



Biodiversidad, conservación y mejoramiento del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum*) con énfasis en el grupo *Chilotanum*

Biodiversity, conservation, and breeding of potato (*Solanum tuberosum*) with emphasis on the *Chilotanum* group

Fernández, R. ^{a, b}, Lizana, C. ^{b*}, Behn, A. ^{b*}

^a Escuela de Graduados, Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

^b Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

ARTICLE INFO

Article history:

Received 20.10.2021

Accepted 17.01.2022

Keywords:

Potato Genebank

Potato

Biotic stress

Abiotic stress

Solanum, native

Review,

Crop Science

*Corresponding author:

Carolina Lizana

Anita Behn

E-mail address:

carolina.lizana@uach.cl

anita.behn@uach.cl

ABSTRACT

The potato belongs to the genus *Solanum*, subgenus *Potatoe*, *Petota* section, which brings together 19 series that include the tuber-forming species (tuberous series). The species *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* and *S. tuberosum* ssp. *andigena*, also called *S. tuberosum* *Chilotanum* Group and *Andigenum* Group, respectively, are the main representatives of this crop and contribute the most to the current human diet. These series contain a large number of related wild species that can contribute with genes for resistance to biotic and abiotic stresses. Most of the potato varieties grown worldwide outside the Andean zones are descended from *Solanum tuberosum* *Chilotanum* Group.

Potato biodiversity worldwide is preserved in about 174 Genebanks that maintain *ex situ* approximately 30,000 potato accessions. In Chile, the Potato Genebank of the Universidad Austral de Chile contains 289 accessions of *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* that have shown high genetic variability and presence of multiple characters of interest for resistance to biotic and abiotic stresses. This material has a high potential for its use in breeding and the development of new varieties, therefore, the conservation of its diversity *in situ* and *ex-situ* is of the utmost importance since genetic resources today represent one of the most powerful strategies to face challenges such as global climate change and the increasing food demand of the world population in the short and long term, in a sustainable way. This review aims to address the biodiversity of the potato crop emphasising the genotypes present in Chile, considering the methods of conservation of the potato crop and the advances in potato breeding for the development of varieties that are more resistant to abiotic and biotics stresses.

RESUMEN

La papa pertenece al género *Solanum*, subgénero *Potatoe*, sección *Petota*, la cual reúne a 19 series, entre las cuales se encuentran las especies formadoras de tubérculos (serie tuberosa). Las especies *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* y *S. tuberosum* ssp. *andigena*, o también llamadas *S. tuberosum* grupo *Chilotanum* y grupo *Andigenum*, respectivamente, son las principales representantes de este cultivo y las que más aportan a la alimentación actual; estas series contienen un gran número de parientes silvestres que pueden contribuir con genes de resistencia a estreses bióticos y abióticos. Gran parte de las variedades de papa que se cultivan a nivel mundial fuera de las zonas andinas, descienden de *Solanum tuberosum* grupo *Chilotanum*.

La diversidad de la papa a nivel mundial se conserva actualmente en cerca de 174 bancos de germoplasma que almacenan cerca de 30.000 accesiones de papa *ex situ*. El Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile mantiene 289 accesiones de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* del grupo *Chilotanum* que han mostrado alta variabilidad genética y presencia de múltiples caracteres de interés como resistencias a estreses bióticos y abióticos. Estos caracteres le confieren a este material un alto potencial para su uso en mejoramiento genético y la producción de nuevas variedades. Por lo anterior, es de suma importancia la conservación de su diversidad *in situ* y *ex-situ*, ya que los recursos genéticos representan una de las estrategias de mayor relevancia para enfrentar desafíos como el cambio climático global y cubrir la demanda alimentaria de la población mundial a corto y largo plazo en forma sustentable. En esta revisión se abordará la biodiversidad del cultivo de la papa, haciendo énfasis en las variedades presentes en Chile, considerando los métodos de conservación del cultivo y los avances en mejoramiento genético para el desarrollo de variedades más resistentes a estreses abióticos y bióticos.

Palabras clave: banco de germoplasma, papa, estreses bióticos, estreses abióticos, *Solanum*, nativa.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas alimentarios y agrícolas dependen de la biodiversidad de plantas, animales y microorganismos que los componen, los que tanto desde el punto de vista genético, de especies y ecosistemas, sustentan la capacidad para producir alimentos y una gama de otros bienes y servicios en distintos entornos biofísicos y socioeconómicos. La biodiversidad aumenta la resiliencia a perturbaciones y/o estreses, brinda oportunidades de adaptación de los sistemas de producción a los desafíos emergentes y es un recurso clave en los esfuerzos por aumentar la producción de manera sostenible (FAO, 2019), siendo la biodiversidad un recurso vital en los esfuerzos para alcanzar los objetivos de la agenda 2030 de Desarrollo Sostenible (ODS).

La papa es el cuarto cultivo en producción a nivel mundial, después de maíz, trigo y arroz (FAO, 2019) y el tercer cultivo más importante en términos de consumo humano. Además, es uno de los cultivos con más amplia distribución en el mundo (Haverkort *et al.*, 2014), producido en áreas con altos niveles de pobreza, hambre y desnutrición, por lo cual puede ser particularmente eficaz en la seguridad alimentaria y la superación de la pobreza a nivel global (Campos y Ortiz, 2020). Por lo anterior, conocer la biodiversidad de la especie es de importancia como un aporte a la sostenibilidad de los sistemas agrícolas. En esta revisión se dará a conocer la biodiversidad, conservación y avances en mejoramiento del cultivo *Solanum tuberosum*, haciendo hincapié en la especie *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*, grupo *Chilotanum*.

Biodiversidad del cultivo *Solanum tuberosum*

La papa pertenece al género *Solanum*, el cual está dividido en múltiples subgéneros y del cual existen más de 2000 especies. Esta especie se encuentra dentro de subgénero *Potatoe*, el cual ha sido dividido en secciones, dentro de ellas, en la sección *Petota* se encuentran incluidas las especies formadoras de tubérculos. La sección *Petota* está dividida en 19 series (Hawkes, 1990); dentro de la serie *Tuberosa* se encuentran las especies *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* (4x) y *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* (4x), junto con otras especies emparentadas, y silvestres. Las papas cultivadas se denominan, de acuerdo con la nomenclatura internacional, como una sola especie (*Solanum tuberosum* L.), sin embargo, existen ocho grupos de cultivares llamados *S. andigena*, *S. tuberosum*, *S. ajahuiri*, *S. chaucha*, *S. curtilobum*, *S. juzepczukii*, *S. phureja* y *S. stenotomum* (Huaman y Spooner 2002). *Solanum* sección *Petota* incluye especies diploides, triploides, tetraploides, pentaploides y hexaploides ($2n = 6x = 72$), desconociéndose la aneuploidía natural. Los niveles de ploidía han sido de gran importancia para la clasificación e identificación

de papas cultivadas, siendo el 73% de las especies con recuento de cromosomas diploides (Hawkes, 1990). Spooner *et al.* (2008), reclasificó las especies cultivadas de papa, dividiendo *Solanum tuberosum* en dos grupos, (a) Grupo *Andigenum*, el cual incorpora todas las variedades nativas cultivadas ('landraces') desde 2x hasta 6x que tuberizan en condiciones de día corto, y (b) grupo *Chilotanum* a todas papas Chilotas tetraploides que tuberizan en días largos.

