
Yagana	0,45	0,11	A	2,9	0,65	A	1	3
Yaguari	0,63	0,11	A	0,46	0,36	B	1	3



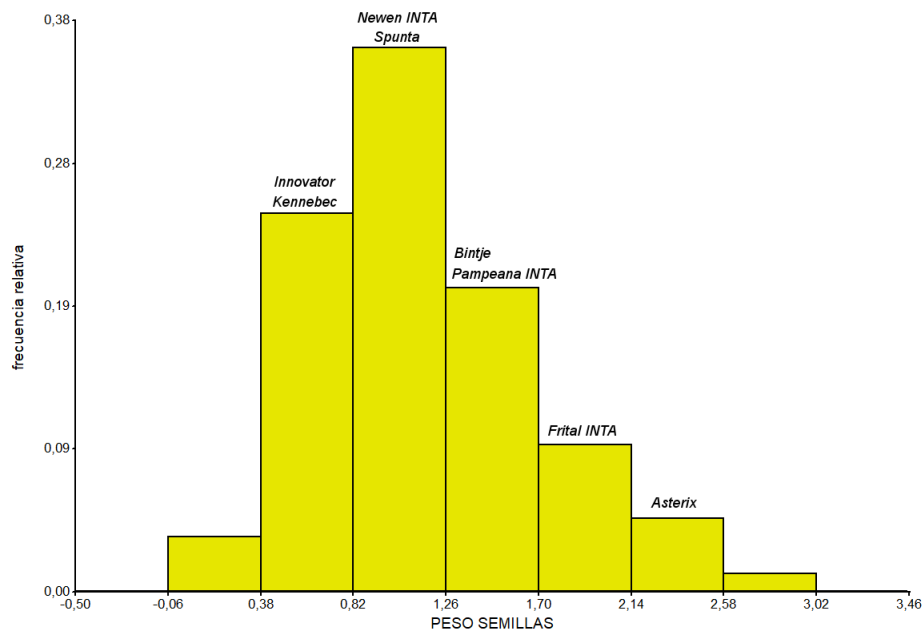


Figura 4. Histogramas de frecuencias relativas para las medias ajustadas de cada variable fenotípica.

3. Análisis de componentes principales y de agrupamiento

Para la localidad de Balcarce, el primer componente principal (CP 1) explicó el 47,3% de la variabilidad, mientras que el componente principal 2 (CP2) explicó un 38,9% de la misma. La variable RAUDPC se encuentra correlacionada positivamente con el CP 2 (0,92), PESO TOTAL se correlaciona de forma positiva con el CP 1 (0,76) y de forma negativa con el CP 2 (-0,52). Por otro lado, PESO SEMILLAS se correlaciona positivamente con el CP 1 (0,89). En la Figura 5 a, se puede observar que el CP 2 separa los genotipos que tuvieron mayores valores de RAUDPC de aquellos cuyos valores para dicha variable fueron menores y genotipos con valores altos de PESO TOTAL de aquellos con valores más bajos. Mientras que el CP 1 separa genotipos con altos valores de PESO SEMILLAS de aquellos con valores pequeños. De acuerdo a esto, los genotipos con mejores valores de RAUDPC y PESO TOTAL podrían encontrarse en el cuadrante inferior derecho. Para la localidad de Tafí del Valle, la variable RAUDPC se encuentra correlacionada negativamente con el CP 1 y de forma positiva con el CP 2. Mientras de PESO TOTAL se encuentra correlacionada de forma positiva con ambos CP. El CP 1 separa genotipos con distintos valores de RAUDPC y PESO TOTAL.

El análisis de agrupamiento realizado con el paquete estadístico *mclust*, dividió a los genotipos en dos grupos según las variables medidas. Para la localidad de Balcarce, el modelo seleccionado fue VVE (elipsoidal, igual orientación), mientras que para Tafí del Valle fue el modelo seleccionado fue EVE (elipsoidal con igual volumen y orientación), en ambos casos por tener el menor valor de BIC. La asignación de los genotipos a los grupos, se muestra en la Tabla 2. En la Tabla 4, se pueden observar los valores de las medias y desvíos estándar para los grupos detectados en cada localidad para cada variable. Para Balcarce, las medias de RAUDPC son similares en ambos grupos, mientras que para PESO TOTAL la media del grupo 1 es un poco superior, pero su desvío estándar es mayor al del grupo 2. En cuanto a PESO SEMILLAS, el grupo 1 también posee mayor media que el grupo 2. En Tafí del Valle, el grupo 1 posee mayor media para ambas variables, en comparación al grupo 2.

Tabla 4, Medias de cada variable fenotípica para los dos grupos identificados por el análisis *mclust*

Localidad	Variable	Grupo	n	Media	Desvío estándar
Balcarce	RAUDPC	1	102	0,317	0,011
		2	73	0,366	0,018
	PESO TOTAL	1	102	3,04	2,6
		2	73	1,95	0,52
	PESO SEMILLAS	1	102	1,329	0,5
		2	73	0,89	0,11
Tafí del Valle	RAUDPC	1	86	0,562	0,032
		2	26	0,279	0,047
	PESO TOTAL	1	86	1,16	0,366
		2	26	0,8	0,155

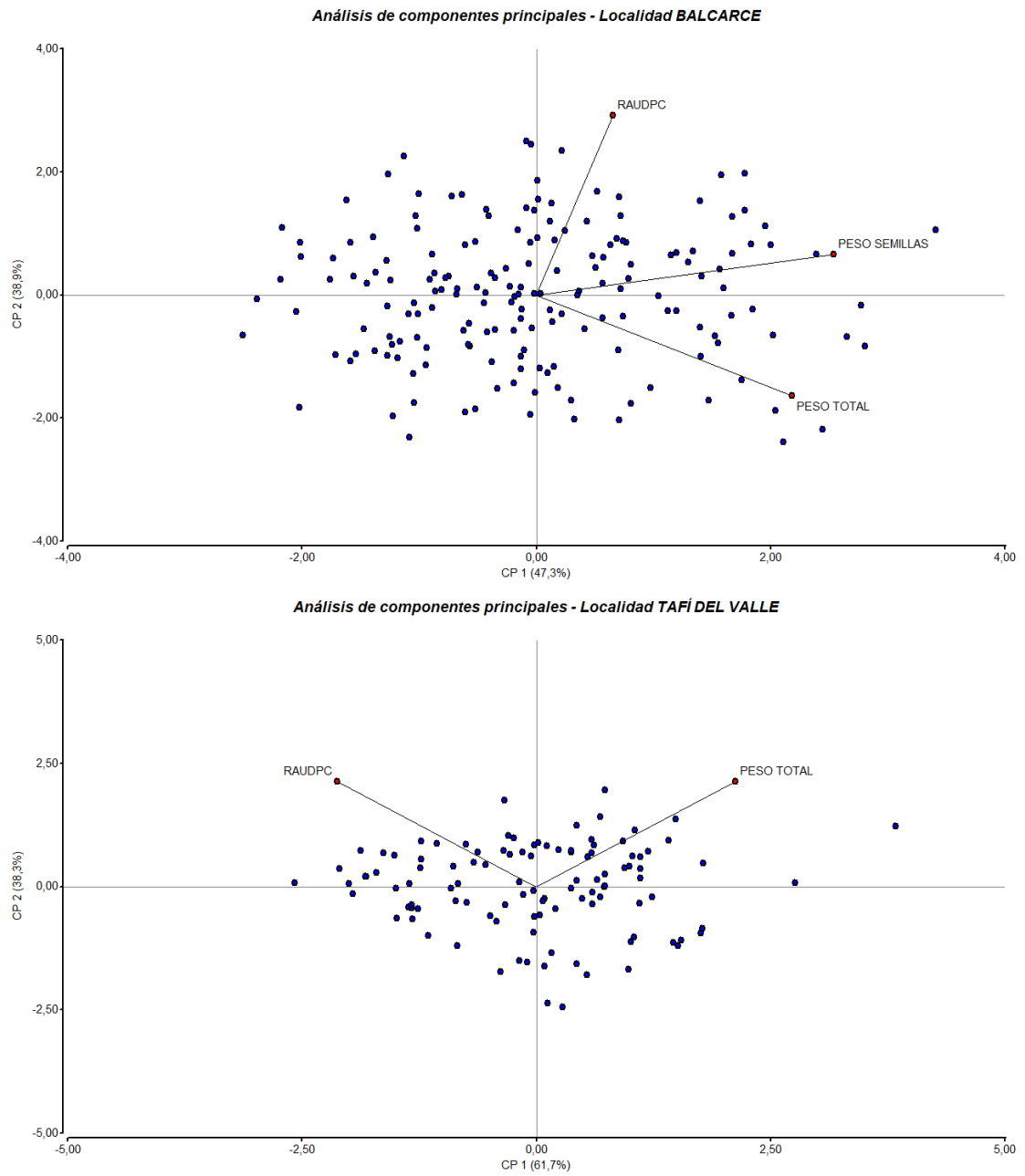


Figura 5. Gráfico resultante del análisis de componentes principales para las tres variables medidas. (a) Balcarce (b) Tafí del Valle
Los puntos azules representan a los genotipos. Los vectores representan a las variables fenotípicas.

4. Estimación de heredabilidad

Las medias poblacionales de heredabilidad estimadas para cada carácter fenotípico evaluado fueron de 20% (PESO TOTAL) y 65% (RAUDPC). El carácter PESO "SEMILLA" presentó un valor intermedio entre ambos (50%). El valor de heredabilidad de esta variable solo corresponde a la localidad de Balcarce. En el caso de las medias por localidad, la variable RAUDPC presentó valores de 50% (Balcarce) y 73% (Tafí del Valle), mientras que para PESO TOTAL los valores fueron de 38% en Balcarce y 6,8% en Tafí del Valle.

DISCUSIÓN

La caracterización fenotípica realizada en este estudio fue llevada a cabo en dos localidades de producción de papa contrastantes por sus condiciones meteorológicas, durante tres años consecutivos en cada una de ellas. La localidad de Tafí del Valle fue elegida debido a que posee menores temperaturas y mayor humedad relativa que Balcarce, las cuales son condiciones predisponentes para que la enfermedad se presente todos los años. Debido a esto, los valores promedio de la variable RAUDPC fueron mayores para todos los años en Tafí del Valle que, en Balcarce.

La enfermedad estuvo presente en todos los años de ambas localidades. Se buscó favorecer el desarrollo de la misma a partir del inóculo natural mediante la utilización de riego por microaspersión. La inoculación asistida en la localidad de Balcarce, buscó asegurar la presencia de la enfermedad en el campo. Según Gopal y Singh (2003), las epidemias naturales de *P. infestans* en el campo pueden ser usadas de forma ventajosa para la selección de genotipos de papa por su resistencia a tizón tardío.

Las condiciones meteorológicas difirieron entre los años en los que fueron conducidos los ensayos, lo cual se vio reflejado en el volumen de precipitaciones presente en cada campaña y en los valores de Humedad Relativa y Temperatura media. Esto permitió que los genotipos estuvieran expuestos a una variedad de condiciones climáticas donde la enfermedad pudo expresarse con mayor o menor intensidad, según el año.

Las variables RAUDPC y PESO TOTAL presentaron correlación negativa significativa, sugiriendo, como era de esperar que, a mayores valores de enfermedad, el rendimiento es menor. RAUDPC y PESO SEMILLAS, se encontraron correlacionadas positivamente, por lo que se podría afirmar que los valores altos de enfermedad en el cultivo afectan el diámetro de los tubérculos, provocando que haya mayor proporción de tubérculos de menor diámetro. Las dos variables referidas a rendimiento también se encontraron correlacionadas de forma positiva, lo que puede reflejar que a medida que aumenta el rendimiento total, también aumenta en proporción el rendimiento de papas pequeñas. De acuerdo a lo antes expuesto, los valores altos de RAUDPC en un cultivo de papa afectaron el llenado de los tubérculos disminuyendo el rendimiento total y el tamaño de los mismos.

Se encontró variabilidad para los tres parámetros fenotípicos evaluados, lo cual se vio reflejado en los valores de las medias ajustadas para cada genotipo en cada localidad. Esto permitió identificar, a modo ilustrativo, algunos genotipos con mejor comportamiento ante la enfermedad, mayores valores de rendimiento total y menores

valores de rendimiento en semilla; los cuales podrían ser de interés como parentales para los programas de mejoramiento genético que buscan buen comportamiento ante tizón tardío. Muchos de estos genotipos son clones que pertenecen al Plan de Mejoramiento genético del Centro Internacional de la Papa (CIP), los cuales pertenecen a poblaciones de selección recurrente con alta resistencia horizontal a tizón tardío (Thiele, 2008).

