

**Comparación de niveles de diversidad genética de papa entre Centros de Agrobiodiversidad y la Colección Nacional de Bolivia****X. Cadima-Fuentes<sup>1/\*</sup>, S. Veramendi<sup>1</sup>, A. Angulo<sup>1</sup>***Recibido: 03/01/2017**Aceptado: 10/04/2017**Accesible en línea: Junio 2017***Resumen**

Con el objeto de valorar la riqueza genética de papa cultivada existente en cuatro centros de alta agrobiodiversidad (Norte Potosí, Colomi-Cochabamba, Altiplano Norte-La Paz, Transecto Lago Titicaca-La Paz), se determinó su representatividad respecto a la diversidad total encontrada en la colección nacional de papa boliviana. El análisis de datos moleculares evidenció que la diversidad genética de papa del Norte Potosí es representativa de la diversidad de la colección nacional para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. stenotomum*, *S. x juzepczukii* y *S. x ajanhuiri*, porque más del 60% de los alelos de la colección nacional se hallan representados en este centro. En Colomi se ha encontrado una representatividad importante para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum*, porque al menos el 50% de alelos de la colección nacional están representados en este centro para estas dos especies. El análisis de datos morfológicos muestran que la diversidad genética de papa del transecto del lago (Cachilaya y Coromata) es representativa de la diversidad de la colección nacional para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum*, porque no se encontraron diferencias significativas en la comparación de medias y varianzas en más del 70% de las variables morfológicas consideradas en este estudio. En las papas del Altiplano norte, la diversidad de *S. stenotomum*, *S. goniocalyx* y *S. x curtilobum* representa significativamente lo existente en la colección nacional para estas especies. Las papas de *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. x juzepczukii* contienen también una importante variabilidad pero es parcial de lo existente en la colección nacional. Las papas de *S. x ajanhuiri* encontradas en este centro de agrobiodiversidad no representan la variabilidad de la colección nacional. Esta información proporciona mayores argumentos sobre la importancia de la conservación *in situ* en centros de agrobiodiversidad complementariamente a la conservación *ex situ* en la colección nacional de germoplasma.

**Palabras clave adicionales:** Representatividad genética, diversidad, morfológico, molecular.

---

\* Dirección de contacto. Correo electrónico: x.cadima@proinpa.org

<sup>1</sup> Fundación PROINPA, Casilla 4285, Cochabamba, Bolivia.

## Valuation of genetic diversity of potato from Agrobiodiversity centers

### Summary

In order to value the genetic richness of cultivated potato in four high-agrobiodiversity centers (North Potosí, Colomi-Cochabamba, North Altiplano -La Paz, Lake Titicaca transect-La Paz), their representativity was determined with respect to the total diversity found in the national collection of Bolivian potato. Molecular data analysis showed that the potato genetic diversity of the North Potosí is representative of the diversity of the national collection for *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. stenotomum*, *S. x juzepczukii* and *S. x ajanhuiri* species, because more than 60% of the alleles of the national collection are represented in this center. In Colomi, an important representativity has been found for the species *S. tuberosum* subsp. *andigena* and *S. stenotomum*, because at least 50% of the alleles of the national collection are represented in this center for these species. The analysis of the morphological data showed that the potato genetic diversity of the lake transect (Cachilaya and Coromata) is representative of the diversity of the national collection for the species *S. tuberosum* subsp. *andigena* and *S. stenotomum*, because no significant differences were found in the comparison of means and variances in more than 70% of the morphological variables considered in this study. In the potatoes of the North Altiplano, the diversity of *S. stenotomum*, *S. goniocalyx* and *S. x curtilobum* is representative of what exists in the national collection for these species. The potatoes of *S. tuberosum* subsp. *andigena* and *S. x juzepczukii* also contain an important variability but is partial of what exists in the national collection. The potatoes of *S. x ajanhuiri* found in this center of agrobiodiversity do not represent the variability of the national collection. This information provides further arguments about the importance of in situ conservation in agrobiodiversity centers complementary to *ex situ* conservation in the national collection of germplasm.

**Additional Key words:** Genetic representation, diversity, morphological, molecular.

### Introducción

Bolivia y los otros países andinos de la región comparten el privilegio de ser parte de un centro de origen y domesticación de plantas. Desde muchos siglos atrás, la naturaleza y culturas precolombinas, seleccionaron y domesticaron una gran variedad de recursos fitogenéticos que perduran hasta nuestros días y constituyen la base de la alimentación de las generaciones actuales y futuras (Khoury *et al.*, 2016; Martin & Sauerborn, 2013; Krapovickas, 2010).

La gran variabilidad de especies sin embargo no es uniforme en toda la franja andina, se concentra más bien en nichos o

centros de diversidad con características medio ambientales, sociales y culturales favorables para la conservación de esa rica biodiversidad.

En Bolivia han sido reportados varios centros de diversidad de especies cultivadas, pero muy pocos han sido estudiados y caracterizados (Iriarte *et al.*, 2009; Terrazas *et al.*, 2008; Terrazas *et al.*, 2005; Cadima *et al.*, 2004). Algunos de estos centros mantienen una gran riqueza genética de papa cultivada de diferentes especies. Estos materiales son cultivados por agricultores que han mantenido la diversidad generación tras generación por miles de años. Esta diversidad sin embargo es dinámica y fluctúa por influencia de factores

socioculturales, pero también está expuesta a una serie de riesgos que pueden afectar negativamente su conservación, tales como la influencia de costumbres externas y por lo tanto la pérdida de tradiciones y costumbres locales, las preferencias de hábito de consumo moderno, el desconocimiento de productos nativos por las nuevas generaciones y la demanda del mercado y preferencia creciente de los consumidores por productos de origen industrial (FAO, 2017a; Eyzaguirre-Rodríguez, 2015). Además de factores bióticos, tales como enfermedades y plagas que podrían provocar eventualmente erosión genética debido a un incremento alarmante de estos problemas exacerbados por el cambio climático y los peligros de la globalización que inducen al aumento de plagas y enfermedades transfronterizas (FAO, 2017a y b; Castillo & Plata, 2016).

Es importante tener una mayor certeza sobre la diversidad presente en los centros de agrobiodiversidad, es decir valorar la riqueza genética existente en estos centros y estimar cuál es su representatividad respecto a la diversidad total. Esta información proporcionará mayores argumentos sobre la importancia de la conservación *in situ* en centros de agrobiodiversidad y/o la necesidad de colecciones *ex situ*.