Las especies de papas se distribuyen desde los estados de Colorado y Utah en EE. UU., hasta la isla grande de Chiloé en Chile, encontrándose desde el nivel del mar hasta los 4.500 m de altura en la Cordillera de los Andes (Hawkes, 1972a). Dentro de la especie *S. tuberosum* L., se incluyen todos los cultivares tetraploides, distinguiendo a las papas nativas de la isla grande de Chiloé, archipiélago de los Chonos y áreas adyacentes en el sur de Chile continental como subespecie *tuberosum* (Hawkes, 1972b; Hawkes, 1990), o grupo *Chilotanum*. Las poblaciones chilenas de papa poseen similitudes morfológicas, de adaptación a floración y de tuberización bajo condiciones de día largo (Hawkes, 1990; Huaman y Spooner, 2002). Según Bukasov (1966, 1970), el centro de diversidad genética de las papas cultivadas está en Sudamérica, y se asume que el centro de origen de las primeras papas cultivadas es alrededor del lago Titicaca. En Chile, Dillehay *et al.* (2020), concluye la mediana probabilística de edad de aproximadamente 14.500 años de restos de material vegetal de papas encontrados en pocillos de comida en el sitio arqueológico de Monte Verde (comuna de Puerto Montt, Región de Los Lagos, 41°30'17"S; 73°12'16"O), cuya data sería anterior a los hallazgos en el Lago Titicaca, que poseen una mediana probabilística de edad de aproximadamente 8.900 años.

De las 19 series que componen la sección *Petota* (Hawkes, 1990), en Chile se han determinado 5 de ellas: serie *Cuneolata* Hawkes con la especie *S. infundibuliforme* Phil.; serie *Etuberosa* Juz., con *S. etuberosum* Lindl., *S. fernandezianum* Phil. y *S. palustre* Poepp. Ex. Schltd; serie *juglandifolia* (Rydb.) Hawkes, con *S. lycopersicoides* Dun. y *S. sitiens* Johnston; serie *Maglia* Bitt. con *S. maglia* Schltd. y serie *tuberosa* con *S. tuberosum* ssp. *andigena* y *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* (Contreras, 2000) o *S. chilotanum* (Spooners *et al.*, 2007). Todos los cultivares de papa modernos tienen predominantemente germoplasma chileno. Esto se explica del cruce con variedades locales chilenas, posterior a las epidemias de tizón tardío que comenzaron en 1845 en el Reino Unido (Ames y Spooner, 2008). Según Spooner *et al.* (1991), las especies *S. etuberosum*, *S. fernandezianum*, *S. palustre*, *S. sitiens*, y *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*, son endémicas de Chile. Los primeros estudios registrados en papas chilenas se basaron en un ordenamiento taxonómico, siendo Carlos Reiche en 1910 quien propuso la agrupación de las papas chilenas bajo el nombre de *S.*

tuberosum. Posteriormente Bitter (1912), trató de poner orden a la amplia sinonimia existente para la papa, a partir de amplias descripciones de material herborizado. En 1941, el Ministerio de Agricultura encargó a Álvaro Montaldo, la recolección de papas silvestres y cultivadas desde las provincias de Valdivia a Chiloé, en donde el Ministerio de Agricultura le encarga la conservación de los genotipos a la Universidad Austral de Chile. Además, se hicieron colectas en la isla de Juan Fernández y más tarde en la zona comprendida entre Coquimbo y Aysén (Montaldo y Sanz, 1962). A partir de análisis anato-morfológicos de estas accesiones, Contreras (1969), pudo determinar una clasificación y una identificación de sinonimias en la colección de papas chilenas. No obstante, este autor hace referencia a la influencia de determinados factores, en especial al medio ambiente, en la variación de características botánicas de la papa, cambiando el hábito de crecimiento y postulando así que estas características pueden no ser suficientes para determinar un cultivar. Entre los años 1986 y 1997, los clones colectados pudieron ser identificados utilizando electroforesis de proteínas y esterases logrando eliminar duplicados dentro de la colección de *S. tuberosum* grupo *Chilotanum* (Macias, 1986; Macias *et al.*, 1989; Contreras y Mancilla, 1989; Jopia, 1997).

Simmonds (1979), menciona que la variedad 'Rough Purple Chili' (Púrpura Casposa de Chile), fue introducida alrededor de 1850 a EE. UU., debido a la necesidad de crear variedades resistentes a tizón tardío, siendo utilizada en programas de mejoramiento. Actualmente, esta variedad se considera como uno de los "ancestros universales" de la papa cultivada en el mundo (Brown, 1990). Como descendencia de este material, van Rathlef (1933), menciona más de 600 variedades europeas y americanas emparentadas en línea directa con la variedad Púrpura Casposa de Chile (Contreras, 1987).

El origen chileno de 'Rough Purple Chili', está respaldado por investigaciones que analizaron el polimorfismo en isoenzimas y encontraron que Garnet Chili, el primer derivado de Rough Purple Chili, contiene aloenzimas en Mdh-1 y Pgm-2, las que indican que los cultivares de papa Garnet Chili y Early Rose correspondían a hibridaciones (Douches *et al.*, 1991). El patrón de ctDNA idéntico entre los cultivares puede indicar un linaje materno común que se remonta a través de Garnet Chili hasta 'Rough Purple Chili'.

Clot *et al.* (2020), tuvo como objetivo mapear papas diploides autocompatibles (SC) desde el origen de *S. tuberosum*. La fuente más conocida que confiere autocompatibilidad es el gen S-locus inhibitor (Sli) dominante originalmente identificado en chc 525-3, un clon de la especie autoincompatible *S. chacoense* (Hosaka y Hanneman, 1998). La información de pedigrí sugiere que el haplotipo SC se introdujo en variedades tetraploides a través del fundador 'Rough Purple Chili'. Clot

et al. (2020) mostraron que Sli está sorprendentemente extendido y es autóctono del acervo genético cultivado de la papa.

Entre otras variedades chilenas que contribuyeron a este proceso puede mencionarse también a Daber, Chilote Indianer y Villarroela (Hawkes, 1956; Glendinning, 1975; Plaisted y Hoopes, 1989). A partir de la línea Chilote indianer se originó la línea 9089 con alta tolerancia al virus del enrollamiento de la hoja (PLRV) y resistente a virus Y (PVY), mientras que la variedad Villarroela posee una extrema resistencia al virus X (PVX) (Ross, 1958).

Raker y Spooner (2002), analizaron las diferencias genéticas entre poblaciones nativas de *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* y *S. tuberosum* ssp. *andigenum* (Juz. Y Bukasov) Hawkes, usando microsátélites de ADN nuclear, observando un total de 208 alelos de 18 loci de microsátélites presentes en los 12 cromosomas de la papa, logrando diferenciar *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* de la subespecie *andigenum*, así como de especies cultivadas y silvestres. Los resultados apoyan la diferencia genética de estas dos poblaciones y su reconocimiento en algún nivel de clasificación. Pérez (2004), utilizando marcadores moleculares microsátélites, determinó un elevado número de alelos/loci en las accesiones nativas de Chile, en comparación con variedades de papas europeas antiguas y otras variedades cultivadas, evidenciando su alta diversidad alélica. De los alelos encontrados en las papas chilenas, 42% fue exclusivo de éstas y los valores de diversidad genética según NEI (1987), fueron mayores (94,2%) en comparación con las variedades europeas, permitiendo corroborar su potencial aporte en los programas de mejoramiento de papas. La diversidad genética observada en las accesiones chilenas, su amplia variabilidad en respuesta a estreses bióticos y abióticos, así como la aptitud para cruzamientos con variedades comerciales de papas, demuestran la relevancia del material nativo chileno en el mejoramiento genético de la papa.

