

MEJORA GENÉTICA DE PATATA PARA COMPUESTOS BIOACTIVOS Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE

Roberto Tierno Fernández

Tesis doctoral
2017

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

MEJORA GENÉTICA DE PATATA PARA COMPUESTOS BIOACTIVOS Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE

Roberto Tierno Fernández

Tesis doctoral

Director: Dr. D. José Ignacio Ruiz de Galarreta



Tutora: Dra. D^a. M^a Teresa Lacuesta Calvo



Universidad del País Vasco Euskal Herriko Unibertsitatea

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin la participación de muchos compañeros que, en mayor o menor medida, han contribuido a la realización de esta tesis. En primer lugar, mi reconocimiento al director de tesis, José Ignacio Ruiz de Galarreta, que apostó por mí desde el primer momento y durante este tiempo, me ha dado toda la confianza, libertad y apoyo que he necesitado. A la dirección de Neiker, por haberme acogido durante estos cuatro años y al INIA, organismo que financió este proyecto y posibilitó mi formación. Al Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la UPV-EHU, por permitirme presentar este trabajo y especialmente a la Dra. M^ª Teresa Lacuesta Calvo por aceptar ser tutora de esta tesis. Quiero agradecer la paciencia y buena disposición de muchas personas sin cuyas enseñanzas y consejos este trabajo jamás hubiera podido realizarse. Entre ellas, quiero hacer una mención muy especial a Isi, Carlos Castaño, Carlos Herrán y Bego. Otras personas con las que he tenido la oportunidad de trabajar y formarme son Ainara, Carmen, Silvia, Patrick Riga, Leire, Berdaitz y Jon. Por supuesto, quiero y debo reconocer también el inestimable aporte de Néstor, Raquel López, Mikel González, Emma López de Armentia, Jon Lemos y otros camaradas becarios, cuya guía, consejo y conocimiento ha sido determinante. Tampoco me olvido de la gente de campo, particularmente Manolo y Pascual, pero también Mari Ángeles, Andoni y compañía, siempre dispuestos a echar una mano aportando una experiencia y conocimiento imprescindibles.

Además, quiero expresar un agradecimiento muy especial a toda la gente que durante estos años ha pasado por el centro y con los que he tenido la oportunidad de trabajar, compartir muchos ratos y aprender: Sara, Irune, Yuri, Bea, etc. Sin embargo, siento una gratitud especial hacia mis colegas Álvaro e Iker, con los que he trabajado más estrechamente y durante más tiempo. Además de haber contribuido a este trabajo de forma decisiva, tanto directa como indirectamente, son maestros de muchas cosas y grandes personas. Quiero dar las gracias también a mis compañeros de pasillo, muchos de los cuales ya han sido mencionados, y hacer una mención muy especial a mi tocayo Roberto. A pesar de que nuestra coexistencia como vecinos de despacho ha sido relativamente breve, añoraré nuestras conversaciones en las que pude comprobar que, además de un pozo de sabiduría, es una gran persona.

Por último, quiero dar las gracias al equipo de la oficina (Ana, Cristina, Deiene, Yolanda, Iratxe y Ernesto), por su paciencia y amabilidad. A Leire, Mónica, Ana, Iratxe, Sonia, Enrique y demás gente de biotecnología, por encontrar siempre un momento para echarme una mano y resolver mis dudas. A Raquel, María Eugenia, Ion, Imanol y demás miembros del departamento de sanidad vegetal, siempre dispuestos y con buenas palabras. Al personal de mantenimiento, José Ignacio, Carlos y Kike, por estar ahí siempre que tuve algún problema técnico. A Iranzu y Alex, integrantes del equipo de marketing y comunicación, con quienes he tenido la oportunidad de trabajar codo con codo en la organización del Congreso de Mejora de Plantas 2016, pasando muy buenos ratos y aprendiendo a valorar la enorme tarea que supone conseguir que todo salga bien. También a Ana Carrasco, que me desveló el mundo del cultivo sin suelo y, por supuesto, a Maite, siempre atenta y con una sonrisa.

Por último, dar las gracias a mi familia y amigos. Sólo ellos son siempre realmente imprescindibles.

ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS

ADN: ácido desoxirribonucleico
AFLP: Amplified Fragment Length Polymorphism
AKT: *Arabidopsis* K⁺ transporter (Transportador de K⁺ de *Arabidopsis*)
AMMI: Additive Main Effects and Multiplicative Interactions
AMV: Alfalfa Mosaic Virus
AN1: Anthocyanin 1
AOAC: Association of Analytical Communities (Asociación de Comunidades Analíticas)
APLV: Andean Potato Latent Virus
APMV: Andean Potato Mottle Virus
ANS: Anthocyanin synthase (Antocianina sintasa)
bch: β-carotene 3-hydroxylase (β-carotene 3-hidroxilasa)
BCTV: Beet Curly Top Virus
bHLH: Basic helix-loop-helix
BLUP: Best Linear Unbiased Predictor (Mejor Predictor Linear Insesgado)
°C: grados Celsius
C3H: *p*-coumarate 3-hydroxylase (*p*-coumarato 3-hidroxilasa)
C4H: Cinnamate 4-hydroxylase (Cinnamato 4-hidroxilasa)
Ca: Calcio
CCD: Carotenoid cleavage dioxygenases
CCX: Cation exchanger (Intercambiador de cationes)
CDF: Cation diffusion facilitator (Facilitador de la difusión de cationes)
CG1: First Clonal Generation (Primera Generación Clonal)
CG2: Second Clonal Generation (Segunda Generación Clonal)
CG3: Third Clonal Generation (Tercera Generación Clonal)
CHI: Chalcone isomerase (Chalcona isomerasa)
CHS: Chalcone synthase (Chalcona sintasa)
CHX: Cation/H⁺ exchanger (Intercambiador de cationes/H⁺)
Chy: β-carotene hydroxylase (β-caroteno hidroxilasa)
CIP: Centro Internacional de la Papa
CL1: Clon de primer año
CL2: Clon de segundo año
CL3: Clon de tercer año
cm: centímetro
CMV: Cucumber Mosaic Virus
CNGC: Cyclic-nucleotide gated channel
CrtB: Phytoene synthase (Fitoeno sintasa)
CrtI: Phytoene desaturase (Fitoeno desaturasa)
CrtY: Lycopene β-cyclase (Licopeno β-ciclasa)
CRTISO: Carotene cis-trans isomerasa (Carotene cis-trans isomerase)
Cu: Cobre
cvs: cultivares
DArT: Diversity Arrays Technology
DFR: Dihydroflavonol 4-reductase (dihidroflavonol 4-reductasa)
DXS: 1-deoxy-d-xylulose-5-phosphate synthase (1-deoxi-D-xilulosa 5-fosfato sintasa)
EBN: Endosperm Balance Number (Número de Balance del Endospermo)
EBV: Expected Breeding Value (Valor de Mejora Esperado)
EDTA: Ácido etilendiaminotetraacético
EFSA: European Food Safety Authority (Autoridad Europea de Seguridad Alimentaria)
ELISA: Enzyme-Linked Immuno Sorbent Assay (Ensayo por Inmunoabsorción Ligado a Enzimas)
F1: Primera generación filial de la descendencia de dos parentales diferentes
F2: Segunda generación filial procedente de la F1

F3H: Flavanone 3-hydroxylase (Flavanona 3-hidroxilasa)
FAO: Organización para la Agricultura y la Alimentación
Fe: Hierro
FPN: Ferroportin (Ferroportina)
FRO: Ferric reductase-oxidase
g: gramos
GCA: General Combining Ability (Aptitud Combinatoria General)
GEI: Genotype · Environment Interactions (Interacciones Genotipo · Ambiente)
H: Hidrógeno
H²: Broad-sense heritability (Heredabilidad en sentido amplio)
h²: Narrow-sense heritability (Heredabilidad en sentido estricto)
ha: hectárea
HAK: High affinity K⁺ transporter (Transportador de K⁺ de alta afinidad)
HKT: High-affinity K⁺ transporter (Transportador de K⁺ de alta afinidad)
HPTLC: High Performance Thin Layer Chromatography (Cromatografía en Capa Fina de Alta Resolución)
HCT: Hydroxycinnamoyl-CoA: shikimate hydroxycinnamoyl transferase (Hidroxicinamoil-CoA: shikimato hidroxicinamoil transferasa)
HQT: Hydroxycinnamoyl-CoA: quinate hydroxycinnamoyl transferase (Hidroxicinamoil-CoA: quinato hidroxicinamoil transferasa)
IREG: Iron-regulated protein (Proteína regulada por hierro)
ISSR: Inter Simple Sequence Repeats
ITP: Iron transporter protein (Proteína transportadora de hierro)
K: Potasio
KCO: K⁺ channel outward-rectifier
kg: kilogramo
KIR: K⁺ Inward Rectifier
KORC: Outward Rectifying K Channel
KT: K⁺ transporter (Transportador de K)
KUP: K⁺ uptake permease
l: litro
LCYb: Lycopene β-ciclase (Licopeno β-ciclase)
LCYe: Lycopene ε-ciclase (Licopeno ε-ciclase)
LSD: Least Significant Difference (Mínima Diferencia Significativa)
M: molar
MAGRAMA: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente
MAS: Marker Assisted Selection (Selección Asistida por Marcadores)
MATE: Multi-drug and toxin efflux
mg: miligramo
Mg: Magnesio
MHX: Mg²⁺/H⁺ antiporter
ml: mililitro
mM: milimolar
Mpb: megapares de bases
MRS2: Mitochondrial RNA splicing 2
MYB: Proteína proto-oncogen de la familia de factores de transcripción de la familia mieloblastosis
N: Nitrógeno
NAS: Nicotianamine synthase (Nicotianamina sintasa)
ng: nanogramo
NHX: Na⁺/H⁺ exchanger (Intercambiador de Na⁺/H⁺)
NJ: Neighbor Joining
nm: nanómetros
NRAMP: Natural-resistance-associated macrophage protein
OPT: Oligopeptide transporter (Transportador de oligopéptidos)
P: Fósforo
PAL: Phenylalanine ammonia-lyase (Fenilalanina amonio-liasa)
PAMV: Potato Aucuba Mosaic Virus