El análisis de componentes principales dividió a los genotipos con valores altos de RAUDPC de aquellos con valores bajos para la variable, y de igual forma lo realizó para la variable PESO TOTAL, en ambas localidades. De esta manera, se pudo obtener un grupo de genotipos con buen comportamiento para ambas variables. El análisis de *clusters* dividió al panel de genotipos en dos grupos para cada localidad: para Balcarce los dos grupos presentaron similar media para RAUDPC. Sin embargo, para PESO TOTAL el grupo 1 que posee mayor rendimiento que otro, pero mayor dispersión en sus datos. El grupo 2, aunque su promedio es ligeramente menor, posee individuos con valores de rendimiento similares. Esto podría indicar un grupo con mayor tolerancia a la enfermedad. Para Tafí del Valle, el grupo 1 presenta mayor valor de media que el grupo 2 para RAUDPC y, también mayor valor promedio para PESO TOTAL, lo cual podría también indicar la presencia de genotipos con mejor comportamiento ante la presencia del tizón tardío.

La proporción de la varianza fenotípica que se atribuye a los genes (Heredabilidad en sentido amplio) es importante para conocer la estrategia de mejoramiento genético a aplicar para la mejora en los valores de un carácter (Bisognin y Douches 2002). Sin embargo, las heredabilidades nunca son constantes y su interpretación debe ser cuidadosa. Dependen de los genotipos y ambientes que se incluyen y del número de repeticiones. A pesar de esto, las heredabilidades se pueden usar libremente como predictores de la probabilidad de identificar un QTL (D'Hoop 2009). En este sentido, los valores de heredabilidad obtenidos para la variable RAUDPC son medios a altos y coinciden con aquellos obtenidos en otros trabajos que involucran papa tetraploide e infección natural del patógeno (Pajerowska-Mukhtar *et al.*, 2009; Solano *et al.*, 2014; Enciso-Rodriguez *et al.*, 2018). Sin embargo, para la variable PESO TOTAL los valores de heredabilidad resultaron más bajos que los reportados en la bibliografía (Slater *et al.*, 2014).

El valor del presente estudio radica en la población de papa utilizada, la cual cuenta con amplia variabilidad fenotípica para caracteres de interés para programas de mejoramiento genético, como resistencia a tizón tardío y rendimiento. La variabilidad

presente en la población, proviene tanto de los diversos orígenes de los genotipos que los componen, como de las diferentes especies presentes en la misma.

CAPÍTULO 3

MAPEO POR ASOCIACIÓN PARA LA BÚSQUEDA DE RESISTENCIA A *Phytophthora infestans* Mont. De Bary EN PAPA TETRAPLOIDE

INTRODUCCIÓN

Phytophthora infestans Mont. De Bary es el agente causal del tizón tardío en papa (*Solanum. tuberosum*) y otras solanáceas. Es una de las principales enfermedades que afectan el cultivo de papa y en ataques severos puede destruir el cultivo en un corto tiempo. Su control se basa, principalmente, en aplicaciones de fungicidas. Dichas aplicaciones son preventivas y sistémicas y poseen alta frecuencia. Generalmente comienzan cuando se detecta la presencia de inóculo o cuando las condiciones ambientales son favorables para el desarrollo de la enfermedad (Cooke and Lees, 2004). El conocimiento y uso de variedades resistentes a esta enfermedad se ha planteado como alternativa para disminuir las aplicaciones de fungicidas y ser parte del control integrado de la enfermedad. (Gans 2003; Huarte 2002; Micheletto *et al.* 2000). Sin embargo, se conoce que cualquier reducción en el uso de fungicidas requiere un incremento en la eficiencia de la resistencia al tizón tardío.

Según Van der Plank (1963), la resistencia se podría clasificar en monogénica (o vertical) y poligénica (u horizontal). La primera está controlada por pocos genes con grandes efectos, es específica (gen a gen) y se puede distinguir mediante una reacción de hipersensibilidad en el hospedante (reacción necrótica). Este tipo de reacción provoca que un grupo de células que rodean al sitio de la infección mueran rápidamente ocasionando que el patógeno invasor quede atrapado en el tejido muerto y de esta manera también muera. El grupo de células muertas usualmente es notorio a simple vista observándose como manchas necróticas pequeñas o pecas (Agris, 1991). La segunda es inespecífica y está controlada por muchos genes con pequeños efectos lo cual provoca que se convierta en un complejo compuesto por obstáculos que tratan de impedir la adherencia, entrada, crecimiento y propagación (multiplicación) del patógeno. (Ross, 1986; Colon *et al.*, 1995). Además, es incompleta ya que permite un cierto porcentaje de infección. Esto resulta en que no sea quebrada tan fácilmente por nuevos patotipos del patógeno. Su estabilidad se atribuye a que posee la capacidad de mantener un balance entre todas las razas de *P. infestans* presentes en un determinado lugar (Colon *et al.*, 1995).

Los caracteres cuantitativos, como el caso de la resistencia horizontal, poseen menor heredabilidad por lo que son más fuertemente influenciados por los efectos del ambiente. El estudio de dichos caracteres se basó principalmente en el estudio de la varianza fenotípica dentro y entre individuos con grados conocidos de parentesco. Actualmente, la utilización generalizada de marcadores moleculares ha permitido realizar estudios de mapeo genético cuyo objetivo es el de identificar QTLs

responsables de la variación fenotípica observada (Myles *et al.* 2009; Hall *et al.*, 2010). Dichos estudios pueden abordarse desde dos perspectivas: Mapeo de ligamiento (o de poblaciones biparentales) y Mapeo de asociación (o de poblaciones naturales o complejas). Este último tiene la ventaja de poder explotar los eventos de recombinación que ocurrieron en la historia evolutiva de dicha población, lo cual otorga mayor resolución en comparación a la lograda por el mapeo de ligamiento (Myles *et al.*, 2009). Esto se debe a que el posible número de loci que se pueden mapear se encuentra relacionado al número real de loci que controlan el carácter, lo cual depende del grado de diversidad genética contenido en la población bajo estudio (Zhu *et al.*, 2008). Además, se pueden utilizar datos fenotípicos colectados previamente (Kraakman *et al.* 2004). Sin embargo, para que un loci responsable de la variación fenotípica sea identificado, este debe estar en alto desequilibrio de ligamiento (DL) con el marcador genotipado (Flint-García *et al.*, 2003; Gupta *et al.*, 2005, Myles *et al.*, 2009).

El desequilibrio de ligamiento es la asociación no aleatoria entre alelos de diferentes loci, es decir que, es la correlación entre polimorfismos ocasionada por una historia compartida de mutación y recombinación. Es importante determinar la distancia a la cual se extiende el DL ya que la misma determina el número y la densidad de marcadores y el diseño experimental necesarios para realizar el análisis de asociación (Flint-García *et al.*, 2003).

Los objetivos de este capítulo fueron:

1. Medir el desequilibrio de ligamiento y la distancia a la cual decae el desequilibrio de ligamiento en la población de papa tetraploide bajo estudio.
2. Detectar asociaciones entre marcadores moleculares (SNPs) y caracteres fenotípicos relacionados a la resistencia a *P. infestans* mediante el uso de mapeo por asociación en una población de papa tetraploide.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Material vegetal

Se utilizaron genotipos pertenecientes a la población de papa tetraploide descrita en el capítulo 1. Se tomaron los genotipos de los cuales se dispusiera información genotípica y fenotípica.

2. Métodos

2.1. Cálculo de desequilibrio de ligamiento y densidad de marcadores

Se calculó el desequilibrio de ligamiento (DL) según Vos *et al.*, 2017. De acuerdo a esto, se calculó el coeficiente de Pearson entre cada par de marcadores que se encontraron a una distancia máxima de 100 kb (Desequilibrio de ligamiento de corto alcance). Además, se analizó la densidad de marcadores como la distancia promedio entre marcadores en cada cromosoma. La posición física de cada SNP se obtuvo a partir de la versión 4.03 del genoma de referencia de la papa (Sharma *et al.*, 2013).

El umbral de significancia para los valores de desequilibrio de ligamiento entre marcadores se estimó mediante regresión no lineal de cuantiles con uso del paquete estadístico *quantreg* (Koenker, 2018) para R (R Core Team, 2016). Para ello, se utilizaron todos los valores de r^2 calculados cuya correlación fuera significativa ($p < 0.001$). Para calcular la distancia a la cual el DL decae a la mitad se utilizó el 90^{vo} percentil de los valores de r^2 .

2.2. Análisis de asociación

La información fenotípica recolectada correspondiente a los tres caracteres cuantitativos evaluados (RAUDPC, PESO TOTAL y PESO SEMILLAS; Capítulo 2) fue utilizada para identificar asociaciones entre marcadores y fenotipos mediante la utilización de modelos lineales mixtos (MLM).

Debido a que las localidades donde se realizaron los ensayos poseen marcadas diferencias agroclimáticas, que los diferentes años presentaron condiciones meteorológicas distintas y que los datos colectados mostraron un desbalance entre localidades y entre años (Capítulo 2) se utilizó la información correspondiente a cada combinación Año x Localidad para llevar a cabo los análisis de asociación.

Los MLM consideraron a la estructura de la población previamente calculada (Capítulo 1) y a la matriz *kinship* como efectos fijos. El análisis se realizó utilizando el

paquete estadístico *GWASPoly* (Rosyara *et al.*, 2016) desarrollado para el software estadístico R (R Core Team, 2016). Los datos genotípicos se filtraron por frecuencia del alelo menor de 0,05. Para los SNP bialélicos en autotetraploides, hay cinco clases de genotipos que se pueden parametrizar por la dosificación del alelo menor: 0, 1, 2, 3 y 4. El modelo genético más general permite que el efecto fijo para cada clase de genotipo sea arbitrario. Debido a que solo la diferencia entre los niveles del efecto fijo es importante para la prueba F, hay 4 grados de libertad para este modelo (uno menos que el número de clases de genotipo). Además del modelo general, se utilizaron cuatro modelos genéticos diferentes de un solo parámetro: aditivo, dominante simple, doble dominante y aditivo diploidizado. En el modelo aditivo, el efecto del SNP es proporcional a la dosis del alelo minoritario. En el modelo dominante simple, los tres heterocigotos son equivalentes a uno de los homocigotos; como hay dos clases homocigotas, hay dos parametrizaciones dominantes simples no equivalentes para cada marcador. También hay dos modelos doble dominantes no equivalentes para cada marcador, en el que el estado duplexo tiene un efecto común con los estados simplejo (AAAB) y nulplexo (AAAA), o con el triplexo (ABBB) y cuatriplexo (BBBB), dependiendo del alelo dominante (A o B) (Rosyara *et al.*, 2016). Para identificar las asociaciones marcador-fenotipo significativas, se tomó un umbral de significancia de 0,05 corregido mediante el método de Bonferroni y mediante el test de permutaciones. Los resultados se expresaron en tablas y en gráficos tipo “manhattan” (manhattan plot) (Rosyara *et al.* 2016).

RESULTADOS

1. Cálculo de desequilibrio de ligamiento y densidad de marcadores

En la Tabla 1 se encuentran los resultados de la estimación de desequilibrio de ligamiento de corto alcance en la población. Se calcularon tres estimadores para cada cromosoma: media, mediana y percentil 90. Los valores de DL promedio se encontraron entre 0,22 y 0,35 mientras que los valores de la mediana fueron mucho menores, excepto para el cromosoma 10. En el caso de los percentiles 90, el cromosoma 5 presentó un valor muy bajo en coincidencia con los otros estimadores. La distancia media entre marcadores presentó valores entre 0,023 y 0,034 Mb. El umbral de significancia para el DL fue de 0,53 Mb, el cual representa la distancia a partir de la cual el valor inicial de DL de corto alcance cae a la mitad. A partir de dicha distancia se podría decir que se alcanza el equilibrio de ligamiento.

Tabla 1. Resultado de diferentes estimadores para el DL de corto alcance en cada cromosoma. CRM = Cromosoma.

CRM	N° SNPs	Media	Mediana	Percentil 90	Distancia media
1	325	0,27	0,13	0,86	0,031 Mb
2	431	0,24	0,09	0,77	0,034 Mb
3	413	0,30	0,14	0,90	0,032 Mb
4	501	0,25	0,11	0,83	0,029 Mb
5	314	0,22	0,09	0,67	0,028 Mb
6	488	0,31	0,15	0,90	0,034 Mb
7	459	0,24	0,10	0,80	0,026 Mb
8	406	0,31	0,16	0,92	0,031 Mb
9	403	0,23	0,09	0,81	0,029 Mb
10	268	0,35	0,24	0,90	0,024 Mb
11	335	0,30	0,16	0,86	0,023 Mb
12	259	0,25	0,10	0,80	0,027 Mb

2. Análisis de asociación

El análisis de asociación entre marcadores y fenotipos se realizó sobre 187 genotipos del panel analizado, los cuales cuentan con información fenotípica y caracterización molecular con SNPs. Para cada variable fenotípica, se obtuvieron gráficos cuantil-cuantil de los valores $-\log_{10}(p)$ observados versus los valores esperados para verificar el grado de desviación de los valores p respecto a la hipótesis nula para cada modelo genético (inflación de los valores) (general, aditivo, dominante simple, doble dominante) mediante el grado de desviación de la recta $y=x$. (Figura I).