Conservación del cultivo de la papa

Según Cohen *et al.* (1991), en EEUU la conservación *ex situ* del cultivo de la papa se divide en cuatro eventos de conservación, que comprenden desde la exploración de las plantas e introducción de estas a una base adecuada de germoplasma para colecciones nacionales e internacionales, hasta la utilización de los recursos genéticos vegetales y/o la información generada a partir de estos, fomentando en todo momento el vínculo con los agricultores, asociaciones de conservación y biotecnología y finalmente, redes nacionales e internacionales.

A medida que las especies vegetales se ven afectadas por la destrucción de su hábitat natural y el cambio climático, las acciones para garantizar la conservación *ex situ* del germoplasma se vuelven cada vez más ne-

cesarias, dado que su uso actual y futuro en el mejoramiento de cultivos, depende en gran manera de su disponibilidad en colecciones de germoplasma *ex situ*. Castañeda-Álvarez *et al.* (2015), analizaron el estado de conservación *ex situ* de 73 ancestros silvestres de la papa, distribuidos en EE. UU. y en diversos países latinoamericanos, asignando una alta prioridad de nuevas recolecciones para su conservación a un total de 32 especies (43,8%). Según los autores, la existencia de estos gap o vacíos en la colección son más pronunciados en el centro geográfico de diversidad ('hotspots de diversidad'), como en Perú. Las prioridades para la recolección incluyen adicionalmente: (i) especies que carecen por completo de representación en las colecciones de germoplasma; (ii) otros taxones de alta prioridad, con énfasis geográfico en el centro de la diversidad de especies; (iii) especies de prioridad media. Tales esfuerzos de recolección, combinados con un mayor énfasis en mejorar las tecnologías y métodos de conservación *ex situ*, realizar la caracterización genotípica y fenotípica de la diversidad silvestre colectada, monitorear las poblaciones silvestres *in situ* y por último, poner a disposición de la comunidad internacional de investigadores a los ancestros silvestres conservados y sus datos asociados, representan pasos claves para garantizar la disponibilidad a largo plazo de los recursos genéticos silvestres de este cultivo (Castañeda-Álvarez *et al.*, 2015).

Con respecto a la conservación *in situ*, Maxsted *et al.*, (2002), describe la conservación en campo en tres etapas: (a) planificación y establecimiento, (b) manejo y monitoreo, (c) utilización tradicional, general y profesional de los recursos, uniendo la conservación de campo con la conservación *ex situ*. Este modelo ha sido el pilar de la conservación *in situ* en la isla grande de Chiloé, donde las guardadoras del germoplasma nativo de papas, como por ejemplo las guardadoras de la comuna de Puqueldón, han conservado en sus huertas los genotipos bajo condiciones de existencia natural a través de los años.

De acuerdo con el segundo informe sobre el estado de los recursos fitogenéticos en el mundo para la Alimentación y la Agricultura (FAO, 2010) existen 98.285 accesiones de papa conservadas en 174 bancos de germoplasma en todo el mundo. Según lo indicado por Campos y Ortiz (2020), considerando un porcentaje estimado de accesiones únicas de entre un 25 a 30% del total, es posible suponer que se conservan en bancos de germoplasma como máximo entre 24.500 a 29.500 accesiones únicas de papa en todo el mundo. Los autores indican que 6 bancos de germoplasma poseen el 41% de las accesiones mundiales de papa, siendo los principales el Instituto Nacional Francés para la Investigación Agrícola (INRA) en Francia (11%), el Instituto Vavilov en Rusia (9%), el Centro Internacional de la Papa (CIP) en Perú (8%), el Instituto Leibniz De Genética De Plantas e Investigación de Cultivos y

Plantas (IPK) en Alemania (5%), el USDA-ARS en EE. UU. (5%) y el Instituto Nacional de Ciencias Agrobiológicas (NIAS) en Japón (3%). Por otra parte, Campos y Ortiz (2020), señalan que las colecciones mundiales de papa en conjunto consisten en un 15% de ancestros silvestres de la papa, un 20% de papa cultivada, 16% de materiales de investigación y mejoramiento, 14% de líneas avanzadas y 35% de accesiones no categorizadas.

El Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile (UACH) en Chile (BGP), conserva solamente accesiones de *Solanum* de origen chileno, por lo que no se dan duplicados con otras colecciones (Figura 1). El BGP, posee 519 accesiones colectadas en el país, 14 pertenecientes a la serie *Juglandifolia*, 104 pertenecientes a la serie *Etuberosa* y 401 de la serie *Tuberosa*. De esta última, 289 accesiones corresponden a *Solanum tuberosum* grupo *Chilotanum* constituyendo la colección más completa de accesiones únicas nativas de Chile (Contreras y Castro, 2008). En 2008, una gran parte de las accesiones del *Solanum tuberosum* grupo *Chilotanum* conservadas en el BGP fueron descritas e inscritas en el "Registro de Variedades Oficialmente Descritas" en el Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), a modo de resguardar el germoplasma nativo chileno.

Muñoz *et al.* (2016), analizaron dos colecciones nacionales de germoplasma nativo chileno (INIA-Remehue y SAG oficina Osorno) a través de cuatro marcadores moleculares microsatélites con el objetivo de (1) discriminar diferentes genotipos para catalogar con mayor precisión el número actual de variedades nativas chilenas, (2) evaluar la diversidad de genotipos potencialmente conocidos con la misma nomenclatura por los agricultores, y (3) comparar la diversidad alélica de germoplasma nativo con 44 variedades comerciales. De las 589 accesiones nativas analizadas, se encontraron 320 fenotipos alélicos diferentes, indicando esta cantidad diferentes genotipos en las colecciones. De estos, 158 pertenecientes a la colección del INIA no fueron encontrados en la colección del SAG. Estos 158 nuevos genotipos deberían incrementar el número de accesiones chilenas conocidas. Diferentes genotipos se conocían bajo el mismo nombre popular. En términos de diversidad alélica, el grupo de variedades comerciales contenía un subconjunto de los alelos dentro de la colección de SAG e INIA-Remehue.

Las papas nativas chilotas son un aporte clave al desarrollo de las variedades comerciales a nivel internacional, pero también forman parte de las culturas sudamericanas que prácticamente viven en torno a la papa, las que con sus variados colores, formas y texturas son parte de patrimonio cultural, social y alimenticio tanto de los habitantes del altiplano Perúboliviano, como del Archipiélago de Chiloé. Esto explica la necesidad de rescatar, preservar y proteger su cultivo. Cecilia Guineo Colguen, productora huilliche



Figura 1. Papas nativas de colores provenientes de la Isla Grande de Chiloé, conservadas en el Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile.