Se reconoce que para medir la diversidad genética total de una colección, idealmente se deberían considerar los diferentes tipos de caracterización (morfológica + evaluación + molecular) (Franco & Hidalgo, 2003). Sin embargo en la práctica, difícilmente los bancos de germoplasma cuentan con los recursos necesarios para medir todos los niveles de variabilidad (fenotípica, evaluativa y molecular), más aún cuando se tratan de colecciones grandes *ex situ* o colecciones *in situ* de varias regiones. Por ello, los

análisis más usados y disponibles para medir la variabilidad genética siguen siendo las que se expresan en características visibles especialmente la caracterización morfológica y la evaluación (Jarvis *et al.*, 2016).

En el presente trabajo se ha hecho el ejercicio de la valoración de la diversidad genética tomando como estudio de caso el cultivo de la papa. Se identificaron cuatro centros de agrobiodiversidad (Norte Potosí, Colomi-Cochabamba, Altiplano Norte-La Paz, Transecto Lago Titicaca-La Paz) en Bolivia, donde la papa es el principal cultivo en términos de diversidad e importancia sociocultural y económica para las comunidades presentes en estos centros.

Se tomó también en cuenta información previa desarrollada por la Fundación PROINPA sobre estudios de diversidad con datos morfológicos y moleculares de la colección nacional que comprende siete especies de papa cultivada de acuerdo a la clasificación taxonómica convencional de Ochoa (1990) y Hawkes & Hjerting (1989) (*S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. phureja*, *S. goniocalyx*, *S. stenotomum*, *S. x ajanhuiri*, *S. x curtilobum* y *S. x juzepczukii*) de toda la región andina de Bolivia, principalmente de los departamentos de La Paz, Oruro, Potosí, Cochabamba y Chuquisaca, en menor proporción de Tarija y escasamente de los valles mesotérmicos de Santa Cruz.

Con estas consideraciones, se propuso estimar la diversidad genética de papa cultivada de cuatro centros de agrobiodiversidad, comparando la diversidad encontrada en cada centro, en base a información disponible molecular y morfológica, con la diversidad de la colección nacional. La información molecular se obtuvo de marcadores microsatélites y la información

morfológica se tomó en cuenta de caracteres que expresan pequeña variación con el ambiente, como los datos de tubérculo, flor y planta. No así datos de evaluación agronómica porque varían considerablemente con el ambiente (Jarvis *et al.*, 2016).

### Materiales y métodos

#### Material biológico

En la Tabla 1 se detalla el número de cultivares o accesiones de papa que fueron considerados en el estudio provenientes de cuatro centros de agrobiodiversidad del área andina de Bolivia: Colomi (Cochabamba), Norte Potosí (Potosí), Cachilaya y Coromata del transecto del Lago Titicaca (La Paz), y la región del Altiplano Norte (La Paz).

**Tabla 1.** Número de cultivares por especie de papa cultivada de cada Centro de Agrobiodiversidad considerados en el estudio

Especie de papa cultivada	Centros de Agrobiodiversidad				Altiplano Norte
	Norte Potosí	Colomi*	Transecto Lago** Cachilaya Coromata		
<i>Solanum tuberosum</i> subsp. <i>andigena</i>	131	31	34	24	99
<i>S. x ajanhuiri</i>	21				4
<i>S. x juzepczukii</i>	49	2			14
<i>S. stenotomum</i>	109	9	13	17	15
<i>S. x curtilobum</i>	5				3
<i>S. goniocalyx</i>	5				5
<b>Total accesiones</b>	<b>320</b>	<b>52</b>	<b>88</b>		<b>140</b>

\*En Colomi también se encontró un número importante de cultivares de *S. phureja* (19) pero no se cuenta con datos de caracterización molecular ni morfológica de estos materiales en la colección de Colomi ni en la colección nacional.

\*\* En las comunidades del Transecto del Lago (Cachilaya y Coromata) también fueron encontradas otras especies como *S. x juzepczukii*, *S. x curtilobum*, *S. goniocalyx* y *S. x ajanhuiri*, pero con un número muy reducido de cultivares ( $\leq 2$ ) por lo que no fueron consideradas en este estudio.

### **Análisis Molecular**

La extracción de ADN genómico de las accesiones de papa se realizó mediante el protocolo de CTAB 2X (hexadecil bromuro de trimetil amonio) de Doyle y Doyle (1990), con algunas modificaciones.

La cuantificación de ADN genómico se realizó por el método de electroforesis en gel de agarosa al 1 % y se visualizaron las bandas con bromuro de etidio.

La amplificación de fragmentos se realizó en un termociclador GeneAmp PCR System 9700 (Applied Biosystems, USA).

Se eligieron como marcadores moleculares para este estudio a los microsatélites (SSR)

debido a sus características de elevado polimorfismo, codominancia y multialelismo (He *et al.* 2003), y porque solo se necesita una pequeña cantidad de ADN para la amplificación, siendo ésta de 5 – 50 ng por reacción (Torrez & Moreno 2001). En la Tabla 2 se muestra la lista de los microsatélites utilizados en la caracterización de la diversidad genética de papa cultivada de dos centros de agrobiodiversidad (Norte Potosí y Colomi). Estos microsatélites fueron elegidos por Guislain *et al.* (2009) como los más informativos para el genotipado de cultivares de papa.

**Tabla 2.** Características de los microsatélites utilizados en la caracterización de la diversidad genética del material proveniente del Norte Potosí y de Colomi.