En la Tabla 1, se presentan los resultados para cada combinación Año x Localidad. Se encontraron asociaciones significativas para las tres variables utilizando permutaciones y para dos variables (RAUDPC y PESO TOTAL) utilizando la corrección de Bonferroni. La combinación Tafí del Valle año 2, no registró asociaciones significativas con ninguna metodología. Como se puede observar, se encontraron 8 asociaciones significativas utilizando la metodología de Bonferroni, con valores de $-\log(p)$ que oscilan entre 4,61 y 5,42 y 11 empleando Permutaciones con valores de $-\log(p)$ entre 4,5 y 6,42. Los gráficos "manhattan" reflejan los resultados obtenidos (Figura II). Se pueden observar marcadores polimórficos que no llegan al umbral fijado en cada situación, por lo que no son estadísticamente significativos. Sin embargo, el número de dichos marcadores posiblemente asociados al carácter medido es alto lo que refleja que las variables evaluadas son cuantitativas.

Tabla 1. Marcadores detectados como significativos para cada combinación Año x Localidad, según dos metodologías.

Metodología	Localidad	Año	Variable	Modelo	Umbral -log(p)	Marcador	Crom.	Posición	Valor - log(p)	Efecto	Función asociada
Bonferroni	Balcarce	12-13	Peso total	1-dom-ref	4.74	solcap_snp_c2_63	10	34302921	5.42	2.05	Regulador negativo de la citocinesis RCP1
		13-14	Peso total	general	4.95	solcap_snp_c1_7407	7	42784586	5.78	NA	Gen conservado con función descoocida
				1-dom-alt	4.59	solcap_snp_c1_6126	4	42084637	4.61	-3.57	CTD Fosfatasa
	14-15	Peso total	general	4.94	solcap_snp_c2_42374	5	47146520	5.24	NA	Transportador	
	Tafí del Valle	14-15	Peso total	general	4.92	solcap_snp_c2_16679	3	3014691	5.34	NA	3-hidroxi-3-metilglutaril-coenzima A reductasa 3
				1-dom-alt	4.62	solcap_snp_c2_33228	6	21375520	4.83	-0.81	Gen conservado con función desconocida
				1-dom-ref	4.72	solcap_snp_c2_38243	4	21716528	5.11	0.99	Quinasa tipo receptor con dominio rico en leucina
2-dom-alt				4.74	solcap_snp_c2_54077	4	10968547	4.95	0.90	ATPasa de calcio Tipo IIB	
Permutaciones	Balcarce	12-13	RAUDPC	2-dom-ref	4.60	solcap_snp_c2_11829	5	4041510	4.87	-0.15	Gen conservado con función desconocida
			Peso semillas	general	5.05	solcap_snp_c2_1915	9	19231866	5.08	NA	Quinasa tipo receptor
				2-dom-ref	4.87	solcap_snp_c1_4178	4	69122414	5.21	-1.23	Ubiquitin ligasa
		13-14	Peso total	aditivo	4.87	solcap_snp_c1_5150	1	66675618	6.01	-2.25	Gen conservado con función desconocida
				2-dom-ref	5.80	solcap_snp_c1_5150	1	66675618	6.42	-5.00	Gen conservado con función desconocida
		14-15	RAUDPC	1-dom-alt	4.48	solcap_snp_c2_35057	7	49747486	4.5	0.11	Quinasa tipo receptor CLAVATA1
	Tafí del Valle	12-13	RAUDPC Peso total	1-dom-ref	4.30	solcap_snp_c2_50532	5	29043101	4.69	0.29	Gen de función desconocida
				1-dom-ref	4.48	solcap_snp_c1_10011	7	45147009	4.66	-0.78	Glicosil hidrolasa familia 17
14-15		RAUDPC	general	5.25	solcap_snp_c2_50004	4	63017719	5.73	NA	Gen conservado con función desconocida	
			1-dom-alt	4.92	solcap_snp_c1_13923	2	29888001	5.43	0.45	Gen conservado con función desconocida	
			1-dom-ref	5.02	solcap_snp_c2_50004	4	63017719	6.48	-0.40	Gen conservado con función desconocida	

DISCUSIÓN

1. Análisis de desequilibrio de ligamiento

El DL es la asociación no aleatoria entre alelos en diferentes loci, la cual puede medirse mediante la correlación entre polimorfismos (SNPs) que poseen una historia compartida de mutación y recombinación (Flint-García *et al.*, 2003). El análisis de desequilibrio de ligamiento es esencial para determinar la longitud sobre la cual se extiende el DL (Gupta *et al.*, 2005) y esto determina la densidad de marcadores necesaria para poder llegar a encontrar asociaciones significativas entre marcadores y fenotipos. Además, el valor del DL entre marcadores es una medida que refleja el DL existente entre el marcador y el QTL a detectar (Myles *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2010).

Generalmente, los valores de DL decaen de forma más rápida en especies alógamas (como la papa) que, en especies autógamias, ya que en estas últimas la recombinación es menos eficiente debido a su mayor porcentaje de homocigosis (Flint-García *et al.*, 2003). Sin embargo, como la papa es un cultivo que mayormente se propaga de forma vegetativa y su base genética es estrecha, posee grandes haplobloques como resultado de pocas recombinaciones realizadas en la historia del mejoramiento genético de la especie. En consecuencia, un bajo número de meiosis separan a las variedades del siglo XIX de aquellas nuevas variedades del siglo XX (Van Berloo *et al.*, 2007).

Una forma de medir el decaimiento del DL es calcular la distancia a la cual la mitad del máximo DL ha decaído ($DL_{\frac{1}{2},90}$) (Kim *et al.* 2007; Lam *et al.* 2010; Branca *et al.* 2011; Zhao *et al.* 2011). Este valor describe la pendiente inicial de la curva de decaimiento de LD (Vos *et al.*, 2017).

En este trabajo, se obtuvieron diferentes valores de DL mediante el uso de tres estimadores distintos y un límite de significancia para el DL ($DL_{\frac{1}{2},90}$) de 0,53 Mb en la población bajo estudio. Este valor es similar a los reportados por Vos *et al.*, 2017 (0,6-1,5 Mb). Sin embargo, los valores de las medias de r^2 (0,22-0,35) son ligeramente mayores a los obtenidos por Vos *et al.*, 2017. Esto puede deberse a los genotipos y a los marcadores utilizados en cada caso. De acuerdo a las medidas que estiman el valor de DL, los cromosomas 8, 10 y 11 presentan los mayores valores de correlación entre marcadores, lo cual se traduce en un mayor grado de asociación entre los mismos. Los valores altos de correlación en el cromosoma 8 ya han sido reportados por otros autores (Vos *et al.*, 2015; Berdugo-Cely *et al.*, 2017; Sharma *et al.*, 2018 y Tagliotti (trabajo no publicado)). Los mismos sugieren que el cromosoma 8 ha sufrido

baja presión de selección. Según Vos *et al.*, (2015), dicho cromosoma ha recibido la menor cantidad de segmentos introgressados en la historia de mejoramiento del cultivo. Sharma *et al.*, (2018) reporta bajos valores de decaimiento de DL para el cromosoma 8.

2. Análisis de asociación

El mapeo por asociación se define como la detección de asociaciones estadísticamente significativas entre rasgos fenotípicos y marcadores moleculares, en poblaciones de arquitectura genética compleja (Gupta *et al.*, 2005). Esto implica la realización de pruebas estadísticas sobre miles de características en un genoma. En este sentido, resulta de gran importancia la corrección de los umbrales de significación estadística para la realización de pruebas múltiples. El objetivo es identificar tantas asociaciones positivas significativas como sea posible, mientras se incurre en una proporción relativamente baja de falsos positivos (Error Tipo I). De este modo, si se desea que el error general de tipo I (α) permanezca en un valor para el total de las pruebas (por ejemplo 5%), es necesario reducir el nivel de significación para cada locus. El umbral de significancia para mapeo por asociación ha sido fijado en un valor p de 5×10^{-8} (Altshuler, Donnelly, 2005; Pe'er *et al.*, 2008). Este valor reduce la ocurrencia de falsos positivos, pero también provoca que muchas asociaciones verdaderas no sean detectadas (Holland *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2010), por ejemplo, en el caso de caracteres cuantitativos que poseen muchos genes con pequeños efectos.

En este trabajo, se utilizaron dos enfoques de corrección de umbrales. El método de Bonferroni (Bonferroni, 1935) el cual corrige α dividiéndolo por el número de marcadores a probar (α/m). Tiene la desventaja de generar valores p muy pequeños que resultan muy conservadores (Riedelsheimer *et al.*, 2012). Esto provoca pérdida en el poder de detección de asociaciones significativas, aumentando la proporción de falsos negativos (Error Tipo II). Además, este método asume que los marcadores a probar son independientes, lo cual no se cumple si hay SNPs con valores altos de desequilibrio de ligamiento, generando umbrales de significancia aún más estrictos. Por otro lado, se utilizó la corrección por pruebas de permutación (Churchill y Doerge, 1994) la cual propone corregir el umbral de significancia para múltiples comparaciones permutando de forma aleatoria los datos fenotípicos para construir la distribución de los valores p bajo la hipótesis nula (Rosyara *et al.*, 2016). Debido a que se trata de un procedimiento empírico, en función de los datos fenotípicos observados e información

de marcadores, refleja las características del experimento particular al que se aplica (Churchill y Doerge, 1994). Sin embargo, posee la desventaja de ser computacionalmente intensivo.

En este trabajo, las asociaciones detectadas como significativas resultaron diferentes para cada método antes descrito, tanto en los caracteres fenotípicos como en los SNPs asociados a los mismos. Dicha diferencia podría ser atribuida al método de corrección de umbrales de significancia y a los datos fenotípicos de cada combinación Año x Localidad. Sin embargo, debido a la abundancia y distribución de los marcadores SNPs a lo largo del genoma aquellos que se asocian a genes con función desconocida podrían ser redundantes, es decir adyacentes a genes con la misma función, pero distinta ubicación dentro del genoma.

En cuanto a las asociaciones fenotipo-genotipo detectadas (Tabla 2), el SNP *solcap_snp_c2_16679* el cual se encontró asociado a la variable PESO TOTAL (rendimiento bajo infección de *P. infestans*) se encuentra próximo a un gen que codifica la enzima *3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima A reductasa (HMGCR)*, enzima clave de la ruta del Mevalonato. Las plantas sintetizan esteroides a partir de precursores estructurales producidos a través de la ruta del Mevalonato en la que la HMGCR es la principal enzima reguladora (Bach and Benveniste, 1997). Juega un papel importante en la biosíntesis de productos finales de isoprenoides, teniendo gran control sobre la síntesis de metabolitos primarios, particularmente de fitosteroides (Bach, 1986; Godoy-Hernández *et al.*, 1998; Suzuki *et al.*, 2004; Enfissi *et al.*, 2005). En el caso de la papa, la producción de colesterol aumenta para satisfacer la demanda de la síntesis de glicoalcaloides esteroideos o de fitoalexinas en respuesta al daño o la infección por patógenos, respectivamente (Choi *et al.*, 1992; Hartmann, 1998; Arnqvist *et al.*, 2003). Es decir que hay una rápida reorientación de las vías biosintéticas de los isoprenoides de los derivados de esteroides antimicrobianos hacia fitoalexinas sesquiterpenoides cuando los tejidos heridos se exponen a inductores o aislamientos de patógenos que provocan una respuesta hipersensible (Bostock y Stermer 1989; Tjamos y Kud, 1982).

Los cambios en los niveles de estos compuestos se correlacionan con cambios en las actividades de la 3-hidroxi-3-metilglutaril-coenzima A reductasa (Chappell *et al.*, 1991 y Stermer y Bostock 1987) y de las enzimas subsiguientes en las vías que conducen a su síntesis (Vogeli y Chappell 1988). Según Mosquera *et al.* (2017) dicha proteína se encontró asociada a los caracteres madurez de la planta y RAUDPC corregida por madurez. Además, HMGCR se propone como gen candidato para la

resistencia a tizón tardío debido a su expresión diferencial en un experimento de perfil de transcripción realizado previamente mediante análisis seriados de expresión génica (SuperSAGE), en respuesta a la infección con *P. infestans* (Daffehn *et al.*, 2013).