Figure 1. Native coloured potatoes from the Isla Grande de Chiloé, preserved in the Potato Germplasm Bank of the Universidad Austral de Chile.

y mujer guardadora de papa nativa, explica: “Los que somos del campo no podemos pasar un día sin comer papas. Es nuestro plato principal”. En su campo, en la localidad de Coipomó Rural, a 12 kilómetros de Ancud, Isla Grande de Chiloé, desarrolló un banco de semillas, entre ellas 20 accesiones de papas nativas, las que han sido usadas durante siglos por su pueblo. “Aprendimos de nuestra abuela, de nuestra madre”, cuenta Cecilia. “Nosotros como mujeres chilotas hemos tenido un papel fundamental como guardianas de semillas” y cuenta que durante el último tiempo ha crecido el interés en el país por consumir papas chilotas. “Los colores y formas de las papas son lo que más llaman la atención”, “Nosotros sembramos varias variedades y algunas para que no desaparezcan. En este proceso nos hemos dado cuenta de que de éstas hay al menos dos variedades que son resistentes a algunas enfermedades como el tizón y esa es una muy buena noticia”, dice esta agricultora, quien seguirá en su lucha por preservar el patrimonio genético de la Isla Grande de Chiloé (Consorcio papa Chile, 2021).

Para fomentar la producción y por ende la conservación de estas papas nativas, es que se han comenzado a desarrollar productos en base a papas nativas, como las papas fritas de colores que son comercializadas por cada vez más empresas de distintos segmentos. Hay empresas muy pequeñas que se diferencian por producir en forma artesanal y otras más grandes que venden snacks saludables. Un ejemplo es la empresa chilena TIKÁ que ha establecido una alianza con pequeños agricultores de Chiloé, beneficiando a casi 50 productores de papas del archipiélago, quienes podrán vender cerca de 280 toneladas de su producto por temporada (TIKÁ, 2022). Otro producto en base a papa nativa chilota es el Vodka producido por la empresa Sirena de Chiloé de la isla de San Pedro, en la comuna de Quellón, creando del primer vodka chileno hecho 100% con papa chilota y agua de vertiente. Sirena de Chiloé es tridestilado a nivel del mar, en un alambique de cobre y bronce con una columna fraccionada de 4 platos, calentado a leña. Se utilizan 8 kilos de papas para cada botella de vodka. Este vo-

dka ha recibido 5 premios internacionales por su alta calidad (Sirena de Chiloé, 2022). Se espera, en el corto plazo, que aumente el desarrollo de productos en base a las papas nativas de colores, como un elemento diferenciador, apoyando así a las comunidades locales y contribuyendo especialmente al segmento de alimentos saludables. Con esta motivación es que se lleva actualmente a cabo el proyecto FIC20-39, papas PLUS, proyecto ejecutado por la Universidad Austral de Chile y financiado por el Gobierno Regional de la Región de Los Ríos y su Consejo Regional (@papas_plus).

Avances en mejoramiento genético del cultivo de la papa *Solanum tuberosum* grupo *Chilotanum*

Históricamente se han realizado numerosas investigaciones para mejorar genéticamente el cultivo de papa, creando continuamente nuevas variedades con características agronómicas y/o nutricionales superiores. Dado que la base genética utilizada históricamente en el mejoramiento en papas ha sido bastante reducida (Bradshaw *et al.*, 2006), es necesario incorporar genes de material genético silvestre, los que aporten a la resistencia a estreses bióticos y abióticos bajo condiciones más extremas debidas al cambio climático, avanzar a una producción sustentable, permitiendo la reducción de las aplicaciones de pesticidas convencionales; cumpliendo estándares de mercado cada vez más exigentes. Por lo tanto, la conservación de los recursos genéticos *in situ* y *ex situ* tiene un rol preponderante, ya que durante años se han preservado las accesiones silvestres. Contreras (2008), curador del banco de germoplasma de papas de la Universidad Austral de Chile entre los años 1971 y 2010, estableció una serie de pasos para el mejoramiento del cultivo de la papa en base a papas nativas: 1) COLECTAS: Realizar amplias colectas de *Solanum* durante períodos de tiempo prolongados, 2) BANCOS DE GERMOPLASMA: Realizar un registro centralizado de los bancos genéticos en un determinado grupo de países, 3) EVALUACIONES: Evaluar el material genético desde el punto de vista nutricional y de resistencia a estreses bióticos y abióticos, y 4) DIFUSIÓN: Compartir y difundir la información existente, para dar a conocer colectas, evaluaciones, caracterizaciones, metodologías de mejoramiento, distribuciones y usos del material genético de *Solanum*, en encuentros nacionales e internacionales con científicos, investigadores y productores de papa. Dada la globalización y la facilidad con que hoy en día es posible comunicarse entre grupos de trabajo del área, es relevante crear sinergias y extender parte de la difusión a toda la cadena productiva y de comercialización de la papa, en post de informar e involucrar a todos los actores. Esta función la cumple la Asociación Latinoamericana de la Papa (ALAP) y a nivel nacional la Asociación Chilena de la Papa (ACHIPA). Esto cobra especial importancia en

este mundo que avanza a pasos agigantados y es deber considerar que el mejoramiento es un proceso lento de realizar, además el cual debe ser proyectado con 15 años de antelación, e integrar toda la información existente para permitir los avances requeridos tanto a nivel productivo como de mercado.

En las últimas décadas se ha investigado extensamente en búsqueda de genes de resistencia a patógenos para introgresarlos en las nuevas variedades de papa, como son las resistencias a virus Y de la papa (PVY), *Globodera rostochiensis* y *Globodera pallida*, así como diversos estudios en determinación de resistencias cuantitativas a *Pytophthora infestans*, entre otras. Distintos autores, han reportado diversas categorías de resistencia a virus y nematodos (Theodoluz *et al.*, 1992; Sáez *et al.*, 1993; López *et al.*, 2015) y a tizón tardío (Solano *et al.*, 2014; Figueroa, 2021) en las accesiones de papas nativas de Chile.

Solano *et al.* (2014), evaluaron la resistencia de 30 variedades locales de papa chilena a la infección natural por *Phytophthora infestans* durante dos temporadas de cultivo en el sur de Chile, observando una amplia variación de respuesta entre las accesiones locales durante la aparición del tizón tardío. El análisis comparativo de AUDPCr (Área Under the Disease Progress Curve) mostró que tres variedades locales lograron una alta resistencia a la enfermedad, mientras que la mayoría de las variedades se clasificaron en el rango moderadamente resistente a moderadamente susceptible. Los valores estimados de heredabilidades de las medias (se refiere a la raíz cuadrada de AUDPCr evaluadas en una muestra de 32 variedades de *Solanum tuberosum*, para determinar la resistencia a *P. infestans* bajo condiciones naturales de ocurrencia) fueron moderados a altos para el análisis conjunto de los dos años probados (0,65). Recientemente, Figueroa (2021), evaluó la patogenicidad de *P. infestans* en 10 genotipos nativos de papa, los cuales fueron sugeridos como genotipos moderadamente resistentes a *P. infestans* por el Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile. De los 10 genotipos de papa analizados, 5 mostraron una resistencia considerable en condiciones de campo, con valores bajos del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad, mientras que, en ensayos de laboratorio, 5 genotipos mostraron resistencia a *P. infestans* con bajo porcentaje de área de daño, el cual fluctuó entre 0,11% y 11,92%. Ambas investigaciones demuestran la existencia de genes de resistencia cuantitativa a patógenos complejos, como *P. infestans*, en genotipos nativos de papa. Por otro lado, López *et al.* (2015), utilizando marcadores moleculares vinculados a genes de resistencia para los virus PVY y PVX, y a nemátodos quistes de la papa (PCN) *Globodera* spp en el Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile. En este estudio, el gen de resistencia a PVY de *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* (Ryadg) se

determinó en mayor proporción que el gen de resistencia proveniente de *Solanum stoloniferum* (Rysto). Marcadores moleculares asociados a genes de resistencia a PCN se encontraron en mayor proporción para *Globodera pallida* que para *G. rostochiensis*, encontrándose accesiones que poseen ambos marcadores. El conocimiento de la existencia de genes de resistencia permite la acumulación de éstos al desarrollar nuevas variedades de papas, entregando resistencia a enfermedades y a patógenos relevantes a escala nacional e internacional (López *et al.*, 2015).