Microsatélite	Motivo Repetido	Secuencia de iniciador	Th °C
STG 0001	(CT) <sub>n</sub>	F AGCCAACATTTGTACCCCT	58.0
		R ACCCCCACTTGCCATATTTT	52.0
STG 0010	(TG) <sub>n</sub>	F CGATCTCTGCTTTGCAGGTA	60.0
		R GTTCATCACTACCGCCGACT	55.0
STG 0016	(AGA) <sub>n</sub>	F AGCTGCTCAGCATCAAGAGA	55.0
		R ACCACCTCAGGCACTTCATC	53.0
STG 0025	(AAAC) <sub>n</sub>	F TGGAATCCGAATTACGCTCT	56.0
		R AGGTTTTACTACTCGGGCTT	55.0
STI 0001	(AAT) <sub>nr</sub>	F CAGCAAAATCAGAACCCGAT	60.0
		R GGATCATCAAATTCACCGCT	55.0
STI 0004	(AAG) <sub>n</sub>	F GCTGCTAAACACTCAAGCAGAA	60.0
		R CAACTACAAGATTCCATCCACAG	55.0
STI 0012	(ATT) <sub>n</sub>	F GAAGCGACTTCCAAAATCAGA	56.0
		R AAAGGGAGGAATAGAAACCAAAA	55.0
STI 0014	(TGG) <sub>n</sub> (AGG) <sub>n</sub>	F AGAAACTGAGTTGTGTTTGGGA	54.0
		R TCAACAGTCTCAGAAAACCCTCT	55.0
STI 0030	(ATT) <sub>n</sub>	F TTGACCCTCCAATATAGATTCTTC	58.0
		R TGACAACTTTAAAGCATATGTCAGC	60.0
STI 0031	(TCA) <sub>n</sub>	F AGGCGCACTTTAACTTCCAC	60.0
		R CGGAACAAATTGCTCTGATG	54.0
STI 0032	(GGA) <sub>nr</sub>	F TGGGAAGAATCCTGAAATGG	61.0
		R TGCTTACCAATTAACGGCA	60.0
STI 0033	(AGG) <sub>n</sub>	F TGAGGGTTTTTCAGAAAGGGA	61.0
		R CATCCTTGCAACAACCTCCT	60.0
STM 0019	(AT) <sub>7</sub> (GT) <sub>10</sub> (AT) <sub>4</sub> (GT) <sub>5</sub> (GC) <sub>4</sub> (GT) <sub>4</sub>	F AATAGGTGACTGACTCTCAATG	52.8
		R TTGAAGTAAAAGTCCTAGTAGTG	52.6
STM 0037	(TC) <sub>n</sub> (AC) <sub>n</sub> AA...(AC) <sub>n</sub> (AT) <sub>n</sub>	F AATTTAACTTAGAAGATTAGTCTC	52.0
		R ATTTGGTTGGGTATGATA	53.0
STM 1052	(AT) <sub>n</sub> GT(AT) <sub>n</sub> (GT) <sub>n</sub>	F CAATTTTCGTTTTTTCATGTGACAC	50.0
		R ATGGCGTAATTTGATTTAATACGTAA	52.0
STM 1053	(TA) <sub>n</sub> (ATC) <sub>n</sub>	F TCTCCCCATCTTAATGTTTC	53.0
		R CAACACAGCATSCAGATCATC	53.0
STM1064	(TA) <sub>n</sub> (TG) GT (TG) <sub>n</sub>	F GTTCTTTTGGTGGTTTTTCCT	55.0
		R TTATTTCTCTGTTGTTGCTG	55.0
STM 1104	(TCT) <sub>n</sub>	F TGATTCTCTTGCCTACTGTAATCG	53.0
		R CAAAGTGGTGTGAAGCTGTGA	57.0
STM 5114	(ACC) <sub>n</sub>	F AATGGCTCTCTGTATGCT	60.0
		R GCTGTCCCAACTATCTTTGA	57.0
STM 1106	(ATT) <sub>n</sub>	F TCCAGCTGATTGGTTAGGTTG	51.0
		R ATGCGAATCTACTCGTCATGG	55.0
STM 5127	(TCT) <sub>n</sub>	F TTCAAGAATAGGCAAAACCA	55.0
		R CTTTTTCTGACTGAGTTGCCTC	60.0
STPoAc58	(TA) <sub>n</sub>	F TTGATGAAAGGAATGCAGCTTGTG	-
		R ACGTTAAAGAAGTGAGAGTACGAC	57.0

Para la evaluación de las papas del Norte Potosí se utilizaron 20 microsatélites (todos de la lista de la Tabla 2 menos el

STI 0031 y el STM 5127) y para las papas de Colomi se utilizaron los 22 microsatélites de la lista.

### ***Evaluación de la diversidad genética y estructura poblacional en base a datos moleculares***

Los perfiles moleculares producto de la amplificación de microsatélites fueron transformados a matrices binarias (1 presencia y 0 ausencia), con las que se generó la matriz de distancias utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard con el programa NTSyS PC-2.10 (Rohlf, 2004). Se realizó el cálculo de los índices de diversidad, como el índice de contenido polimórfico (PIC) y las frecuencias alélicas. La frecuencia alélica se define como una medida de la presencia continua

o asidua de un alelo en una población, o de la proporción que representa todos los alelos de un gen (de Vicente & Fulton, 2004). El Índice de Contenido Polimórfico (PIC por sus siglas en inglés) fue obtenido con la fórmula de Botstein *et al.* (1980) y evalúa cuán informativo en términos de polimorfismo es un marcador en la población de acuerdo a las frecuencias de los alelos y sus valores oscilan entre 0 y 1.

### **Análisis morfológico**

Se utilizaron descriptores morfológicos del Centro Internacional de la Papa (CIP) (Gómez, 2000) para describir la diversidad de papa de los centros del transecto del Lago (Cachilaya y Coromata) y del Altiplano Norte, en base a sus caracteres de tubérculo, flor, planta y hábito de crecimiento en particular (Tabla 3).

**Tabla 3.** Detalle de los descriptores morfológicos utilizados en la caracterización de la diversidad genética del material proveniente del Transecto del Lago (Cachilaya y Coromata) y Altiplano Norte.

Nº		Caracteres morfológicos
1	HPL*++	Habito de crecimiento planta
2	TDS*++	Tipo de disección
3	CTL++	Color del tallo
4	GFL++	Grado de floración
5	FCL++	Forma de la corola
6	CPF++	Color predominante de la flor
7	INT++	Intensidad del color predominante de la flor
8	CSF++	Color secundario de la flor
9	DCS++	Distribución color secundario de la flor
10	CLZ	Color del cáliz
11	CBY	Color de la baya
12	FBY	Forma de la baya
13	CPPL*++	Color predominante de la piel del tubérculo
14	INTC*++	Intensidad del color predominante de la piel del tubérculo
15	CSP*++	Color secundario de la piel del tubérculo
16	DSCPL*++	Distribución del color secundario de la piel del tubérculo
17	CPP++	Color predominante de la pulpa del tubérculo
18	CSPL++	Color secundario de la pulpa del tubérculo
19	DCSP++	Distribución del color secundario de la pulpa del tubérculo
20	FGR*++	Forma general del tubérculo
21	FRA*++	Forma rara del tubérculo
22	POJ*++	Profundidad de los ojos

Para la evaluación de las papas de Cachilaya se utilizaron los 22 descriptores de la lista de la Tabla 3. Los descriptores con \* fueron utilizados para la caracterización de las papas de Coromata. Los descriptores con ++ fueron utilizados para la caracterización de las papas del Altiplano Norte.