Los marcadores *solcap_snp_c2_11829* ubicado en el cromosoma 5 (cerca de un gen de función desconocida) y *solcap_snp_c2_35057*, ubicado en el cromosoma 7, (cerca del gen que codifica la proteína CLAVATA1 la cual se clasifica como quinasa tipo receptor) asociados a la variable RAUDPC, se reportaron en la bibliografía (Mosquera *et al.*, 2017) como asociados a las variables RAUDPC y Madurez de la planta y RAUDPC corregida por madurez, respectivamente. Por otro lado, el gen CLAVATA1 codifica una quinasa tipo receptor (RLK) con un dominio extracelular rico en leucina (LRR) y un dominio intracelular de quinasa de serina/treonina (Clark *et al.*, 1997). De igual manera, el marcador *solcap_snp_c2_38243*, ubicado en el cromosoma 4, el cual se asocia a la variable PESO TOTAL (rendimiento bajo infección) se encontró cerca de un gen que codifica una encima *Quinasa tipo receptor con un dominio rico en leucina* (LRR-RLK). Según Li *et al.*, (2018), se encontraron genes que codifican proteínas LRR-RLK cuyos patrones de expresión cambian ante la presencia de estrés biótico, en los cromosomas 4 y 7.

Las proteínas quinasas tipo receptores (RLK) están involucradas en la percepción y transmisión de estímulos externos a través de cascadas de señalización con el fin de provocar respuestas celulares apropiadas para cada estímulo (Zhang 1998; Kruijt *et al.*, 2005). Una de las clases más grandes y bien estudiadas de RLK se caracteriza por la repetición rica en leucina (LRR), la cual se conoce que está involucrada en interacciones proteína-proteína (Walker 1994). Estas proteínas, son importantes mediadoras de la comunicación entre células para la transmisión de señales de desarrollo y estímulos ambientales o para la activación de la defensa / resistencia contra patógenos (Dufayard *et al.*, 2017). Los genes que RLK-LRR que codifican proteínas que están involucradas en la activación de la defensa ante patógenos, son clasificados como un tipo de gen R. (Kruijt *et al.*, 2005).

A pesar de que en la bibliografía los genes R están asociados a la resistencia de tipo cualitativa, algunos autores (Young 1996; Polland *et al.* 2009) plantean la hipótesis de que los genes R derrotados por los patógenos, contribuyen a la resistencia cuantitativa, es decir que algunos QTL que confieren resistencia cuantitativa, podrían ser formas débiles de los genes R. Específicamente, Stewart *et al.* (2003) quienes estudiaron caracterizaron la resistencia de clones de papa encontraron mayor resistencia a *P. infestans* en genotipos con presencia de genes R derrotados por el

patógeno que en aquellos ausencia de genes R. Por otro lado, Gebhardt y Valkonen (2001) proponen la co-localización en grupos de genes R y de QTL que confieren resistencia cuantitativa en papa.

Por otra parte, el marcador *solcap_snp_c1_10011* el cual se asocia a la variable PESO TOTAL (rendimiento bajo infección) es adyacente al gen que codifica una enzima del grupo *Glicosil hidrolasa familia 17*, al cual pertenecen las enzimas *endo-1,3-β-glucanasas vegetales* (Henrissat y Davies, 2000). Dichas proteínas se encuentran formando parte de la pared celular, cumplen funciones fisiológicas y participan de procesos de desarrollo de la planta (división celular, microesporogénesis y desarrollo de polen, germinación, y floración). Se clasifican como proteínas relacionadas a la patogénesis clase 2 (PR-2) (Wojtkowiak *et al.*, 2012). Las proteínas PR son un grupo de diversas proteínas inducidas por fitopatógenos, así como por moléculas de señalización relacionadas con la defensa. Son los ingredientes clave de la Resistencia Sistémica Adquirida (RSA), una respuesta inmune inducible de la planta que previene una infección adicional en las partes no infectadas del huésped (Ali; Ganai *et al.*, 2018).

Después de la formación de una lesión necrótica, ya sea como parte de la respuesta hipersensible (HR) o como un síntoma de la enfermedad, se activa la vía RSA (Ryals *et al.*, 1996). La activación de RSA da como resultado el desarrollo de una resistencia sistémica de amplio espectro (Hunt y Ryals, 1996; Neuenschwander *et al.*, 1996). La RSA se activa mediante la acumulación de ácido salicílico como vía de señalización (Ryals *et al.*, 1996), lo que conduce a la acumulación de proteínas PR las cuales permiten que no se produzca la entrada de patógenos o que no avance la enfermedad en tejidos no infectados. La vía del ácido salicílico (AS) se activa en respuesta a patógenos biótrosos o hemi-biótrosos, como es el caso de *P. infestans*. La acumulación de AS produce que se active la transcripción del gen *npr1*, el cual produce la activación de la transcripción de los genes PR y la acumulación de las proteínas PR1, PR2 y PR5.

Estudios de transcriptómica han revelado que los genes PR se inducen significativamente con estreses bióticos y abióticos, y esto hace de ellos uno de los candidatos más prometedores para el desarrollo de variedades de cultivos tolerantes a múltiples estreses (Seo *et al.*, 2008; Fountain *et al.*, 2010; Archambault y Strömvik, 2011; Gupta *et al.*, 2013; Jiang *et al.*, 2015; Dai *et al.*, 2016; Ali; Chandrashekar *et al.*, 2017; Ali; Mir *et al.*, 2017; Ali; Ganai *et al.*, Ali; Mir *et al.*, 2018). Por ejemplo, las plantas transgénicas de papa que expresan los genes PR2 y PR3 no solo mostraron

resistencia a los patógenos fúngicos, sino que también mejoraron el crecimiento de la raíz en comparación con las plantas de papa no transgénicas (Chye *et al.*, 2005)

Vleeshouwers *et al.* (2000a), analizaron los niveles de RSA basal en cultivares y especies silvestres de papa con distintos niveles de resistencia a *P. infestans* y observaron que los niveles de expresión de los genes PR eran acordes a la resistencia presente en cada genotipo. Esto sugiere que la expresión constitutiva de los genes PR puede contribuir a una resistencia cuantitativa a *P. infestans* en *Solanum*.

Según Vleeshouwers *et al.*, (2000b), la resistencia en la interacción *Solanum* - *P. infestans* a menudo exhibe un carácter cuantitativo, que puede explicarse por el alcance de la respuesta de hipersensibilidad (RH). Por evento de infección, el equilibrio entre las hifas invasoras y las células vegetales que exhiben RH, determina si se abortará la infección. El nivel basal de RSA puede aumentar la sensibilidad de las células vegetales a la provocación de la RH (Shirasu *et al.*, 1997), o puede retardar la invasión de patógenos creando condiciones fisiológicas que limitan el crecimiento de patógenos. Esto explicaría que la respuesta de hipersensibilidad podría no ser exclusiva de la activación de la resistencia de tipo cualitativa.

Según el modelo de “zig-zag” esquematizado por Jones y Dangl (2006), se podrían resumir en que pasos de la interacción planta-patógeno actúan los genes con función conocida detectados en este estudio de mapeo por asociación. Este modelo se ha construido principalmente sobre la base de observaciones de patógenos biótrofos o hemi-biótrofos para los cuales el reconocimiento y la defensa mediados por el gen R es efectivo.

Inicialmente, la planta huésped reconoce las características comunes a muchos microbios, como la flagelina o la quitina que utilizan receptores de reconocimiento de patrones. Este evento desencadena la respuesta inmune innata (defensas basales del huésped) para detener un mayor desarrollo de patógenos. Los patógenos exitosos evaden las defensas basales, utilizando proteínas efectoras que interrumpen la respuesta de defensa normal. A su vez, las plantas hospedadoras han evolucionado las proteínas receptoras (en este caso las proteínas RLK-LRR) que reconocen estos efectores de patógenos y montan respuestas de defensa intensificadas, como por ejemplo la respuesta de hipersensibilidad y la síntesis de fitoalexinas (sintetizadas a partir de la enzima 3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima A reductasa). Por otro lado, se producirá acumulación de ácido salicílico y de proteínas PR, lo cual desencadenará la RSA.

Debido a que hay múltiples genes involucrados en la ruta de resistencia, las mutaciones funcionales naturales podrían introducir una variación cuantitativa en varias o en todas las fases descritas en el modelo de zig-zag, agregando tonos de gris a los extremos de resistencia y susceptibilidad completas (Poland *et al.*, 2009). En este sentido, en este trabajo de tesis ningún marcador detectado se repite entre combinaciones Año x Localidad, lo cual confirma que en cada ambiente donde se detectaron asociaciones marcador-fenotipo significativas han actuado distintos mecanismos de defensa.

Si bien se detectaron 19 marcadores asociados a los rasgos fenotípicos medidos, dicho número podría ser aumentar utilizando una población de mapeo con mayor cantidad de individuos y logrando una mejor cobertura del genoma con marcadores. Sin embargo, según Rosyara *et al.*, (2016) el aumento del número de individuos en la población tiene mayor efecto sobre el poder de detección de asociaciones positivas que aumentar la densidad de marcadores.

CONCLUSIONES GENERALES

De acuerdo a lo antes expuesto, no hay evidencia suficiente para rechazar las hipótesis planteadas para este trabajo de tesis.

En el capítulo 1, se caracterizó la diversidad y la estructura de la población estudiada, cuyos valores de heterocigocidad fueron altos y similares a los reportados en la bibliografía para poblaciones de similar constitución. Además, dicha población se encontró estructurada en cinco grupos mediante la utilización del análisis DAPC y dendrogramas con distancia genética de Nei.

De forma adicional y complementaria a los otros análisis, se generó una base de datos digital de genealogía de los genotipos que conforman la población de estudio, la cual pudo identificar los progenitores preponderantes en cada grupo de estructura. Gracias a esta información, se pudo interpretar la historia de mejoramiento genético de cada subpoblación. Dicha información podrá ser utilizada en los programas de mejoramiento genético de papa que se orienten a maximizar su eficiencia de selección.

En el segundo capítulo, se caracterizó la población por su comportamiento frente a tización tardío. Mediante el análisis de los datos fenotípicos de provenientes de cada combinación Año x Localidad, obtuvieron las medias ajustadas para cada genotipo y se pudieron identificar aquellos que poseían mejores valores para todas las variables. Los análisis de “clusters” y de componentes principales, mostraron grupos de genotipos con mejor comportamiento para cada localidad. Los resultados de dicho capítulo confirman la presencia de variabilidad genética para los caracteres medidos.

En el capítulo 3, se midió el desequilibrio de ligamiento de la población estudiada. De esta forma, se analizó la correlación entre marcadores y el decaimiento del desequilibrio de ligamiento en la población. Los estimadores de r^2 entre marcadores arrojaron valores diferentes para cada cromosoma. Además, el valor de umbral de significancia para correlaciones entre SNPs, fue similar al reportado en la bibliografía. Se detectaron marcadores SNPs adyacentes a genes o QTLs con efecto en la variación fenotípica de los caracteres RAUDPC, PESO TOTAL y PESO SEMILLAS, en cada combinación Año x Localidad. Algunos de los factores genéticos identificados, participan de vías metabólicas que se activan frente a interacciones con patógenos.

El objetivo del trabajo fue identificar posibles QTLs con efectos menores dentro de la variación cuantitativa de los rasgos medidos. Sin embargo, en la bibliografía se

encuentra en discusión el control genético de algunos rasgos relacionados a la resistencia a enfermedades, en particular, los genes R que aportan resistencia a *Phytophthora infestans* en papa, por lo que los genes R detectados en alguna asociación marcador-fenotipo podrían tener variación cuantitativa. De forma complementaria, los gráficos tipo “manhattan” para cada marcador detectado como significativo, reflejan la naturaleza cuantitativa de los rasgos medidos.

Por otro lado, este estudio es el primer paso para la identificación genes candidatos para la búsqueda de resistencia a *P. infestans*. Por este motivo, las asociaciones detectadas deben ser confirmadas. Las metodologías posibles para corroborar las funciones de los QTLs detectados en la activación de la resistencia a *P. infestans* podrían ser estudios de expresión génica y/o silenciamiento de genes en plantas con y sin infección con tizón tardío. De forma adicional, se podría caracterizar el comportamiento a tizón tardío de los materiales genéticos correspondientes a la población de estudio utilizada en localidades con mayor similitud agroclimática, y de esta forma, poder estimar que proporción de la varianza corresponde a la interacción genotipo-ambiente.

Esta tesis doctoral, se encuentra incluida en un proyecto de mayor jerarquía titulado “Mapeo por asociación para el mejoramiento genético de papa tetraploide”. La información de los QTLs aquí descritos o la información genealógica recopilada permitirán incorporar información útil para la toma de decisiones dentro del Plan de Mejoramiento de papa de INTA Balcarce, en cuanto a la resistencia a *P. infestans*. La confirmación de las asociaciones detectadas podría permitir utilizar dichos SNPs en Selección Asistida por Marcadores dentro de un programa de mejoramiento genético, y de esta forma poder eficientizar la selección de genotipos superiores.