En cuanto a resistencias abióticas en general, evaluaciones sucesivas del material conservado en el Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile, han arrojado evidencias de la variabilidad y resistencia a estreses ambientales como estrés hídrico (Contreras, 1987), estrés por frío (Barrientos *et al.*, 1990, 1994; Ascencio *et al.*, 1996), alta salinidad (Romero *et al.*, 1990), aumentos de radiación UV-B (Vargas, 2014) y alta temperatura (Lizana *et al.*, 2017; Ávila-Valdés *et al.*, 2020).

A nivel molecular, se ha demostrado que la expresión constitutiva del gen ScCBF1 en *Solanum tuberosum* y *Solanum commersonii* mejora significativamente el crecimiento vegetativo y radicular bajo sequía en plántulas *in vitro*; aumentando el contenido de prolina en hojas y tallos, y la expresión del gen DNH10. Estos resultados, sugieren que la sobreexpresión constitutiva del gen ScCBF1 estaría asociada con algunos mecanismos de adaptación a sequía (Pino *et al.*, 2013), haciéndolo atractivo como fuente de tolerancia a este tipo de estrés. En cuando a resistencia a bajas temperaturas, Barrientos *et al.* (1994), analizaron la respuesta al frío en variedades de papa del Banco de Germoplasma de la Universidad Austral de Chile, y encontraron que dos accesiones de la especie *Solanum brevidens* (CON 870 y CON 876) resistieron el frío aumentando la concentración de fosfolípidos y galactolípidos, mientras que la accesión SPOO 4454 resistió el frío aumentando su concentración de prolina y carbohidratos. Con respecto a aumentos de radiación UV-B, Vargas (2014), demostró que un aumento del 11% de la radiación UV-B incidente y el consecuente aumento de la relación UVB/PAR de 0,607 a 0,702 kJ m⁻² d⁻¹/MJ m⁻² d⁻¹, afectó diferencialmente el rendimiento de variedades nativas y comerciales de papa, afectándose significativamente sólo una de las variedades comerciales evaluadas. Esto podría sugerir que existe tolerancia de los genotipos nativos de papa analizados a elevada radiación UV-B. Lizana *et al.* (2017), evaluaron el impacto de temperaturas moderadamente altas (temperaturas entre 15-32 °C que se caracterizan por producir cambios en la tasa y duración de los procesos de desarrollo y crecimiento; Stone, 2000) sobre el rendimiento y las características fisiológicas durante el llenado de tubérculos (TB) de dos variedades nativas chilenas y tres variedades co-

merciales de papas. Los resultados demostraron que aumentos de temperatura de 20 días durante el llenado de los tubérculos, simulando cambios esperados en futuros escenarios de cambio climático en el sur de Chile, no afectaron adversamente el rendimiento de los tubérculos bajo condiciones de riego. Por el contrario, y de acuerdo con los experimentos realizados, un aumento de temperatura moderado durante 20 días al comienzo del llenado de los tubérculos podría ser efectivo para aumentar el rendimiento de los tubérculos (TY) según el genotipo. Ávila-Valdés *et al.* (2020), evaluaron el efecto de temperaturas moderadamente altas por 40 días, durante el llenado de los tubérculos sobre el rendimiento y las propiedades de calidad de los genotipos de papa nativos y comerciales chilenos, bajo diferentes escenarios de disponibilidad de agua. Los resultados indicaron que este período de aumento de temperatura (+3,1-6,9 °C) no afectó negativamente el rendimiento ni la calidad de los tubérculos en condiciones de secano en el sur de Chile. Sin embargo, se demostró que una extensión del periodo de aumento de temperatura durante el llenado de los tubérculos de 40 días versus 20 días determinados por Lizana *et al.* (2017), suprime la ventaja en el rendimiento que había sido detectada al calentar solo 20 días a inicio del llenado de los tubérculos.

Respecto del aporte nutricional de las papas, Ah-Hen *et al.* (2012), evaluaron la actividad antioxidante y el contenido de fenoles totales en 12 genotipos de papa nativa chilena. Los autores, mostraron que el contenido de fenoles totales varió en las muestras de papas sin piel desde 191 hasta 1864 mg 100 g⁻¹ MS, mientras que en las muestras con piel estos valores varían entre 345 y 2852 mg 100 g⁻¹ MS. El contenido de fenoles varió dependiendo de si estaban con o sin piel. La actividad antioxidante fue mayor en las papas con piel, con el mayor valor para la papa nativa 'NG-6' o 'Bruja', mientras que la variedad comercial Shepody mostró actividad prooxidante y tuvo un contenido de fenoles totales relativamente más bajo. Los resultados también indicaron una mayor concentración de fenoles totales en la epidermis de las papas nativas chilenas, excepto en la variedad 457-CON-1157, que mostró un contenido de fenoles totales estadísticamente igual a las variedades control (Shepody y Desirée).

Recientemente, Solís *et al.* (2021), analizaron genes de síntesis de antocianinas en 96 accesiones nativas de papa del Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile, determinando la diversidad alélica de los loci D, P y R. Se concluyó que la mutación en el SNP584 del locus D estaba presente en las accesiones altas en antocianinas, pero también en 12 accesiones con bajo contenido de antocianinas. Sin embargo, las 36 accesiones que carecen de esta mutación mostraron bajos niveles de antocianinas. Además, se encontró gran diversidad alélica en el locus P, donde los

alelos están asociados positivamente con la pigmentación púrpura en la mayoría de las accesiones. Esto permitiría seleccionar las accesiones con mayor contenido de antocianinas, componente relevante también en el ámbito de alimentación y salud, dados los múltiples beneficios que otorgan las antocianinas a la salud (Khoo *et al.*, 2019; Fernández y Lizana, 2020).

El contenido de antocianinas de los tubérculos de papa puede ser modificado por las condiciones ambientales. En este contexto, Qi *et al.* (2020), estudiaron el efecto de la radiación UV-B en la calidad de tubérculos de papa morada, evaluando el contenido nutricional de papas moradas cultivadas en macetas; las que presentaron un aumento significativo en el contenido de almidón, azúcares solubles, proteínas, antocianinas y fenoles cuando las plantas fueron sometidas a una intensidad de radiación UV-B de $0,24 \text{ Kj m}^{-2}$, mientras que el contenido de fenoles y flavonoides aumentó a una intensidad de radiación UV-B de $0,48 \text{ Kj m}^{-2}$. Por otra parte, Sariego (2020), encontró una reducción de las antocianinas presentes en tubérculos de accesiones del Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile (papas nativas y líneas mejoradas), por aumento de $3 \text{ }^\circ\text{C}$ en la temperatura del aire, evaluaciones realizadas en el marco del proyecto FIA PYT 2018-0023 "Evaluación de líneas mejoradas de papas nativas (patrimonio fitogenético nacional) adaptadas a nuevas condiciones de estrés hídrico y térmico con una mayor valorización comercial del producto" apoyado por la Fundación para la Innovación agraria (FIA).