### Comparación de la diversidad encontrada en centros de agrobiodiversidad de papa con la diversidad de la colección nacional

Los resultados de la evaluación de la diversidad genética obtenidos mediante datos moleculares y morfológicos para las colecciones de papa de cada centro de agrobiodiversidad fueron posteriormente comparados con datos similares de la colección nacional para determinar la representatividad de la diversidad en cada centro. Los datos moleculares que fueron comparados entre colecciones fueron las variantes alélicas, el rango de pares de bases y el índice de contenido polimórfico (PIC). En el caso de los datos morfológicos

se compararon las varianzas utilizando Xi cuadrado de Barlett y la comparación de medias se hizo mediante la distribución F de Snedecor (Snedecor & Cochran, 1989).

### Resultados y discusión

#### Caracterización de la diversidad genética de papa del Norte Potosí

Los resultados encontrados sobre el número de las variantes alélicas y el rango de tamaño de alelos (en pb) para cada una de las especies de papa del Norte Potosí se encuentran dentro de los valores del rango de tamaño de alelos reportados por Cadima *et al.* (2013) en la evaluación de la colección total de papa de Bolivia (Tabla 4).

**Tabla 4.** Número de accesiones, variantes alélicas y rango en pares de bases por especie de las papas del Norte Potosí y de la colección nacional.

Especie/ploidia*	Colección Norte Potosí			Colección Bolivia		
	No. de accesiones	No. de variantes alélicas	Rango en pares de bases	No. de accesiones	No. de variantes alélicas	Rango en pares de bases
<i>Solanum tuberosum</i> subsp. <i>andigena</i> (4x)	131	252	129 - 303	911	287	75 - 318
<i>Solanum x ajanhuiri</i> (2x)	21	71	134 - 297	56	119	79 - 311
<i>Solanum x juzepczukii</i> (3x)	49	116	134 - 303	116	186	83 - 318
<i>Solanum stenotomum</i> (2x)	109	188	129 - 303	228	241	87 - 318
<i>Solanum x curtilobum</i> (5x)	5	50	83 - 303	78	160	86 - 318
<i>Solanum goniocalyx</i> (2x)	5	40	79 - 303	5	150	79 - 318

\* 2x: Diploide, 3x: Triploide, 4x: Tetraploide, 5x: Pentaploide.

La especie que presentó el mayor número de alelos fue *S. tuberosum* subsp. *andigena* con 252 alelos los cuales corresponden al 88% de los alelos encontrados en la colección nacional para esta misma especie. En *S. stenotomum*, *S. x juzepczukii* y *S. x ajanhuiri* se encontraron 188, 116 y 71 alelos respectivamente, que corresponden al 78, 62 y 60% de los alelos encontrados en la colección nacional para estas mismas especies respectivamente. Menor número de alelos fueron encontrados en *S. x curtilobum* y *S. goniocalyx*, lo cual coincide con el menor número de cultivares de estas especies en el Norte Potosí. Sin embargo a pesar del bajo número de cultivares, éstas reportaron un 31 y 27 % de los alelos de la colección nacional.

La mayor cantidad de alelos detectados en *S. tuberosum* subsp. *andigena*, tiene relación con el mayor número de accesiones analizadas (n=131) en comparación con las otras especies *S. stenotomum* (109), *S. x juzepczukii* (49), *S. x ajanhuiri* (21), *S. x curtilobum* (5) y *S. goniocalyx* (5).

Resalta también que *S. stenotomum* a pesar de ser una especie diploide (2x) presenta una alta diversidad genética, mucho mayor a las otras especies (*S. x ajanhuiri* 2x y *S. x*

*juzepczukii* 3x). Lo cual coincide con los resultados obtenidos en el estudio de la colección total de papa boliviana donde los cultivares de esta especie están en mayor número (Cadima *et al.*, 2013) y también son los más abundantes y diversos en la región andina (de Haan *et al.*, 2010).

El Índice de Contenido Polimórfico (PIC) evalúa la informatividad de un marcador en la población de acuerdo a las frecuencias de los alelos (Aranguren – Mendez *et al.*, 2001). Como se aprecia en la Tabla 5 el valor del PIC para un mismo microsatélite puede variar mucho entre especies. Los valores por microsatélite estuvieron en un rango de 0,13 a 0,85 para la colección de papa del Norte Potosí y en cada especie el mayor valor de PIC se tuvo en un microsatélite diferente. En líneas generales los valores PIC por marcador en la colección del Norte Potosí fueron menores que los encontrados en la colección nacional, y los valores PIC de la colección nacional resultaron ser ligeramente menores que los valores encontrados en análisis de la colección de papa cultivada del Centro Internacional de la Papa (CIP) (Ghislain *et al.*, 2009). Estas diferencias pueden deberse a dos factores: 1) número de cultivares analizados (caso colección *in situ* con menos accesiones), y 2) rango geográfico considerado (caso

colección del CIP con cultivares de varios países). Similar situación se detectó también en los valores PIC de los mismos marcadores microsatélites utilizados en cultivares locales de papa de las islas Canarias (Ruiz de Galarreta *et al.*, 2007).

Considerando los valores de PIC promedios por especie, se observa que *S. tuberosum* subsp. *andigena* registró el mayor valor de PIC (0,71), seguido por *S. stenotomum* (0,65), *S. x juzepczukii* (0,55), y *S. x ajanhuiri* (0,42). Estos valores son similares a los encontrados para las mismas especies en la colección nacional

(Cadima *et al.*, 2013; Tabla 5). En cambio para el caso de *S. x curtilobum* y *S. goniocalyx*, los valores PIC promedio (0,42 y 0,25 respectivamente) son menores de los valores para estas mismas especies de la colección nacional. Esto puede deberse al número reducido de cultivares de *S. x curtilobum* evaluados del Norte Potosí y la poca variabilidad genética común en esta especie, y en el caso de *S. goniocalyx* los resultados muestran que los cultivares de esta especie son similares genéticamente en el Norte Potosí.

**Tabla 5.** Valores del PIC para los 20 microsatélites utilizados en la evaluación de las papas del Norte Potosí y de la colección nacional.