APÉNDICE

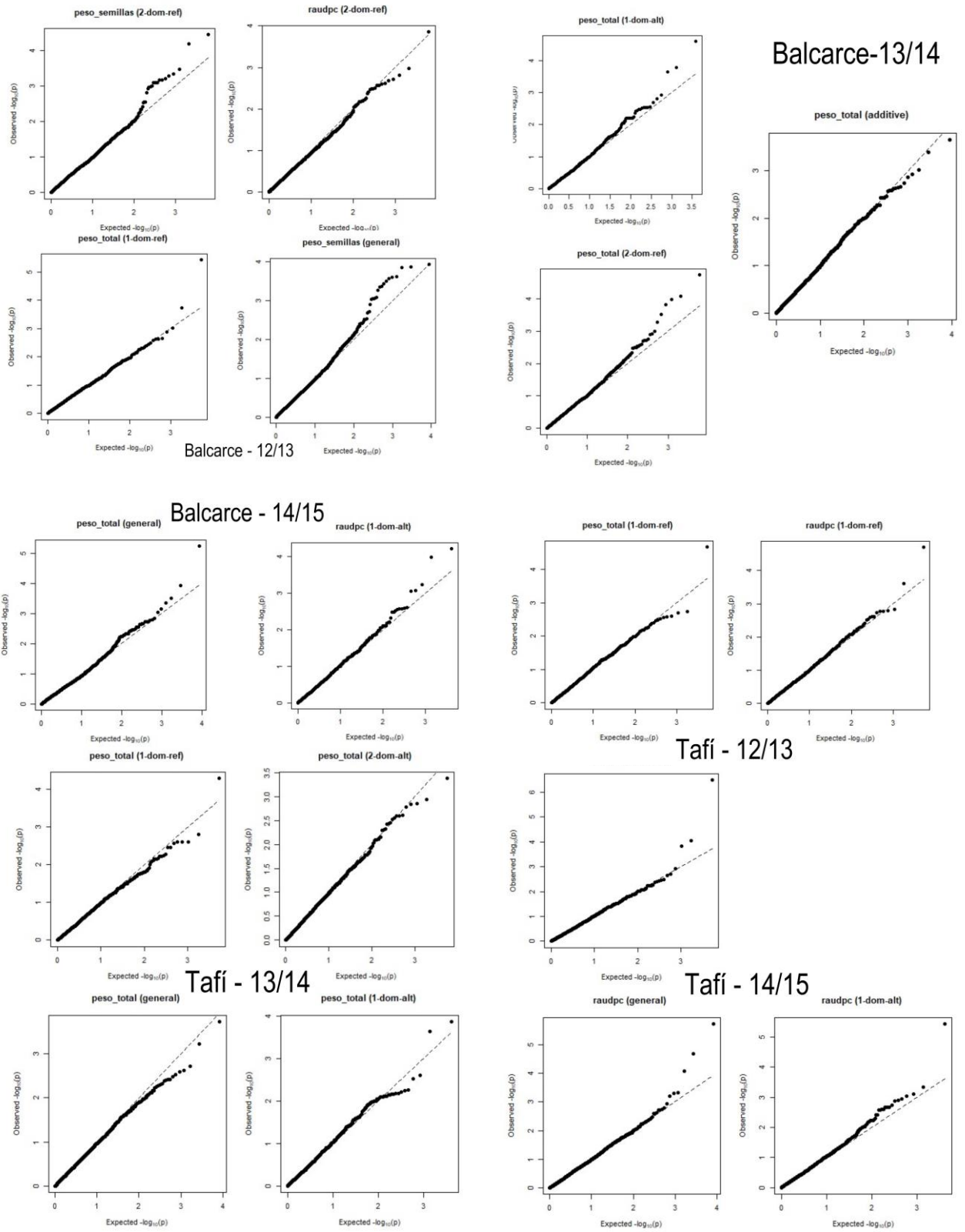
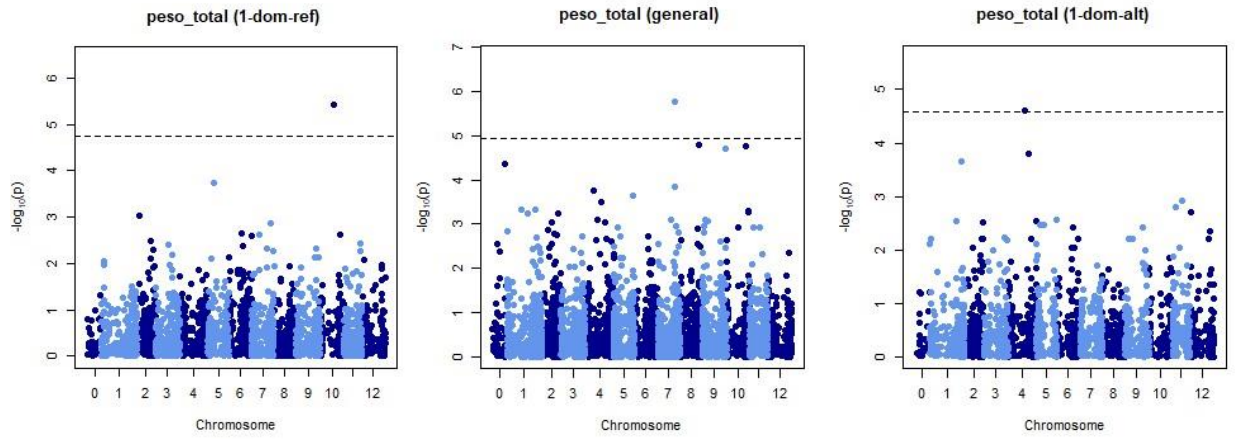


Figura I. Gráfico cuantil-cuantil (QQ plot) para cada carácter fenotípico en cada combinación Año x Localidad.