Debido a la variabilidad y fácil degradación de las antocianinas, Vergara *et al.* (2020), estudiaron el efecto de la maltodextrina y las condiciones de secado por aspersión sobre la eficiencia de encapsulación y la bioaccesibilidad de antocianinas a partir del extracto de papa cultivada de pulpa morada, sin especificar de qué variedades fueron obtenidas. El extracto rico en antocianinas se obtuvo a partir de papa púrpura y se microencapsuló obteniendo micropartículas con un 86% de eficiencia de encapsulación. En este estudio, se observó que el efecto protector de la microencapsulación sobre las antocianinas era estable durante el almacenamiento y la digestión *in vitro* y que la constante de velocidad de degradación de antocianinas fue significativamente menor para el extracto de papa púrpura asociado con maltodextrina en comparación al extracto de papa púrpura sin maltodextrina. Los autores, concluyeron que la microencapsulación es una estrategia efectiva para proteger a las antocianinas de papa púrpura, permitiendo que las antocianinas puedan ser una opción como colorante estable para uso en la industria alimentaria y una nueva alternativa de uso que incentive la producción y comercialización de papas de colores.

Respecto de la resistencia al almacenamiento y las características para el procesamiento de las papas, se han desarrollado herramientas biotecnológicas, que

permiten mejorar el almacenamiento en frío y las características de procesamiento en la papa, silenciando el gen de la invertasa vacuolar (VInv) que codifica una proteína que descompone la sacarosa en glucosa y fructosa, minimizando la acumulación de azúcares reductores en papas procesadas. Para esta investigación Clasen *et al.* (2016), utilizaron TALENs (Transcription activator-like effector nuclease). Esta modificación genética, evita el pardeo de las papas durante la fritura, aspecto altamente valorado por la industria en las variedades de papa que utiliza para sus procesos. La edición genómica es la herramienta biotecnológica más reciente implementada en el mejoramiento genético, utilizada principalmente para activar o silenciar genes candidatos. La combinación más utilizada actualmente es CRISPR/Cas9. En papa, Veillet *et al.* (2019), produjeron mutantes en dos cultivares tetraploides utilizando la expresión estable o transitoria de los componentes CRISPR/Cas9 para eliminar el gen StGBSSI productor de amilosa. Se crearon con éxito mutantes tetraalélicos con biosíntesis de amilosa alterada, lo que confirma la pérdida de función de la proteína StGBSSI. También se demostró la prueba de concepto de la edición de bases CRISPR/Cas9 en la papa tetraploide, apuntando a dos loci que codifican motivos catalíticos de la enzima StGBSSI. Usando un editor de bases de citidina (CBE), se indujo sustituciones de ADN de manera eficiente y precisa en el locus de codificación de KTGGL, lo que llevó a una variación discreta en la secuencia de aminoácidos y generó un alelo de pérdida de función. La tecnología CRISPR/Cas9 y TALEN podrían en el mediano plazo acelerar la mejora de papa nativa chilena, tanto en este, como en otros caracteres de interés como resistencia a estreses bióticos y abióticos, contenido de moléculas antioxidantes (fenoles, flavonoides, antocianinas), así como también secuenciar genes de interés en papas nativas.

CONCLUSIONES

La papa (*Solanum tuberosum* L) posee una alta biodiversidad, es el principal cultivo no cerealero en producción, el tercer cultivo más importante en términos de consumo humano y uno de los cultivos con más amplio patrón de distribución en el mundo. Por lo anterior, la papa juega un rol fundamental en la seguridad alimentaria y la superación de la pobreza a nivel global.

Se han caracterizado dos principales especies de papa de la sección *Petota* de la serie *Tuberosa*: *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*, reclasificada como *S. tuberosum* grupo *Chilotanum*, la que se origina en el sur de Chile y *Solanum tuberosum* grupo *Andigenum*, colectada en diferentes partes de América del Sur. Entre las especies de *Solanum* se encuentran ploidías desde diploides hasta pentaploides, siendo las más comunes las diploides y la tetraploides.

El Banco de Germoplasma de la Universidad Austral de Chile data de 1956 y conserva *ex situ* la mayor parte de la diversidad de *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*. En la actualidad, posee 289 accesiones de papa del grupo *Chilotanum* genética y fenotípicamente distintas, las cuales son la base para nuevos desarrollos. La conservación del germoplasma de papas *in situ* está concentrada principalmente en la Isla Grande de Chiloé, liderado principalmente por las guardadoras de papa nativa y agricultores pequeños, apoyados por organizaciones gubernamentales, siendo consideradas tanto las papas como las guardadoras un tesoro de la humanidad. Las empresas privadas como TIKA y Sirena de Chiloé, crean la principal demanda de papas nativas que tiene el lugar.

En la colección nativa de papa chilena del Banco de Germoplasma de Papas de la Universidad Austral de Chile se han encontrado resistencias a factores bióticos, como hongos, virus y nemátodos, y abióticos, como sequía, altas temperaturas, y otros, además de accesiones altas en fenoles y antocianinas. El aporte de las accesiones nativas es crucial en el desarrollo de nuevas variedades de papa adaptadas a la variabilidad climática de nuestro país y a los cambios climáticos globales y, con resistencias duraderas a plagas y enfermedades, además de atributos saludables y atractivos para las nuevas tendencias de consumo.

El germoplasma chileno de papas es considerado como el ancestro de la papa cultivada de las variedades en gran parte del mundo y pretende seguir aportando genes para la seguridad alimentaria de la humanidad.