*SSR	Valor de PIC por especie													
	Colección Norte Potosí							Colección Bolivia						
	ADG	AJH	JUZ	STN	CUR	GON	Promedio	ADG	AJH	JUZ	STN	CUR	GON	Promedio
STG0001	0,62	0,38	0,38	0,55	-	0,35	0,38	0,67	0,55	0,52	0,73	0,69	0,76	0,65
STG0010	0,71	0,64	0,60	0,69	0,38	-	0,50	0,79	0,72	0,67	0,73	0,78	0,68	0,73
STG0016	<b>0,84</b>	0,48	0,59	0,76	0,67	-	0,56	0,81	0,75	0,55	0,73	<b>0,81</b>	0,74	0,73
STG0025	0,77	0,51	0,59	0,67	0,35	0,38	0,54	0,50	0,57	0,38	0,41	0,41	-	0,38
STI0001	<b>0,84</b>	0,59	0,64	<b>0,85</b>	0,70	-	0,60	0,54	0,39	0,25	0,49	0,70	0,36	0,46
STI0004	0,45	0,28	0,38	0,15	0,38	-	0,27	0,67	0,52	<b>0,72</b>	0,36	0,63	0,19	0,52
STI0012	0,79	<b>0,65</b>	0,68	0,70	-	0,38	0,53	0,72	0,44	0,66	0,58	0,74	0,37	0,59
STI0014	0,75	0,59	0,67	0,68	0,70	0,38	0,63	0,53	0,39	0,61	0,50	0,50	0,46	0,50
STI0030	0,73	0,28	0,59	0,79	0,70	0,56	0,61	0,81	0,24	0,73	0,79	0,51	<b>0,77</b>	0,64
STI0032	0,83	0,51	0,70	0,77	0,59	0,74	0,69	0,59	0,70	0,71	0,71	0,68	0,63	0,67
STI0033	0,70	0,37	0,43	0,56	0,35	-	0,40	0,62	0,13	0,39	0,44	0,41	-	0,33
STM0019	0,70	0,27	0,65	0,78	0,38	-	0,46	0,73	0,24	0,62	0,70	0,33	-	0,44
STM0037	<b>0,84</b>	0,37	0,54	0,71	0,38	-	0,47	<b>0,87</b>	0,78	0,53	0,79	0,73	0,60	0,72
STM1052	0,77	0,38	0,57	0,72	0,38	-	0,47	0,77	0,55	0,39	<b>0,85</b>	0,61	0,19	0,56
STM1053	0,45	0,59	0,13	0,69	-	-	0,31	0,57	0,47	0,51	0,61	0,51	0,46	0,52
STM1064	0,44	0,37	0,59	0,34	0,59	-	0,39	0,52	0,53	0,61	0,45	0,60	0,19	0,48
STM1104	0,83	0,50	<b>0,73</b>	0,77	0,70	0,73	0,71	0,85	0,54	0,62	0,83	0,57	0,75	0,69
STM5114	0,59	0,37	0,63	0,49	0,70	0,38	0,53	0,78	<b>0,80</b>	0,64	0,70	<b>0,81</b>	0,70	0,74
STM1106	0,79	0,00	0,28	0,72	0,38	0,36	0,42	0,58	0,07	0,17	0,82	0,05	0,75	0,41
STPoAc58	0,80	0,37	0,69	0,58	0,38	0,00	0,47	0,62	0,40	0,65	0,56	0,50	0,34	0,51
Promedio	0,71	0,42	0,55	0,65	0,42	0,25		0,68	0,48	0,52	0,64	0,58	0,45	

\*SSR: Simple Sequence Repeats (Marcador microsatélite), ADG: *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*; AJH: *Solanum x ajanhuiri*; JUZ: *Solanum x juzepczukii*; STN: *Solanum stenotomum*. *Solanum x curtilobum*, *Solanum goniocalyx*. Los valores de PIC enmarcados corresponden a los valores mayores para cada marcador y especie.

**Tabla 6.** Número de accesiones, variantes alélicas y rango en pares de bases por especie de las papas de Colomi y de la colección nacional.

Especie/ploidia*	Colección Colomi			Colección Bolivia		
	No. de accesiones	No. de variantes alélicas	Rango en pares de bases	No. de accesiones	No. de variantes alélicas	Rango en pares de bases
<i>Solanum tuberosum</i> subsp. <i>andigena</i> (4x)	31	163	89 -318	911	287	75 - 318
<i>Solanum stenotomum</i> (2x)	19	118	78 - 291	228	241	87 - 318
<i>Solanum x juzepczukii</i> (3x)	2	47	86 - 302	116	186	83- 318

\* 2x: Diploide, 3x: Triploide, 4x: Tetraploide.

Como se esperaba, la mayor diversidad observada fue en la especie *S. tuberosum* subsp. *andigena*, debido a que los cultivares de esta especie son los más abundantes y diversos en la región andina (de Haan *et al.*, 2010; Guislain *et al.*, 2009). El número de alelos encontrados en esta especie para Colomi representa el 57% de los encontrados en la colección nacional. El número de alelos encontrados en *S. stenotomum* representa el 49% de la colección nacional, y el número de alelos en *S. x juzepczukii* representa el 25% de la colección nacional. Es importante resaltar que estos porcentajes fueron hallados en un bajo número de accesiones provenientes de Colomi: 31 accesiones de *S. tuberosum* subsp. *andigena* representa solo el 3.4% de la colección nacional, 19 de *S. stenotomum*

representa el 8% y 2 de *S. x juzepczukii* representa el 1.7% de la colección nacional.

Como fue mencionado antes, el mayor número de alelos encontrados en una especie tiene relación con el mayor número de accesiones analizadas; es el caso de las 31 accesiones de *S. tuberosum* subsp. *andigena* analizadas de Colomi en comparación con las otras especies (19 para *S. stenotomum* y 2 para *S. x juzepczukii*). Cuanto más grande es la población aumenta más la probabilidad de encontrar nuevos alelos con frecuencias bajas (Pérez 2004.) Estos resultados son coincidentes a los reportados por Cadima *et al.* (2013).

El valor del PIC para un mismo microsatélite varía mucho entre especies como se observa en la Tabla 7.