a) Bonferroni

Balcarce 12-13

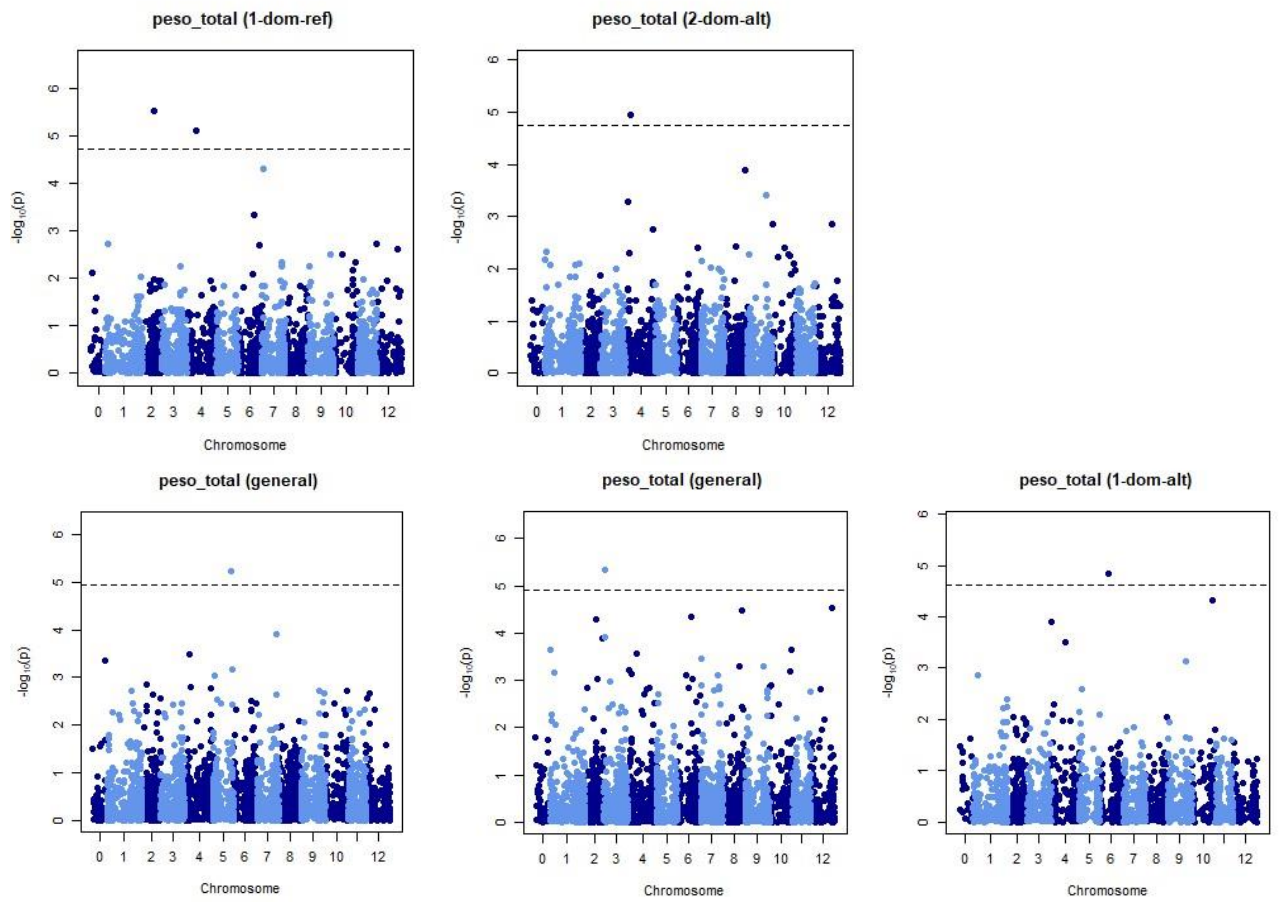
Balcarce 13-14



Balcarce 14-15

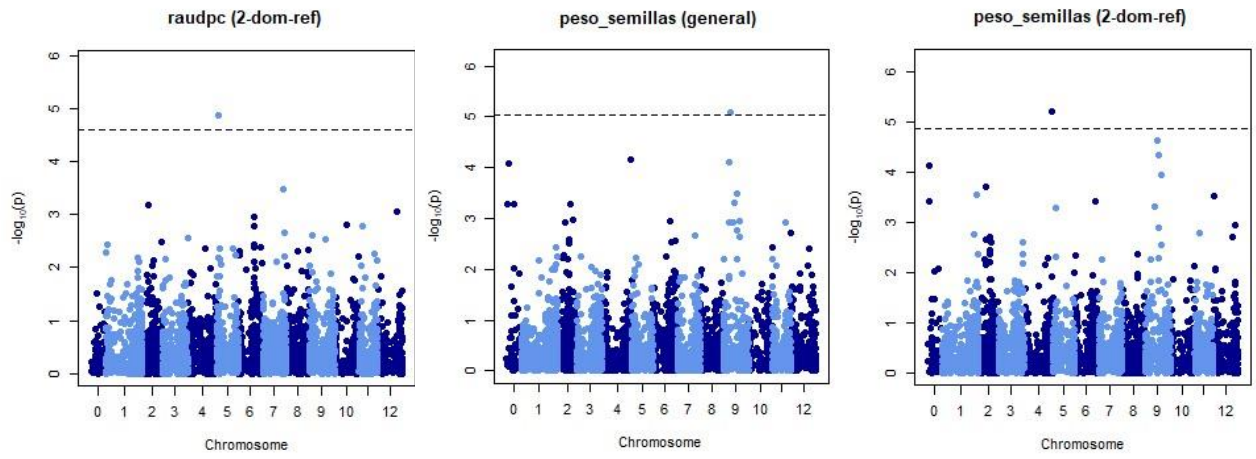
Tafí del Valle 12-13

Tafí del Valle 14-15

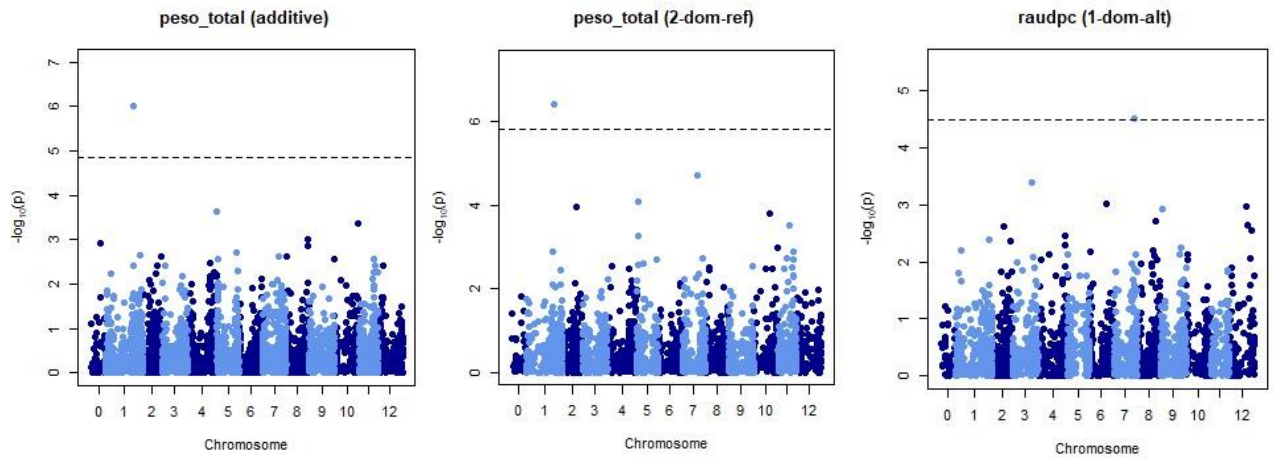


b) Permutaciones

Balcarce 12-13

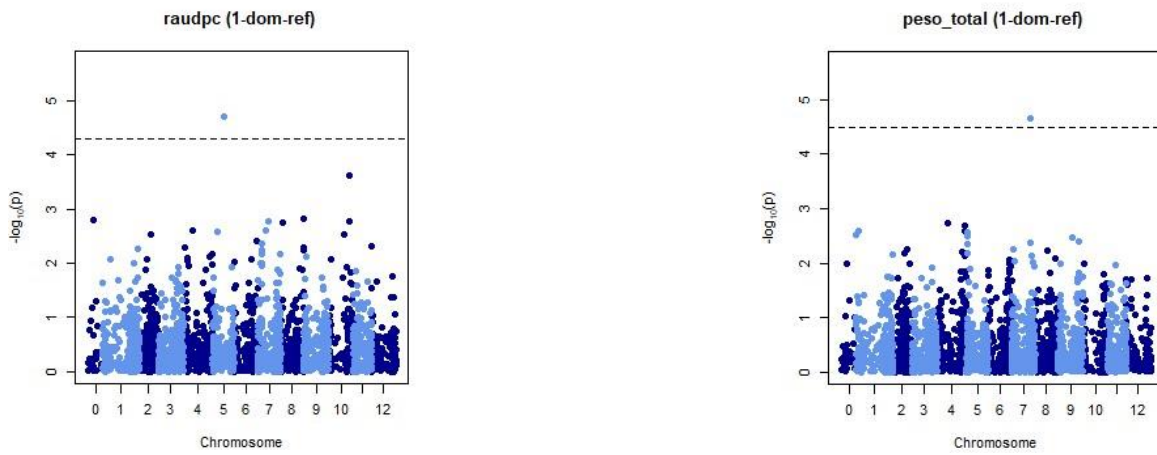


Balcarce 13-14



Balcarce 14-15

Tafí del Valle 12-13



Tafí del Valle 14-15

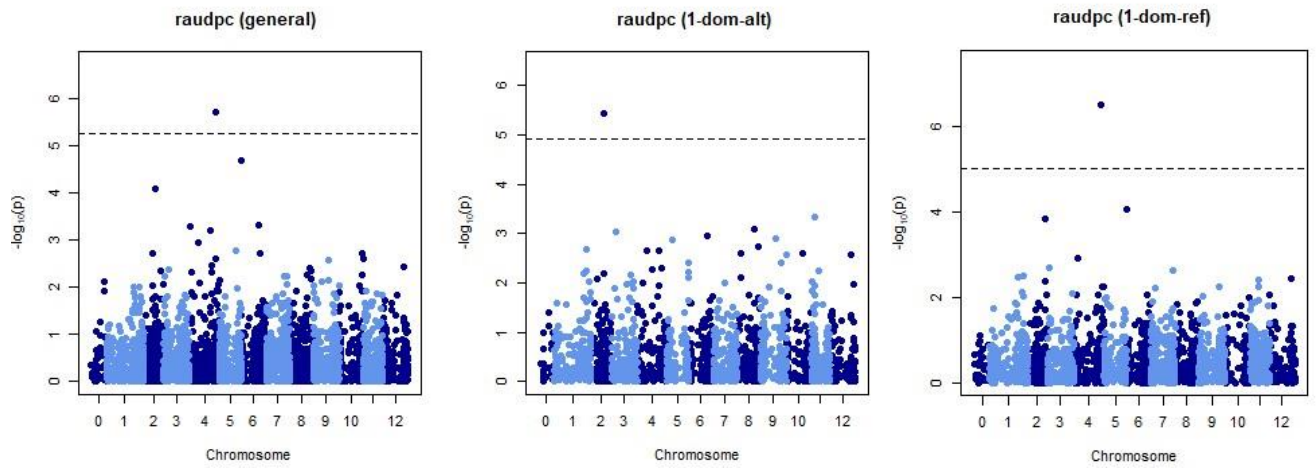


Figura II. Gráficos “manhattan” para cada una de las variables fenotípicas medidas en cada combinación Año x Localidad. a) Marcadores significativos bajo la corrección de Bonferroni (umbral de significancia de 0,05) b) Marcadores significativos bajo la corrección por Permutaciones (umbral de significancia de 0,05). En ambos casos, la línea negra punteada representa el umbral de significancia corregido.

BIBLIOGRAFÍA

- Ali, S.;** Chandrashekar, N.; Rawat, S.; Nayanakantha, N.M.C.; Mir, Z.A.; Manoharan, A.; Sultana, M.; Grover, A., 2017. Isolation and molecular characterization of pathogenesis related PR2 gene and its promoter from *Brassica juncea*. *Biol. Plant.* 61, 763–773.
- Ali, S.;** Mir, Z.A.; Bhat, J.A.; Chandrashekar, N.; Papolu, P.K.; Rawat, S.; Grover, A.; 2017. Identification and comparative analysis of *Brassica juncea* pathogenesis-related genes in response to hormonal, biotic and abiotic stresses. *Acta Physiol. Plant.* 39, 1–15.
- Ali, S.;** Mir, Z.A.; Bhat, J.A.; Tyagi, A.; Chandrashekar, N.; Yadav, P.; Rawat, S.; Sultana, M.; Grover, A., 2018. Isolation and characterization of systemic acquired resistance marker gene PR1 and its promoter from *Brassica juncea*. *3. Biotechnology* 8, 10–23.
- Ali, S.;** Ganai, B.A.; Kamili, A.N.; Bhat, A.A.; Mir, Z.A.; Bhat, J.A.; Tyagi, A.; Islam, S.T.; Mushtaq, M.; Yadav, P.; Rawat, S.; Grover, A. 2018. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance, *Microbiol Res*, 212-213:29-37
- Altshuler, D.;** Donnelly, P. 2005. A haplotype map of the human genome. *Nature* 437: 1299–1320.
- Archambault, A.;** Strömvik, M.V. 2011. PR-10, defensin and cold dehydrin genes are among Those over expressed in *Oxytropis* (Fabaceae) species adapted to the arctic. *Funct. Integr. Genom.* 11, 497–505.
- Arnqvist, L.;** Dutta, P.C.; Jonsson, L.; Sitbon, F. 2003. Reduction of Cholesterol and Glycoalkaloid Levels in Transgenic Potato Plants by Overexpression of a Type 1 Sterol Methyltransferase cDNA. *Plant Physiol.*, 131 (4) 1792-1799.
- Barandalla, L.;** De Galarreta, J. R.; Rios, D.; Ritter, E. 2006. Molecular analysis of local potato cultivars from Tenerife Island using microsatellite markers. *Euphytica.* 152(2): 283-291.
- Bach, T.J.** 1986. Hydroxymethylglutaryl-CoA reductase, a key enzyme in phytosterol synthesis? *Lipids.* 21(1):82–88.
- Bach, T. J.;** Benveniste, P. 1997. Cloning of cDNAs or genes encoding enzymes of sterol biosynthesis from plants and other eukaryotes: Heterologous expression and complementation analysis of mutations for functional characterization. *Prog Lipid Res* 36(2-3):197-226. [https://doi.org/10.1016/S0163-7827\(97\)00009-X](https://doi.org/10.1016/S0163-7827(97)00009-X).
- Beaumont, A.;** 1947. The dependence on the weather of the dates of outbreak of potato blight epidemics. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 31(1-2):45–53.
- Bedogni, M. C.** 2009. Variabilidad morfológica, isoenzimática y molecular en introducciones de la especie silvestre diploide de papa *Solanum kurtzianum*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. 140p.

- Belbin** L. 1987. The use of non-hierarchical allocation methods for clustering large sets of data. *Aust. Comput. J.* 19(1), 32–41.
- Berdugo-Cely**, J.; Valbuena, R.I.; Sánchez-Betancourt, 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), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173039>
- Bisognin**, D.A.; Douches, D.S. 2002. Genetic diversity in diploid and tetraploid late blight resistant potato germplasm. *HortScience.* 37(1):178-183.
- Bonferroni**, C.E: 1935. Il calcolo delle assicurazioni su gruppi di teste. In: Studi in Onore del Professore Salvatore Ortu Carboni. Bardi: Rome, Italy, pp 13–60.
- Bostock**, R. M.; Stermer, B. A. 1989. Perspectives on wound healing in resistance to pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27: 343-371.
- Bradbury**, P.J.; Zhang, Z.; Kroon, D.E.; Casstevens, T.M.; Ramdoss, Y.; Buckler, E.S. 2007 TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23:2633-2635.
- Bradshaw**, J.E.; Ramsay, G. 2005. Utilization of the Commonwealth Potato Collection in potato breeding. *Euphytica.* 146: 9–19
- Branca**, A.; Paape, T.D.; Zhou, P.; Briskine, R.; Farmer, A.D.; Mudge, J.;...; Tiffin, P. 2011. Whole-genome nucleotide diversity, recombination, and linkage disequilibrium in the model legume *Medicago truncatula*. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(42):E864-70
- Capezio**, S. 2002. Análisis de los polimorfismos de la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP) asociados a la resistencia horizontal a *Phytophthora infestans* en una población de *Solanum chacoense*. Maestría en Posgrado Producción Vegetal. Universidad Nacional de Mar del Plata; Facultad de Ciencias Agrarias: Balcarce,36p.
- Carmona**, D.; Huarte, M.; Arias, G.; López, A.; Vincini, A.M.; Alvarez Castillo, H.A.; Manetti, P; Capezio, SB; Chavez, E; Torres, M; Eyherabide, J; Mantecón, J; Chichón, L; Fernández, D. 2003. Integrated pest management in Argentina. In: Maredia, K.M. et al. (eds.) *Integrated Pest Management in the Global Arena.* Academic Press, Oxon, UK, pp.313-326
- Chappell**, J.; VonLanken, C.; Vogeli, U. 1991. Elicitor-inducible 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase activity is required for sesquiterpene accumulation in tobacco cell suspension cultures. *Plant Physiol.* 97: 693-698.
- Choi**, D.; Ward, B.L.; Bostock, R.M. 1992. Differential induction and suppression of potato 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase genes in response to *Phytophthora infestans* and to its elicitor arachidonic acid. *The Plant Cell* 4 (10) 1333-1344.
- Chye**, M.L.; Zhao, K.J.; He, Z.M.; Ramalingam, S.; Fung, K.L. 2005. An agglutinating chitinase with two chitin-binding domains confers fungal protection in transgenic potato. *Planta* 220: 717–730.

- Centro** Internacional de la Papa (CIP). 2007. Laboratory manual for *P. infestans* work. Centro Internacional de la Papa - CIP. Quito, Ecuador. 62p..
- Centro** Internacional de la Papa (CIP) 2007. Procedures for standard evaluation trials of advanced potato clones, An international cooperators' guide. – [en línea]. CIP: Lima, Perú, 126 p, <https://research.cip.cgiar.org/confluence/download/attachments/14942262/ICG.pdf?version=1> [consulta: noviembre 2007].
- Clark**, S.E.; Williams, R.W.; Meyerowitz, E.M. 1997 The CLAVATA1 gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristem size in Arabidopsis. Cell 89(4):575-85.
- Colon**, L.; Budding, D.; Keizer, L.; Pieters, M. 1995. Components of resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in eight South American *Solanum* species. Eur. J. Plant Pathol.101(4):441-456.
- Di Rienzo**, J.A.; Casanoves, F.; Balzarini, M.G.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C.W. 2016. InfoStat versión [en línea]. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar> [consulta: marzo 2016].
- D'hoop**, B.B.; Paulo, M.J.; Mank, R.A.; van Eck, H.J.; van Eeuwijk, F. 2008. Association mapping of quality traits in potato (*Solanum tuberosum* L.). Euphytica. 161:47-60.
- D'hoop**, B.B. 2009. Association mapping in tetraploid potato. PhD Thesis. Wageningen University, The Netherlands. 161p.
- Dai**, L.; Wang Xie, D.; Zhang, X.C.; Wang, X.; Xu, Y.; Wang, Y.; Zhang, J. 2016. The novel gene vpPR4-1 from *vitis pseudoreticulata* increases powdery mildew resistance in Transgenic *Vitis vinifera* L. Front. Plant Sci. 7: 695. doi: 10.3389/fpls.2016.00695
- Draffehn**, A.M.; Li, L.; Krezdorn, N.; Ding, J.; Lübeck, J.; Strahwald, J.;...; Gebhardt, C. 2013. Comparative transcript profiling by SuperSAGE identifies novel candidate genes for controlling potato quantitative resistance to late blight not compromised by late maturity. Front Plant Sci 4:423. doi: 10.3389/fpls.2013.00423
- Douches**, D.S.; Maas, D.; Jartrzebcki, K. R.; Chase, R.W. 1996. Assessment of potato breeding programs in the USA over the last century. Crop Sci. 36:1544-1552.
- Dufayard**, J.F.; Bettembourg, M.; Fischer, I.; Droc, G.; Guiderdoni, E.; Périn, C.; Diévar, A. 2017. New Insights on Leucine-Rich Repeats Receptor-Like Kinase Orthologous Relationships in Angiosperms. Front Plant Sci 8:381. <http://doi.org/10.3389/fpls.2017.00381>
- Evanno**, G.; Regnaut, S.; Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Mol Ecol.14(8): 2611-2620.