REFERENCIAS

- Ah-Hen, K., Fuenzalida, C., Hess, S., Contreras, A., Vega-Gálvez, A., Lemus-Mondaca, R., 2012. Antioxidant capacity and total phenolic compounds of twelve selected potato landrace clones grown in southern Chile. *Chilean Journal of Agricultural Research* 72 (1), 3–9.
- Ames, M., Spooner, D., 2008. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. *American Journal of Botany* 95 (2), 252–257.
- Asencio, S.A., Contreras, A., Huber, A., Alberdi, M., 1996. Respuestas a frío en cultivares del Germoplasma Chileno de Papas (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* Hawkes) *Phyton* 59, 123–130.
- Ávila-Valdés, A., Quinet, M., Lutts, S., Martínez, J.P., Lizana, X.C., 2020. Tuber yield and quality responses of potato to moderate temperature increase during tuber bulking under two water availability scenarios. *Field Crops Research* 251, 107786. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107786>
- Barrientos, M., Contreras, A., Alberdi, M., 1990. Resistencia al frío y cambios lipídicos foliares en diferentes etapas del desarrollo de *Solanum maglia* Schlecht. *Phyton* 51 (2), 133–138.
- Barrientos, M., Mol, E., Peruzzo, G., Contreras, A., Alberdi, M., 1994. Responses to cold of Chilean wild *solanum* species. *Environmental and Experimental Botany* 34 (1), 47–54.
- Bitter, G., 1912. *Solan nova vel minus cognita*. *Fedde Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 361–364.
- Bukasov, S., 1939. The origin of potato species. *Phycis (Argentina)* 18, 41–46.
- Bukasov, S., 1966. Die Kulturarten der Kartoffel und ihre wildwachsenden Vorfahren. *Zeitschr für Pflanzenzüchtung* 55, 139–164.
- Buksasov, S., 1970. Cytogenetic problems of evolution of the potato species of the section *Tuberosarium* (Dun.) Buk. genus *Solanum*. *Russian Journal of Genetics* 6, 84–95.
- Brown, C., 1990. Modern evolution of the cultivated potato gene pool, in: Vayda, M., Parrk, W. (Eds.), *The molecular and cellular biology of the Potato*. CAB International, Wallingford, pp. 1–11.
- Bradshaw, J., Bryan, G., Ramsay, G., 2006. Genetic resources (including wild and cultivated *solanum* species) and progress in their utilisation in potato breeding. *Potato Research* 49, 49–65.
- Campos, H., Ortiz, Ó., 2020. *The Potato Crop. Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind*. Ed. Springer Nature, Switzerland. ISBN 978-3-030-28683-5 (eBook).
- Castañeda-Álvarez, N.P., de Haan, S., Juárez, H., Houry, C.K., Achicanoy, H.A., Sosa, C.C., 2015. *Ex Situ Conservation Priorities for the Wild Relatives of Potato (Solanum L. Section Petota)*. *PLoS ONE* 10 (4), e0122599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122599>
- ChileBio, 2019. Proyecto público mejorará adaptación de papas nativas chilenas al cambio climático <https://www.chilebio.cl/2019/09/16/proyecto-publico-mejorara-adaptacion-de-papas-nativas-chilenas-al-cambio-climatico/>
- Cohen, J.I., Williams, J.T., Plucknett, D.L., Shands, H., 1991. Ex situ conservation of plant genetic resources: global development and environmental concerns. *Science* 253, 866–872.
- Cong, L., Ran, F.A., Cox, D., Lin, S., Barretto, R., Habib, N., 2013. Multiplex genome engineering using CRISPR/Cas systems. *Science* 339, 819–823. <https://doi.org/10.1126/science.1231143>
- Consorcio papa Chile, 2021. Papas nativas de Chiloé: su aporte a Chile y al mundo. <https://www.papachile.cl/papas-nativas-de-chiloe-su-aporte-a-chile-y-al-mundo/>
- Contreras, A., 1969. Análisis y pauta de clasificación de clones de papa recolectados en el sur de Chile. Tesis Licenciatura en Agronomía Valdivia. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias.
- Contreras, A., 1987. Germoplasma chileno de papas (*Solanum* ssp.). *Anales del Simposio Recursos Fitogenéticos: 20-22 de noviembre de 1984, Valdivia*. Universidad Austral de Chile-International Board for Plant Genetic Resources (UACH-IBPGR). Valdivia, Chile, pp. 43–75
- Contreras, A., Mancilla, R., 1989. Electroforesis de proteínas y esterases como método químico de identificación en papas. *Turrialba* 39 (2), 193–198.
- Contreras, A., 2000. Colectas de *Solanum* en Chile y su manufactación. Congreso Iberoamericano de investigación desarrollo en patata. 3-6 de julio del 2000, España. 350 p.
- Contreras, A., 2008. Uso de especies silvestres y cultivadas en el mejoramiento de la papa. *Agro Sur* 36 (3), 115–129.
- Contreras A., Castro, I., 2008. Catálogo de variedades de papas nativas de Chile. Universidad Austral de Chile: Valdivia. Chile. <http://www.potatogenebank.cl/>

- Clasen, B.M., Stoddard, T.J., Luo, S., Demorest, Z.L., Li, J., Cedrone, F., 2016. Improving cold storage and processing traits in potato through targeted gene knockout. *Plant Biology Journal* 14, 169–176. <https://doi.org/10.1111/pbi.12370>
- Clot, C., Polzer, C., Prodhomme, C., Schuit C., Engelen C., Hutten R., van Eck, H., 2020. The origin and widespread occurrence of Sli-based self-compatibility in potato. *Theoretical and Applied Genetics* 133, 2713–2728.
- Dillehay, T.D., Pino, M., Ocampo, C., 2020. Comments on Archaeological Remains at the Monte Verde Site Complex, Chile, PaleoAmerica. <https://doi.org/10.1080/20555563.2020.1762399>
- Douches, D., Ludlam, K., Freyre, R., 1991. Isozyme and plastid DNA assessment of pedigrees of nineteenth century potato cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 82, 195–200.
- Esvelt, K.M., Wang, H.H., 2013. Genome-scale engineering for systems and synthetic biology. *Molecular Systems Biology* 9, 641. <https://doi.org/10.1038/msb.2012.66>
- Food and Agriculture Organization (FAO), 2010. The second report on the state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. FAO, Rome, Italy. <https://www.fao.org/3/i1500e/i1500e.pdf>
- Food and Agriculture Organization (FAO), 2019. The State of the World's Biodiversity for Food and Agriculture, in: Bélanger, J., Pilling, D. (Eds.), FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome. 572 pp. <http://www.fao.org/3/CA3129EN/CA3129EN.pdf>
- Food and Agriculture Organization (FAO), 2021. Estadísticas productivas. <http://www.fao.org/faostat/es/-data>
- Fernández, R., Lizana, X.C., 2020. Antocianinas en *Solanum tuberosum*: Una revisión. *Agro Sur* 48 (2), 1–8. <https://doi.org/10.4206/agrosur.2020.v48n2-01>
- Figueroa, F., 2021. Quantification of Resistance to *Phytophthora infestans* in Chilean Native Potatoes with Genetic Approaches of Durable Resistance. Tesis de magíster. Escuela de Graduados. Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias. Universidad Austral de Chile.
- Glendinning, D., 1975. Chilean potatoes: an appraisal. *Potato Research* 18, 306–307.
- Haverkort, A., de Ruijter, F.J., van Evert, F.K., Conijn, J.G., Rutgers, B., 2014 Worldwide sustainability hotspots in potato cultivation. 1. Identification and mapping. *Potato Research* 56, 343–353.
- Hawkes, J., 1956. Taxonomic studies on the tuber-bearing *Solanum*. I. *Solanum tuberosum* and the tetraploid species complex. *Proceedings of the Linnean Society of London* 166, 97–144.
- Hawkes, J., 1972a. Evolutionary relationships in wild tuber-bearing *Solanum* species. *Symposia Biologica Hungarica* 12, 65–69.
- Hawkes, J., 1972b. Evolution of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. *Symposia Biologica Hungarica* 12, 183–188.
- Hawkes, J., 1990. Potato: Systematics and biodiversity, in: Hawkes, J. (Ed.), *The Potato evolution, biodiversity and genetic resources*, Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 62–67.
- Hosaka, K., Hanneman, R., 1998. Genetics of self-compatibility in a self-incompatible wild diploid potato species *Solanum chacoense*. 1. Detection of an S locus inhibitor (Sli) gene. *Euphytica* 99, 191–197.
- Huaman, Z., Spooner, D., 2002. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* SECT. *Petota*). *American Journal of Botany* 89 (6), 947–965.
- Jopia, J., 1997. Clasificación de clones de papa chilena (*Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* Hawkes) por electroforesis de proteínas. Tesis Licenciatura en Agronomía. Valdivia. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias <http://cybertesis.uach.cl/tesis/uach/2004/fap438e/xhtml/sdx/fap438e-TH.back.1.xhtml>
- Khoo, H., Lim, S., Azlán, A., 2019. Evidence-Based Therapeutic Effects of Anthocyanins from Foods. *Pakistan Journal of Nutrition* 18, 1–11.
- Lizana, X.C., Ávila, A., Tolaba, A., Martínez, J.P., 2017. Field responses of potato to increased temperature during tuber bulking: projection for climate change scenarios, at high-yield environments of southern Chile. *Agricultural and Forest Meteorology* 239, 192–201.
- López, M., Riegel, R., Lizana, C., Behn, A., 2015. Identification of virus and nematode resistance genes in the Chilota Potato Genebank of the Universidad Austral de Chile. *Chilean Journal of Agricultural Research* 75 (3), 320–327.
- Macías, M., 1986. Identificación de clones de papa chilena (*Solanum tuberosum* L.) por electroforesis de proteínas y esterases. Tesis Licenciatura en Agronomía. Valdivia. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias <http://cybertesis.uach.cl/tesis/uach/2004/fap438e/xhtml/sdx/fap438e-TH.back.1.xhtml>
- Macías, M., Mancilla, R., Contreras, A., 1989. Identificación de clones de papa chilena (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) por electroforesis de proteínas y esterases. *Agro Sur* 17 (1), 56–63.
- Maxted, N., Guarino, L., Myer, L., Chiwona, E.A., 2002. Towards a methodology for on-farm conservation of plant genetic resources. *Genetic Resources and Crop Evolution* 49, 31–46.
- Montaldo, A., Sanz, C., 1962. Las especies de papas silvestres y cultivadas de Chile. *Agricultura Técnica* 2, 66–152.
- Muñoz, M., Folch, C., Rodríguez, F., Kalazich, J., Orena, S., Santos, J., Vargas, R., Fahrenkrog, A., Puga, A., 2016. Genotype number and allelic diversity overview in the national collection of Chilean potatoes. *Potato Research* 59 (3), 227–240.
- Nei, M., 1987. *Molecular population genetic and evolution*. Columbia University Press, New York.
- Qi, W., Ma, J., Zhang, J., Gui, M., Li, J., Zhang, L., 2020. Effects of low doses of UV-B radiation supplementation on tuber quality in purple potato (*Solanum tuberosum*). *Plant Signal & Behavior* 15 (9), 1783490.
- Pérez, 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 microsatélites. Tesis. Escuela de Agronomía. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Austral de Chile <http://cybertesis.uach.cl/tesis/uach/2004/fap438e/pdf/fap438e.pdf>
- Pino, M.T., Ávila, A., Molina, A., Jeknic, Z., Chen, T.H.H., 2013. Enhanced *in vitro* drought tolerance of *Solanum tuberosum* and *Solanum commersonii* plants overexpressing