**Tabla 7.** Valores del PIC para 22 microsatélites utilizados en las especies de papa de Colomi y de la colección nacional

SSR	Valor de PIC por Especie							
	Colección Colomi				Colección Bolivia			
	ADG	STN	JUZ	Promedio	ADG	STN	JUZ	Promedio
STG0001	0,72	0,62	0,38	0,67	0,67	0,73	0,52	0,7
STG0010	0,76	0,72	0,59	0,74	0,79	0,73	0,67	0,76
STG0016	0,79	0,7	0,38	0,75	0,81	0,73	0,55	0,77
STG0025	0,52	0,5	0,38	0,51	0,5	0,41	0,38	0,46
STI0001	0,53	0,45	0,00	0,49	0,54	0,49	0,25	0,52
STI0004	0,61	0,28	0,59	0,45	0,67	0,36	0,72	0,52
STI0012	0,69	0,52	0,67	0,6	0,72	0,58	0,66	0,65
STI0014	0,5	0,41	0,59	0,45	0,53	0,5	0,61	0,52
STI0030	0,81	0,72	0,55	0,76	0,81	0,79	0,73	0,8
STI0031	0,61	0,36	-	0,48	0,69	0,54	0	0,62
STI0032	0,58	0,7	0,38	0,64	0,59	0,71	0,71	0,65
STI0033	0,58	0,45	0,38	0,51	0,62	0,44	0,39	0,53
STM0019	0,66	0,47	0,59	0,57	0,73	0,7	0,62	0,72
STM0037	0,83	0,72	0,38	0,77	<b>0,87</b>	0,79	0,53	0,83
STM1052	0,77	0,74	0,38	0,75	0,77	<b>0,85</b>	0,39	0,81
STM1053	0,51	0,4	0,38	0,45	0,57	0,61	0,51	0,59
STM1064	0,45	0,31	0,70	0,38	0,52	0,45	0,61	0,49
STM1104	<b>0,84</b>	<b>0,77</b>	0,00	0,81	0,85	0,83	0,62	0,84
STM1106	0,74	0,74	0,00	0,74	0,58	0,82	0,17	0,7
STM5114	0,72	0,66	0,59	0,69	0,78	0,7	0,64	0,74
STM5127	0,79	0,7	-	0,75	0,82	0,78	0,59	0,8
STPoAc58	0,55	0,51	0,35	0,53	0,62	0,56	0,65	0,59
Promedio	0,66	0,57	0,37		0,68	0,64	0,52	

\*SSR: Simple Sequence Repeats (marcador microsatélite), ADG: *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*; STN: *Solanum stenotomum*, JUZ *Solanum x juzepczukii*. Los valores de PIC enmarcados son los mayores para cada marcador y especie.

Analizando valores promedios, la especie *S. tuberosum* subsp. *andigena* presentó el mayor valor de PIC con 0,66 seguido por *S. stenotomum* con 0,57 y *S. x juzepczukii* con 0,37. Comparando el valor promedio de polimorfismo de cada microsatélite, se observó que los microsatélites STM1104, STG0016, STI0030, STG0010 y STM0037 fueron los más polimórficos. Estos resultados son comparables a los reportados por Cadima *et al.* (2013) para la colección nacional, y por Ghislain *et al.* (2009) en la colección del CIP.

Por lo tanto, estos datos confirman la representatividad de las especies *S.*

*tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum* en Colomi.

#### Caracterización de la diversidad genética de papa de Transecto del Lago (Cachilaya y Coromata)

Al comparar la colección de papa del transecto del Lago y la colección nacional, se observa una buena representatividad en las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum* por no existir diferencias

significativas entre las papas de ambas colecciones en la mayoría de las características morfológicas evaluadas (Tabla 8).

**Tabla 8.** Significancia estadística de la comparación de medias y varianzas entre las papas del transecto del Lago y la colección nacional

Caracteres morfológicos <sup>1</sup>	Cachilaya				Coromata			
	ADG		STN		ADG		STN	
	Media	Varianza	Media	Varianza	Media	Varianza	Media	Varianza
1 CBY	n.s.	n.s.	n.s.	**				
2 CLZ	n.s.	n.s.	**	n.s.				
3 CPF	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
4 CPP	**	n.s.	**	n.s.				
5 CPPL	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
6 CSF	**	n.s.	**	**				
7 CSP	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
8 CSPL	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
9 CTL	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
10 DCS	**	n.s.	**	n.s.				
11 DCSP	n.s.	n.s.	n.s.	**				
12 DSCPL	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
13 FBY	**	**	n.s.	n.s.				
14 FCL	**	n.s.	n.s.	**				
15 FGR	n.s.	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	**	n.s.
16 FRA	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**
17 GFL	n.s.	**	n.s.	n.s.				
18 HPL	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**
19 INT	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				
20 INTC	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
21 POJ	**	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
22 TDS	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

<sup>1</sup> Ver Tabla 3 para el significado de las siglas de los caracteres morfológicos

ns :  $P > 0,05$ ; \*\* :  $P < 0,01$ ; ADG: *S. tuberosum* subsp. *andigena*; STN: *S. stenotomum*

### Caracterización de la diversidad genética de papa del Altiplano Norte

Comparando la colección de papa del Altiplano Norte y la colección nacional se observa una buena representatividad en las especies *S. stenotomum*, *S. goniocalyx* y *S. x curtilobum* por no existir diferencias significativas entre las papas de ambas colecciones en la mayor parte de las características morfológicas evaluadas (Tabla 9), mientras que en *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. x ajanhuiri* y en *S. x juzepczukii* el número de variables con diferencias significativas es mayor cuando

se compara las medias, pero el número de variables que no son significativas sigue

siendo mayor cuando se comparan las varianzas. Las diferencias significativas en *S. tuberosum* subsp. *andigena* más importantes se dan en los colores secundarios de la flor, de la piel del tubérculo y de la pulpa, así como en la distribución de estos colores secundarios. Hay también diferencia significativa en la forma del tubérculo, la forma de la corola y el hábito de crecimiento de la planta. Los tubérculo son especialmente resaltantes porque es el carácter que contribuye más en la diferenciación de cultivares y

especies, y son los caracteres de mayor uso por los agricultores (Terrazas *et al.*, 2005; Raime & Checya s/f).

**Tabla 9.** Significancia estadística de la comparación de medias y varianzas entre las papas del Altiplano Norte y la colección nacional

Caracteres morfológicos <sup>1</sup>	ADG		STN		GON		AJH		JUZ		CUR	
	Media	Varianza										
CPF	n.s.	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	**	**	**	**
CPP	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.
CPPL	n.s.	n.s.										
CSF	**	n.s.	**	n.s.	n.s.	**	**	**	**	**	**	n.s.
CSP	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	**	**	n.s.	**
CSPL	**	**	n.s.	n.s.								
CTL	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	**	n.s.	n.s.
DCS	**	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	**	**	**	**	**	n.s.
DCSP	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
DSCPL	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.
FCL	**	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	**		
FGR	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.
FRA	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**
GFL	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.		
HPL	**	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	**	**	**	n.s.
INT	**	**	**	n.s.								
INTC	**	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	**	n.s.
POJ	**	**	n.s.	**	n.s.	n.s.	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
TDS	n.s.	n.s.										