- Endelman**, J.B. 2011. Ridge regression and other kernels for genomic selection with R package rrBLUP. *Plant Genome* 4:250-255.
- Enfissi**, E. M.; Fraser, P. D.; Lois, L.; Boronat, A.; Schuch, W.; Bramley, P. M. 2005, Metabolic engineering of the mevalonate and non-mevalonate isopentenyl diphosphate-forming pathways for the production of health-promoting isoprenoids in tomato. *Plant Biotechnol J*, 3: 17-27.
- Falconer**, D.S.; Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics* 4th ed. Longman, Essex, U.K. pp. 153.
- Federer**, W. T. 1961. Augmented designs with one-way elimination of heterogeneity. *Biometrics* 17(3): 447-473.
- Flint-Garcia**, S. A.; Thornsberry, J. M.; IV, B. 2003. Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annu Rev Plant Biol* 54(1), 357-374.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations**, FAOSTAT Database [en línea] <http://faostat.fao.org/site/567/desktopdefault.aspx> [consulta: noviembre 2017]
- Forbes**, G. A.; Chacón, M. G.; Kirk, H. G.; Huarte, M.; Van Damme, M.; Distel, S.; Mackay, G.R.; Stewart, H. E.; Lowe, R.; Duncan, J. M.; Mayton, H. S.; Fry, W.; Andrivon, E.D.; Ellissèche, D.; Pellé, R.; Platt, H. W.; MacKenzie, G.; Tarn, T. R.; Colon, L.T.; Budding, D.; Lozoya-Saldaña, J.H.; Hernandez-Vilchis, A.; Capezio, S. 2005. Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in potato: an international evaluation. *Plant Pathol.* 54:364-372.
- Fountain**, J.C.; Chen, Z.Y.; Scully, B.T.; Kemerait, R.C.; Lee, R.D.; Guo, B.Z. 2010. Pathogenesis-related gene expressions in different maize genotypes under drought stressed condition. *Afr. J. Plant Sci.* 4, 433–440.
- Filippi**, C.; Aguirre, N.; Rivas, J.; Zubrzycki, J; Puebla, A.; Cordes, D.;...; Lia, V.V. 2015. Population structure and genetic diversity characterization of a sunflower association mapping population using SSR and SNP markers. *BMC Plant Biology.* 15:52.
- Franco**, J.; González, A.; Matos, A. 1993. Manejo integrado del nematodo del quiste de la papa *Globodera* Spp. CIP: Lima, Perú. pp 110-113.
- Fry**, W. E. 1978. Quantification of general resistance of potato cultivars and fungicide effects for integrated control of potato late blight. *Phytopathology* 68:1650-1655.
- Gebhardt**, C.; Valkonen, J.P.T. 2001 Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annu. Rev. Phytopathol.* 39, 79–102
- Gebhardt**, C.; Ballvora, A.; Walkemeier, B.; Oberhagemann, P.; Schüler, K. 2004. Assessing genetic potential in germplasm collections of crop plants by marker-trait association: a case study for potatoes with quantitative variation of resistance to late blight and maturity type. *Mol. Breed.* 13: 93-102.

- Godoy-Hernández**, G.C.; Chappell, J.; Devarenne, T.P.; García-Pineda, E.; Guevara-García, A.A.; Lozoya-Gloria, E. 1998. Antisense expression of hmg1 from *Arabidopsis thaliana* encoding 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase, reduces isoprenoid production in transgenic tobacco plants. *J Plant Physiol* 153(3-4):415-424.
- Gopal**, J.; Singh, B. 2003. Screening potato for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) under field conditions. *Potato Res* 46:47–56.
- Goodwin**, S. B.; Sujkowski, L. S.; Dyer, A. T., Fry, B. A.; Fry, W. E. 1995. Direct detection of gene flow and probable sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Northern North America. *Phytopathology* 85:473–479.
- Gupta**, P.; Ravi, I.; Sharma, V. 2013. Induction of β -1, 3-glucanase and chitinase activity in the defense response of *Eruca sativa* plants against the fungal pathogen *Alternaria brassicicola*. *J. Plant Interact.* 8, 155–161.
- Hall**, D.; Tegström, C.; Ingvarsson, P.K. Using association mapping to dissect the genetic basis of complex traits in plants. *Brief Funct Genomics*. 9(2):157-65.
- Hamilton** J.P.; Hansey, C.N.; Whitty, B.R.; Stoffel, K.; Massa, A.N.; Van Deynze, A.;...; Buell, C.R. 2011. Single nucleotide polymorphism discovery in elite North American potato germplasm. *BMC Genomics*. 12(1):1
- Hanneman**, R.E. Jr. 1989. The potato germplasm resource. *Am Potato J.* 66: 655-667.
- Hardigan** MA, Bamberg J, Buell CR, and Douches DS. 2015. Taxonomy and Genetic Differentiation among Wild and Cultivated Germplasm of *Solanum* sect. *Petota*. *Plant Genome* 8(1). doi: 10.3835/plantgenome2014.06.0025.
- Hartmann**, M.A. 1998. Plant sterols and the membrane environment. *Trends Plant Sci.* 3:170–175.
- Hawkes**, J.G.; Hjerting, P. 1969. The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay. Oxford. Clarendon Press. 525p..
- Hawkes**, J.G. 1990. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. Belhaven Press: London. 259 p.
- Henrissat**, B.; Davies, G.J. 2000. Glycoside Hydrolases and Glycosyltransferases. Families, Modules, and Implications for Genomics. *Plant Physiol.* 124 (4):1515-1519.
- Hirsch**, C.N.; Hirsch, C.D.; Felcher K, Coombs J, Zarka D, Van Deynze A, *et al.* 2013. Retrospective view of North American potato (*Solanum tuberosum* L.) breeding in the 20th and 21st centuries. *G3*. 3(6): 1003-1013. doi: 10.1534/G3.113.005595.
- Holland**, J.B. 2007. Genetic architecture of complex traits in plants. *Curr Opin Plant Biol.* 10:156–161.
- Huarte**, M.A.; Mendiburu, A.O.; Monti, M.C.; Butzonitch, I.P. 1986. Serrana INTA: A widely adapted, virus resistant potato cultivar from Argentina. *Am Potato J.* 63: 695–699.

- Huarte**, M.A.; Butzonitch, I.P.; Mendiburu, A.O. 1990. Mejoramiento para resistencia a virus en el Programa Argentino de Papa. En: Hidalgo, O.; Rincón, H.(eds.). Avances en el mejoramiento genético de la papa en los países del cono sur. CIP Lima; pp 85–94.
- Huarte**, M. 2002. Niveles disponibles de resistencia al tizón tardío en Latinoamérica. Memorias del Taller Internacional Complementando la Resistencia al Tizón (*Phytophthora infestans*) en los Andes. Feb. 13-16. 2001. Cochabamba. Bolivia. Lima. Peru. pp 59-66
- Huarte**, M. 2005. Seed potato systems in Latin America. In: Haverkoort, A.J.; Struik, P.c. (eds.) Potato in Progress, Science meets practice. Academic Press: Wageningen, Netherlands, pp.86-91
- Hunt**, M.; Ryals, J. 1996. Systemic acquired resistance signal transduction. Crit. Rev. Plant Sci. 15, 583-606.
- Innes**, N.L. 1992. Gene banks and their contribution to the breeding of disease resistance cultivars. In: Johnson, R.; Jellis, R. J.; (eds.) Breeding for disease resistance. Springer: Netherlands pp. 23-31.
- Ivandic**, V.; Hackett, C.A.; Nevo, E.; Keith, R.; Thomas, W.T.; Forster, B.P.2002. Analysis of simple sequence repeats (SSRs) in wild barley from the Fertile Crescent: associations with ecology, geography and flowering time. Plant Mol. Biol. 48: 511–527
- Jansky** S.; Dempewolf H.; Camadro E.L.; Simon R.; Zimnoch Guzovska E.; Bisognin, D.A.; Bonierbale, M. 2013. A Case for Crop Wild Relative Preservation and Utilization in Potato (*Solanum tuberosum* L.). Crop Sci. 53: 746 – 754
- Jiang**, L.; Wu, J.; Fan, S.; Li, W.; Dong, L.; Cheng, Q. 2015. Isolation and characterization of a novel pathogenesis-Related protein gene (GmPRP) with induced expression in soybean (*Glycine max*) during infection with phytophthora sojae. PLoS One 10, e0129932.
- Jombart**, T. 2008. *adegenet*: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. Bioinformatics. 24:1403-1405.
- Jombart**, T.; Devillard, S.; Balloux, F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. BMC Genetics. 11:94. doi: 10.1186/1471-2156-11-94
- Jones**, J.D.G.; Dangl, J.L. 2006 The plant immune system. Nature. 444: 323–329
- Kim**, S.; Plagnol, V.; Hu, T.T.; Toomajian, C.; Clark, R.M.; Ossowski, S.; Ecker, J.R.; Weigel, D.; Nordborg, M. 2007 Recombination and linkage disequilibrium in *Arabidopsis thaliana*. Nat Genet 39:1151–1155
- Kraakman**, A.T.; Niks, R.E.; Van den Berg, P.M.; Stam, P.; Van Eeuwijk, F.A.. 2004. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. Genetics. 168(1):435-46.

- Kruijt, M.**; De Kock, M. J.; De Wit, P. J. 2005. Receptor-like proteins involved in plant disease resistance. *Mol. Plant Pathol*, 6: 85-97.
- Kapsa, J.** 2002. Varietal resistance of potatoes to late blight and chemical protection strategy. *J Plant Prot Res*. 42(2):101-107.
- Lam, H.M.**; Xu, X.; Liu, X.; Chen, W.; Yang, G.; Wong, F.L.; Li, M.W.;...; Zhang G 2010. Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection. *Nat Genet* 42:1053–1059
- Li, L.**; Paulo, M. J.; Strahwald, J.; Lubeck, J.; Hofferbert, H. R.; Tacke, E.;...; Gebhardt, C. 2008. Natural DNA variation at candidate loci is associated with potato chip color, tuber starch content, yield and starch yield. *Theor. Appl. Genet.* 116:1167-1181.
- Li, X.**; Salman, A.; Guo, C.; Yu, J.; Cao, S.; Gao, X.;...; Guo, Y. 2018. Identification and Characterization of LRR-RLK Family Genes in Potato Reveal Their Involvement in Peptide Signaling of Cell Fate Decisions and Biotic/Abiotic Stress Responses. *Cells*, 7(9):120. doi:10.3390/cells7090120
- Lindhout, P.**; Meijer, D.A.; Schotte, T.; Hutten, R.C.B.; Visser, R.G.F.; Eck van, H.J. 2011. Towards F1 Hybrid Seed Potato Breeding. *Potato Res* 54(4): 301–312.
- Leal, S.M.** 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. *Am J Hum Genet* 68(2): 548–549.
- Love, S.L.** 1999. Founding clones, major contributing ancestors, and exotic progenitors of prominent North American potato cultivars. *Am J Potato Res* 76(5), 263-272.
- Malosetti, M.**; van der Linden, C.G.; Vosman, B.; van Eeuwijk, F A. 2007. Mixed-Model Approach to Association Mapping Using Pedigree Information with an Illustration of Resistance to *Phytophthora infestans* in Potato. *Genetics*. 175: 879-889.
- Mantecón, J.D.** 1998. Potential yield losses caused by late blight in Argentina during the last decade. *Fungicide and Nematicide Test*. 53. 202-204.
- Mendiburu, A.**; Huarte, M.A. 1990. Programa de mejoramiento genético de la Papa. En: Hidalgo, O.; Rincón, H.(eds.). *Avances en el mejoramiento genético de la papa en los países del cono sur*. CIP: Lima, Perú. pp 15–18.
- Mendoza, H.O.**; Haynes, F.L. 1974. Genetic relationship among potato cultivars grown in the United States. *HortScience*. 9: 328-330
- Mendoza, H.** 1990. Mejoramiento poblacional: una estrategia para la utilización del germoplasma de papa cultivada primitiva y especies silvestres. En: Hidalgo, O.; Rincón, H. (eds.). *Avances en el mejoramiento genético de la papa en los países del cono sur*. CIP: Lima; Perú, pp 15–18.
- Micheletto, S.**; Andreoni, M.; Huarte, M. A. 1999. Vertical resistance to late blight in wild potato species from Argentina. *Euphytica*. 110:117.
- Micheletto, S.**; Boland, R.; Huarte, M. 2000. Argentine wild diploid *Solanum* species as sources of quantitative late blight resistance. *Theor. Appl. Genet.* 101: 902-906.