- the ScCBF1 gene. *Ciencia e Investigación Agraria* 40 (1), 171–184.
- Plaisted, R., Hoopes, R., 1989. The past record and future prospects for the use of exotic potato germplasm. *American Potato Journal* 66, 603–627.
- Raker, C., Spooner, D., 2002. Chilean tetraploid cultivated potato, *Solanum tuberosum*, is distinct from the Andean populations: Microsatellite Data. *Crop Science* 42, 1451–1458.
- Reiche, C., 1910. *Flora de Chile*. Santiago, Chile.
- Ross, H., 1958. Ausgangsmaterial für die Züchtung, in: Kappert, H., Rudolf, W. (Eds.), *Handbuch der Pflanzenzüchtung*. 3 Züchtung der Knollen und Wurzelfruchtarten, Paul Parey, pp. 43–59.
- Saez, J., Theodoluz, C., Poblete, F., Contreras, A., Hubert, E., Meza-Basso, L., 1993. Chilean potato germplasm with resistance to potato viruses Y and S. *Euphytica* 69, 135–140.
- Simmonds, N., 1979. Potatoes, in: Simmonds, N. (Ed.), *Evolution of crop plants*, New York, pp. 279–283.
- Sariego, F., 2020. Compuestos antioxidantes y rendimiento en genotipos de papas bajo tratamientos de temperatura y disponibilidad hídrica en el sur de Chile. Memoria presentada como parte de los requisitos para optar al título de Ingeniero Agrónomo, Universidad Austral de Chile.
- Sirena de Chiloé, 2022. <http://sirenadechiloe.cl/historia/>
- Solis, J.L., Muth, J., Canales, J., Lizana, C., Pruefer, D., Riegel, R., Behn, A., 2021. Allelic diversity of three anthocyanin synthesis genes in accessions of native *Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* at the Potato Genebank of the Universidad Austral de Chile. *Genetic Resources and Crop Evolution* 69, 297–314.
- Spooner, D., Contreras, A., Bamberg, J., 1991. Potato germplasm collecting expedition to Chile, 1989, and utility of the Chilean species. *American Potato Journal* 68, 681–690.
- Spooner, D., Nuñez, J., Trujillo, G., Herrera, M., Guzmán, F., Ghislain, M., 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *National Academy of Sciences* 104 (49), 19398–19403.
- Spooner, D., Rodríguez, F., Polgár, Z., Ballard, H., Jansky, S., 2008. Genomic Origins of Potato Polyploids: GBSSI Gene Sequencing Data. *Crop Science* 48 (S1), S27–S36.
- Stone, P., 2000. The effect of heat stress on cereal yield and quality, in: Basra, A.S. (Ed.), *Crop Responses and Adaptation to Temperature Stress*. Food Products Press, Binghamton, New York, pp. 243–291.
- Theodoluz, G., Saez-Vasquez, J., Poblete, F., Contreras, A., Hubert, E., Meza-Basso, L., 1992. The incidence of potato virus X, Y and S in the Chilota collection. *American Potato Journal* 69 (12), 827–830.
- TIKA, 2022. <https://tikafoods.com/>
- Vargas, C., 2014. Efecto del incremento en la radiación UV-B y la temperatura en variedades comerciales y accesiones nativas del banco de germoplasma chileno de papa. Memoria de título, Escuela de Agronomía, Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias, Universidad Austral de Chile. <http://cybertesis.uach.cl/tesis/uach/2014/fav297e/doc/fav297e.pdf>
- Veillet, F., Chauvin, L., Kermarrec, M-P., Sevestre, F., Merrer, M., Terret, Z., Szydłowski, N., Devaux P., Gallois J.L., Chauvin J.E., 2019. The *Solanum tuberosum* GBSSI gene: a target for assessing gene and base editing in tetraploid potato. *Plant Cell Report* 38 (9), 1065–1080.
- Vergara, C., Pino, M., Zamora, O., Parada, J., Pérez, R., Uribe, M., Kalazich, J., 2020. Microencapsulation of anthocyanin extracted from purple flesh cultivated potatoes by spray drying and its effects on *in vitro* gastrointestinal digestion. *Molecules* 25, 722.
- Watanabe, K., Peloquin, S., 1989. Occurrence of 2n pollen and ps\gene frequencies in cultivated groups and their related wild species in tuber-bearing Solanums. *Theoretical and Applied Genetics* 78, 329–336.