<sup>1</sup> Ver Tabla 3 para el significado de las siglas de los caracteres morfológicos; ns :  $P > 0,05$ ; \*\* :  $P < 0,01$ ; ADG: *S. tuberosum* subsp. *andigena*; STN: *S. stenotomum*; GON: *S. goniocalyx*; AJH: *S. x ajanhuiri*; JUZ: *S. x juzepczukii*; CUR: *S. x curtilobum*.

En *S. x ajanhuiri* las diferencias al comparar las medias más importantes se dan en la flor y el tubérculo. En *S. x juzepczukii* las diferencias en medias más importantes se observan en el color secundario de la flor y de la piel del tubérculo, y también en la forma general del tubérculo y el hábito de crecimiento de la planta.

Esta información sugiere que la representación de la diversidad de *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. x juzepczukii* en el Altiplano Norte es importante por el número de cultivares encontrados de estas dos especies en esta región, pero la riqueza de la diversidad representa parcialmente a lo existente en la colección nacional. En el caso de *S. x ajanhuiri* el número de cultivares de esta especie en el Altiplano norte no es representativo de la diversidad de la colección nacional.

### **Implicancias en la conservación *in situ* de la diversidad de papas nativas**

La información sobre la diversidad encontrada en papa por sus caracteres morfológicos y moleculares en los cuatro centros de agrobiodiversidad objeto de este estudio, y la comparación realizada con la colección nacional, provee información valiosa y útil para entender, al menos parcialmente, cómo los agricultores y comunidades en estos centros están manejando la diversidad genética de este cultivo. Por un lado, nos indican que hay una diversidad importante existente a nivel *in situ* particularmente para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum*, las cuales están ampliamente representadas en los cuatro centros de agrobiodiversidad. En cambio la diversidad encontrada en las otras especies, *S. x ajanhuiri*, *S. x juzepczukii*, *S. goniocalyx* y *S. x curtilobum*, representó parcialmente lo que existente en la colección nacional. Aunque el estudio demuestra la existencia de diversidad importante a nivel *in situ*, aún no es suficiente para estimar el estado

de conservación de esta diversidad, porque no fue posible determinar por ejemplo cuántos agricultores o en qué superficie (número de chacras) son cultivadas las diferentes especies y sus cultivares. Se entiende que a mayor número de agricultores que mantengan un cultivar, mejora las probabilidades de su conservación (Jarvis *et al.*, 2016; Baena *et al.*, 2003).

### **Conclusiones**

La información proporcionada por los análisis moleculares con marcadores microsatélites y análisis morfológicos permitieron establecer la representatividad genética de las colecciones de papa existentes en centros de agrobiodiversidad. Se sugiere sin embargo que para futuros estudios similares la aplicación de solo análisis molecular porque no son influenciados por factores externos y medioambientales durante la generación de la información. Podrían explorarse otros marcadores de última generación como los SNP (Single Nucleotide Polymorphism) que son más abundantes, estables y pueden revelar polimorfismo no detectados por otros marcadores (Ravi *et al.*, 2014).

Se confirma que la especie *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* es la especie con mayor diversidad genética tanto a nivel molecular como morfológico en los centros de agrobiodiversidad, seguida de *S. stenotomum*.

Se evidencia también una menor diversidad en las especies *S. x ajanhuiri*, *S. x juzepczukii*, *S. goniocalyx* y *S. x curtilobum*, encontrándose pocos cultivares particularmente de las tres últimas especies en los centros de agrobiodiversidad estudiados.

Los datos moleculares muestran que la diversidad genética de papa del centro de agrobiodiversidad del Norte Potosí es representativa de la diversidad total de la colección nacional para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. stenotomum*, *S. x juzepczukii* y *S. x*

*ajanhuiri*, debido a que más del 60% de los alelos de la colección nacional se hallan representados en este centro de agrobiodiversidad.

En Colomi se ha encontrado una representatividad importante para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum*, que a pesar de haberse hecho el estudio en un número reducido de variedades respecto a los otros centros de agrobiodiversidad, se ha hallado al menos el 50% de alelos de la colección nacional representados en Colomi para estas dos especies.

Los datos morfológicos muestran que la diversidad genética de papa del transecto del lago (Cachilaya y Coromata) es representativa de la diversidad de la colección nacional para las especies *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum*, debido a que no se encontraron diferencias significativas en más del 70% de las variables morfológicas consideradas en este estudio.

En las papas del Altiplano norte, la diversidad de *S. stenotomum*, *S. goniocalyx* y *S. x curtilobum* representa significativamente lo existente en la colección nacional para estas especies. Las papas de *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. x juzepczukii* contienen también una importante variabilidad pero es parcial de lo existente en la colección nacional. Las papas de *S. x ajanhuiri* encontradas en este centro de agrobiodiversidad no representan la variabilidad de la colección nacional.

Los centros de agrobiodiversidad mantienen una diversidad importante de papa cultivada y justifican su valor como conservadores y dinamizadores de la variabilidad genética de este cultivo.

Resalta la importancia de la conservación de la colección nacional para resguardar la diversidad genética de papa y también para reponer diversidad en las comunidades que así lo requieran.

### Conflictos de intereses

No se tiene ningún conflicto de intereses con ningún sector.

### Literatura citada

Aranguren-Méndez, J.A.; Román-Bravo, R.; Isea, W.; Villasmil, Y.; Jordana, J. 2005. Los microsatélites (STR's), marcadores moleculares de ADN por excelencia para programas de conservación. Archivos Latinoamericanos de Producción Animal 1(13): 30-42.

Baena, M.; Jaramillo, S.; Montoya, J.E. 2003. Material de apoyo a la capacitación en conservación *in situ* de la diversidad vegetal en áreas protegidas y en fincas. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Cali, Colombia. 130p.

Botstein, D.; White, R.L.; Skolnick, M.; Davis, R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. Am J Hum Gen. 32:314-331.

Cadima, X.; Veramendi, S.; Gabriel, J. 2013. Uso de marcadores moleculares microsatélite para el análisis de la diversidad genética de papa nativa de Bolivia. Journal of the Selva Andina Research Society 4(1): 1-14.

Cadima, X.; Gonzáles, R.; Almanza, J.; García, W.; Terrazas, F. (eds). 2004. Catálogo de variedades locales de papa y oca de la zona de Candelaria. Serie: Conservación y uso de la biodiversidad de raíces y tubérculos andinos: Una década de investigación para el desarrollo (1993-2003). No. 5. Fundación PROINPA, Municipio de Colomi, CIP, COSUDE. Cochabamba, Bolivia. 113 p.