- Miyamoto, S.** 2012 An Overview of Hierarchical and Non-hierarchical Algorithms of Clustering for Semi-Supervised Classification. In: Torra, V. et al. (eds.). Modeling Decisions for Artificial Intelligence. MDAI 2012. Springer, Berlin, Heidelberg. pp 1–10.
- Mosciaro, M.** 2011. Caracterización de la producción y comercialización de papa en Argentina. INTA. EEA Balcarce, Área de Economía y Sociología: Balcarce, Argentina, 15 p,
- Mosquera T, Alvarez, M.F.; Jiménez-Gómez, J.M.; Muktar, M.S.; Paulo, M.J.; Steinemann, S.;.....; Gebhardt C.** 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): e0156254.
- Mroginsky, E.** 2007. Identificación de regiones genéticas responsables de la resistencia al virus del enrollado de la hoja en *Solanum chacoense*. Maestría en Posgrado Producción Vegetal. Universidad nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Agrarias: Balcarce, Argetina. 152p.
- Myles, S.; Peiffer, J.; Brown, P.; Ersoz, E.; Zhang, Z.; Costich, D.; Buckler, E.** 2009. Association mapping: critical considerations shift from genotyping experimental design. Plant Cell. 21: 2194-2202.
- Nei, M.** 1972. Genetic distance between populations. Amer. Naturalist 106(949): 283-292.
- Neuenschwander, U.; Lawton, K.; Ryals, J.** 1996. Systemic acquired resistance. In: Stacey, G.; Keen, N.T. (eds.) Plant-Microbe Interactions, Chapman and Hall: New York, pp. 81-106.
- Olivieri, F. P., Lobato, M. C.; González Altamiranda, E.; Daleo, G. R.; Huarte, M.; Guevara, M. G.; Andreu, A. B.** 2008. BABA effects on the behaviour of potato cultivars infected by *Phytophthora infestans* and *Fusarium solani*. Eur. J. Plant Pathol. 123:47-56.
- Pe'er, I.; Yelensky, R, Altshuler, D.; Daly, M.J.:**2008. Estimation of the multiple testing burden for genomewide association studies of nearly all common variants. Genet Epidemiol 32: 381–385.
- Peakall, R.; Smouse, P.E.** 2012. GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. Bioinformatics. 28(19):2537–9.
- Peloquin, S.J.; Ortiz, R.** 1991. A new method of producing 4x hybrid true potato seed. In: Stalker, H.T.; Murphy, J.P. (eds.) Plant Breeding in the 1990s. CAB International, Wallingford, UK, pp.485–507.
- Poland, J.A.; Balint-Kurti, P.J.; Wisser, R.J.; Pratt, R.C.; Nelson, R.J.** 2009. Shades of gray: the world of quantitative disease resistance. Trends Plant Sci 14(1): 21-29
- Pritchard, J.K.; Stephens, M.; Donnelly, P.** 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics. 155: 945–959.

- Price**, A.L.; Paterson, N.J.; Plenge, R.M.; Weinblatt, M.E.; Shadick, N. A.; Reich, D. 2006. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nat. Genet.* 38:904–909. doi:10.1038/ng1847
- R Core Team.** 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.: <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team.** 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Riedelsheimer**, C.; Lisek, J.; Czedik-Eysenberg, A.; Sulpice, R.; Flis, A.; Grieder, C.;...;Melchinger, A.E. 2012. Genome-wide association mapping of leaf metabolic profiles for dissecting complex traits in maize. *Proc Natl Acad Sci US A.* 109(23):8872-7.
- Rosyara**, U.; De Jong, W.; Douches, D.S.; Endelman, J. 2016. Software for Genome-Wide association studies and its application in potato. *Plant Genome.* 9:2. doi: 10.3835/plantgenome2015.08.0073.
- Ross**, H. 1986. Potato breeding: problems and perspectives. V.P. Parey: Berlin. pp 3-20.
- Ryals**, J. A.; Neuenschwander, U. H.; Willits, M. G.; Molina, A.; Steiner, H. Y.; Hunt, M. D. (1996). Systemic Acquired Resistance. *The Plant cell*, 8(10), 1809–1819.
- Sambrook**, J.; Russel, D. W. 2001. In Vitro Amplification of DNA by Polymerase Chain Reaction. In: Sambrook, J.; Russel, D.W. (eds.) *Molecular Cloning: a laboratory manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, NY, USA. pp. 8.18-8.96
- Scrucca**. L.; Fop, M.; Murphy, T. B.; Raftery, A. E. 2016. mclust 5: Clustering, classification and density estimation using gaussian finite mixture models. *The R Journal.* 8(1). 289–317.
- Shaner**, G.; Finney, E.R. 1977. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. *Phytopathology.* 67:1051-1056.
- Sharma**, S.K.; Bolser, D.; de Boer, J.; Sonderkaer, M.; Amoros, W.; Carboni, M.F.;...; Brian, G.J. 2013. Construction of reference chromosome-scale pseudomolecules for potato: integrating the potato genome with genetic and physical maps. *G3.*:3(11):2031–2047.
- Sharma**, S. K.; MacKenzie, K.; McLean, K.; Dale, F.; Daniels, S.; Bryan, G.J. 2018. Linkage Disequilibrium and Evaluation of Genome-Wide Association Mapping Models in Tetraploid Potato. *G3:* 8(10): 3185-3202
- Shirasu**, K.; Nakajima, H.; Rajasekhar, V.K.; Dixon, R.A.; Lamb, C. 1997. Salicylic acid potentiates an agonist-dependent gain control that amplifies pathogen signals in the activation of defense mechanisms. *The Plant Cell*, 9 (2) 261-270.

- Simko**, I.; Haynes, K.G.; Ewing, E.E.; Costanzo, S.; Christ, B.J.; Jones, R.W. 2004. Mapping genes for resistance to *Verticillium albo-atrum* in tetraploid and diploid potato populations using haplotype association tests and genetic linkage analysis. *Mol. Genet. Genom.* 271: 522-531.
- Slater**, A.T.; Wilson, G.M.; Cogan, N.O.; Forster, J.W.; Hayes, B.J. 2014. Improving the analysis of low heritability complex traits for enhanced genetic gain in potato. *Theor. Appl. Genet.* 127(4):809-20.
- Stermer**, B.A.; Bostock, R. M. 1987. Involvement of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase in the regulation of sesquiterpenoid phytoalexin synthesis in potato. *Plant Physiol.* 84: 404-408.
- Stewart**, H.E.; Bradshaw, J. E.; Pande, B. 2003. The effect of the presence of R-genes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) of potato (*Solanum tuberosum*) on the underlying level of field resistance. *Plant Pathology*, 52: 193-198.
- Suzuki**, M.; Kamide, Y.; Nagata, N.; Seki, H.; Ohya, K.; Kato, H.; Tabata, S. Yoshida, S.; Muranaka, T. 2004. Loss of function of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase 1 (*HMG1*) in *Arabidopsis* leads to dwarfing, early senescence and male sterility, and reduced sterol levels. *Plant J* 37: 750-761.
- Thiele**, G.; Hareau, G.; Suarez, V.; Chujoy, E.; Bonierbale, M.; Maldonado, L. 2008. Varietal change in potatoes in developing countries and the contribution of the International Potato Center: 1972-2007. CIP: Lima, Peru. Working Paper .6. 46 p.
- Tjamos**, E.C.; Kud, J. A. 1982. Inhibition of steroid glycoalkaloid accumulation by arachidonic and eicosapentaenoic acids in potato. *Science* 217: 542-544.
- Trognitz**, B.R.; Bonierbale, M.; Landeo, J.A.; Forbes, G.; Bradshaw, J.E.; Mackay, G.R.; Waugh, R.; Huarte, M.A.; Colon, L. 2001. Improving Potato resistance to disease under the global Initiative on late blight. In: Cooper, D. et al. (eds.), *Broadening the genetic base of crop production*. FAO, Roma, Italy. pp. 385-398.
- Umearus**, V.; Umearus, H. 1994. Inheritance of resistance to late blight. In: Bradshaw, J.E.; Mackay, G.R. (eds.). *Potato Genetics*. CAB International: Wallingford, UK. pp. 365–401.
- Van Berloo**, R.; Hutten, R. C. B. 2005. Peditree: Software for visualization and analysis of plant pedigree data. *J. Heredity.* 96, 465-468.
- Van Berloo**, R.; Hutten, R.C.B., van Eck, H.J., Visser, R.G.F. 2007. An Online Potato Pedigree Database Resource. *Potato Research* 50: 45.
- Van Loon**, LC. 1997. Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins. *Eur J Plant Patho* 103: 753–765.

- Vleeshouwers**, V. G. A.; van Dooijeweert, W.; Govers, F.; Kamoun, S.; Colon, L. T. 2000a. Does basal PR gene expression in *Solanum* species contribute to non-specific resistance to *Phytophthora infestans*? *Physiological and Molecular Plant Pathol*, 57(1): 35–42.
- Vleeshouwers**, V., van Dooijeweert, W.; Govers, F.; Kamoun, S.; Colon, L.T. 2000b. The hypersensitive response is associated with host and nonhost resistance to *Phytophthora infestans*. *Planta*. 210: 853.
- Vogeli**, U.; Chappell, J. 1988 Induction of sesquiterpene cyclase and suppression of squalene synthetase activities in plant cell cultures treated with fungal elicitor *Plant Physiol*. 88, 1291-1296.
- Vos**, P.G.; Uitdewilligen, J.G.; Voorrips, R.E.; Visser, R.G.; , van Eck, H.J.2015 Development and analysis of a 20K SNP array for potato (*Solanum tuberosum*): an insight into the breeding history. *Theor Appl Genet* 128:2387–2401.
- Vos**, P.G.; Paulo, M.J.; Voorrips, R.E.; Visser, R.G.; van Eck, H.J.; van Eeuwijk, F.A. 2017. Evaluation of LD decay and various LD-decay estimators in simulated and SNP-array data of tetraploid potato. *Theor Appl Genet*. 30(1):123–135. pmid:27699464.
- Walker**, J.C. 1994. Structure and function of the receptor-like protein kinases of higher plants. *Plant Mol Biol*. 26: 1599.
- Welter**, D.; MacArthur, J.; Morales, J.; Burdett, T.; Hall, P.; Junkins, H.;...; Parkinson, H.2014. The NHGRI GWAS Catalog, a curated resource of SNP-trait associations. *Nucleic Acids Res* 42: D1001–D1006.
- Wojtkowiak**, A.; Witek, K.; Hennig, J.; Jaskolski, M. 2012. Two high-resolution structures of potato endo-1,3- β -glucanase reveal subdomain flexibility with implications for substrate binding. *Acta crystallographica. Section D, Acta Crystallogr D Biol Crystallogr* 68(Pt 6):713-23.
- Wolski**, E.; Capezio, S.; Korgan, S.; Huarte, M.; Andreu, A. 2009. Biochemical markers involved in the horizontal resistance to *Phytophthora infestans* to assist potato breeding programs. In: Tennant, P.; Benkeblia, N. (eds.) *Fruit, vegetable and cereal science biotechnology*. Global Science Book, Japan, pp. 89-94
- Yang**, J.; Benyamin, B.; McEvoy, B.P.; Gordon, S.; Henders, A.K.; Nyholt, D.R.;..., Visscher, P.M.. 2010. Common SNPs explain a large proportion of the heritability for human height. *Nat Genet*. 42(7):565-9.
- Young**, N.D. 1996. QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. *Annu. Rev. Phytopathol*. 34, 479–501
- Yu**, J.; Pressoir, G.; Briggs, W. H.; Vroh Bi, I.; Yamasaki, M.; Doebley, J. F.;...; Buckler, E S. 2006. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nature Genetics*. 38: 203-208.
- Yuen**, J.E; Forbes, G.A. 2009. Estimating the Level of Susceptibility to *Phytophthora infestans* in potato genotypes. *Phytopathology*. 99: 782-786.

- Zhang, X.** 1998. Leucine-rich repeat receptor-like kinases in plants. *Plant Mol Biol Rep* 16: 301.
- Zhao, K.; Tung, C.W.; Eizenga, G.C.; Wright, M.H. Ali, M.L.; Price, A.H.; ...; McCouch, S.R.** 2011. Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*. *Nat Commun* 2:467
- Zhu, C.; Gore, M.; Buckler, E.S.; Yu, J.** 2008. Status and prospects of association mapping in plants. *Plant Genome*. 1: 5-20.