Castillo J.A.; Plata G. 2016. The expansion of brown rot disease throughout Bolivia: possible role of climate change. Can. J. Microbiol. 62: 1-7  
dx.doi.org/10.1139/cjm-2015-0665.

de Haan, S.; Nuñez, J.; Bonierbale, M.; Ghislain, M. 2010. Multilevel agrobiodiversity and conservation of Andean potatoes in Central Peru: Species, morphological, genetic, and spatial diversity. *Moun Res Develop* 30: 222-231.

de Vicente, M.C.; Fulton, T. (eds.). 2004. *Tecnologías de Marcadores Moleculares para Estudios de Diversidad Genética de Plantas: Módulo de Aprendizaje. Vol 1.* Illus. Nelly Giraldo. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Roma, Italia.

Doyle, J.J.; Doyle, J.L. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *BRL Focus* 12: 13-15.

Eyzaguirre-Rodríguez, J.L. 2015. *Importancia socioeconómico de la agricultura familiar en Bolivia.* TIERRA, La Paz, Bolivia. 92 p.

FAO, 2017a. El futuro de la alimentación y la agricultura: tendencias y desafíos. Disponible en [www.fao.org/3/a-i6583e.pdf](http://www.fao.org/3/a-i6583e.pdf) (consultado el 13/04/2017).

FAO, 2017b. Recursos fitogenéticos, o se utilizan o se pierde. Disponible en [http://www.fao.org/fileadmin/templates/nr/documents/CGRFA/factsheets\\_plant\\_es.pdf](http://www.fao.org/fileadmin/templates/nr/documents/CGRFA/factsheets_plant_es.pdf) (consultado el 13/04/2017).

Franco, T.L.; R. Hidalgo (eds.). 2003. *Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos- Boletín técnico N° 8,* Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Cai, Colombia. 89 p.

Ghislain, M.; Nuñez, J.; Herrera, M.dR.; Pignataro, J.; Guzmán, F.; Bonierbale, M.; Spooner, D.M. 2009. Robust and highly informative microsatellite-based genetic identity kit for potato. *Mol Breed*. 23: 377-388

Gómez, R. 2000. *Guía para las caracterizaciones morfológicas básicas en colecciones de papa.* International Potato Center (CIP), Lima – Perú.

Hawkes, J.G.; Hjerting, J.P. 1989. *The potatoes of Bolivia: Their breeding and evolutionary relationships.* Oxford University Press. Oxford, UK. 472 p.

He, C.; Poysa, V.; Yu, K. 2003. Development and characterization of simple sequence repeat (SSR) markers and their use in determining relationships among *Lycopersicon esculentum* cultivars, *Theoretical and Applied Genetics* 106 (2): 363–373.

Iriarte, V.; Condori, B.; Parapo, D.; Acuña, D. 2009. *Catálogo etnobotánico de papas nativas del Altiplano Norte de La Paz-Bolivia.* Fundación PROINPA, Ricerca e Cooperazione; Instituto Nacional de Innovación Agropecuaria y Forestal. Cochabamba, Bolivia. 142 p.

Jarvis, D.I.; Hodgkin, T.; Brown, A.H.D.; Tuxil, J.; López-Noriega, I.; Smale, M.; Sthapit, B. 2016. *Crop Genetic Diversity in the Field and on the Farm: Principles and Applications in Research Practices.* Yale University Press, New Haven & London. 395 p.

Khoury, C.K.; Achicanoy, H.A.; Bjorkman, A.D.; Navarro-Racines, C.; Guarino, L.; Flores-Palacios, X.; Engels, J. M. M.; Wiersema, J. H.; Dempewolf, H.; Sotelo, S.; Ramírez-Villegas, J.; Castañeda-Alvarez, N. P.; Fowler, C.; Jarvis, A.; Rieseberg, L. H.; Struik, P. C. 2016. Origins of food crops connect countries worldwide. *Proc. R. Soc. B* 283: 20160792. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0792>

Krapovickas, A. 2010. La domesticación y el origen de la agricultura. *BONPLANDIA* 19(2): 193-199.

Martin, K.; Sauerborn, J. 2013. *Agroecology.* Springer Dordrecht Heidelberg New York London. 330 p.

Ochoa, C. 1990. *The Potatoes of South America: Bolivia.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. 535 p.

Pérez, J.R. 2004. Evaluación de la diversidad genética de papas nativas (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* Hawkes) silvestres y cultivadas del sur de Chile, mediante el uso de marcadores microsatélites. Tesis de licenciatura en Agronomía. Universidad Austral de Chile, Valdivia – Chile. 68 p.

Raime, L.; Checya, D. s/f. Conservación in situ de la agrobiodiversidad andino-amazónica. Sistematización sobre caracterización campesina de variedades de papa en comunidades conservacionistas de Paucartambo. Proyecto Conservación in situ de cultivos nativos y sus parientes silvestres. PER/98/G33. PNUD-Perú. Centro de Servicios Agropecuarios. 51 p.

Ravi, I.; Baunthiyal, M.; Saxena, J. (eds.) 2014. *Advances in Biotechnology*. Springer New Delhi Heidelberg New York Dordrecht London.

Rohlf, F.J. 2004. NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 2.1 Exeter Software, Setauket, New York.

Snedecor, G. W.; Cochran, W. G. 1989. *Statistical Methods*. Eighth Edition, Iowa State University Press. 503 p.

Terrazas, F.; Cadima, X.; García, R.; Zeballos, J. 2008. Catálogo etnobotánico de papas nativas. Tradición y cultura de los Ayllus del Norte Potosí y Oruro. Ricerca & Cooperazione, Centro de Apoyo al Desarrollo, GTZ, Fundación PROINPA, Ministerio de Desarrollo Rural, Agropecuario y Medio Ambiente. Cochabamba - Bolivia. 189 p.

Terrazas, F.; Guidi, A.; Cadima, X.; Gonzales, R.; Chávez, E.; Almanza, J.; Salazar, M.; Baudoin, J.P. 2005. Conservación *in situ* y valoración de las papas nativas en el microcentro de diversidad genética de Candelaria, Cochabamba-Bolivia. *Agrociencia* 9(1): 135-146.

Torrez, M.E.; Moreno, S. 2001. Caracterización mediante marcadores moleculares basados en ADN. pp 235 – 253. En: González-Andrés, F.; Pita-Villamil, J. (eds.). *Conservación y caracterización de recursos fitogenéticos*. Primera edición. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Agrícola I.N.E.A., Valladolid, España. 279 p.