pb: pares de bases
PCA: Principal Component Analysis (Análisis de Componentes Principales)
PCN: Potato Cyst Nematodes (Nematodos de Quiste de la Patata)
PCR: Polymerase Chain Reaction (Reacción en Cadena de la Polimerasa)
PF: Peso fresco
PS: Peso seco
pH: Logaritmo negativo de la concentración de iones hidrógeno (H^+)
PLRV: Potato Leafroll Virus
PMTV: Potato Mop-Top Virus
ppm: partes por millón
PSTV: Potato Spindle Tuber Viroid
PSY: Phytoene synthase (Fitoeno sintasa)
PVA: Potato Virus A
PVM: Potato Virus M
PVS: Potato Virus S
PVT: Potato Virus T
PVX: Potato Virus X
PVY: Potato Virus Y
PYDV: Potato Yellow Dwarf Virus
PYVV: Potato Yellow Vein Virus
QRL: Quantitative Resistance Loci
QTL: Quantitative Trait Loci
RAPD: Random Amplified Polymorphic DNA
REML: Restricted Maximum Likelihood
RFLP: Restriction Fragment Length Polymorphism
SCA: Specific Combining Ability (Aptitud Combinatoria Específica)
SD: Standard Deviation (Desviación estándar)
SE: Standard Error (Error Estándar)
Se: Selenio
SG: Seedling Generation (Generación de plántulas procedentes de semilla)
SI: Sistema Internacional de Unidades
SKOR: Stelar K^+ outward-rectifier
SSR: Simple Sequence Repeats
t: tonelada
TAE: Tris-acetate EDTA Buffer (Tampón Tris-acetato)
TBRV: Tomato Black Ring Virus
TNV: Tobacco Necrosis Virus
TPS: True Potato Seed (Semilla Auténtica de la Patata)
Trolox: ácido 6-hidroxi-2,5,7,8-tetrametilcromo-2-carboxílico
TRSV: Tobacco Ringspot Nepovirus
TRV: Tobacco Rattle Virus
TSWV: Tomato Spotted Wilt Virus
U: unidades
UFGT: Flavonol 3-O-glucosyltransferase (flavonol 3-O-glucosiltransferasa)
UPOV: Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales
V: volt
VIT: Vacuolar iron transporter (Transportador de hierro vacuolar)
YSL: Yellow stripe-like transporters
ZEP: Zeaxanthin epoxidase (Zeaxantina epoxidasa)
ZIF: Zinc-induced facilitator (Facilitadores inducidos por zinc)
ZIP: Zinc-regulated transporter (ZRT)- Iron-regulated transporter (IRT)-like protein
Zn: Zinc
%: porcentaje
µg: microgramo
µl: microlitro
λ: longitud de onda

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1

1. INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS.....	1
1.1. ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA PATATA CULTIVADA.....	1
1.2. CLASIFICACIONES TAXONÓMICAS	2
1.3. DOMESTICACIÓN	4
1.4. DIFUSIÓN DE LA PATATA.....	5
1.4.1. Referencias tempranas en América	5
1.4.2. Referencias tempranas en Europa	6
1.4.3. Difusión en Europa	7
1.5. BOTÁNICA.....	8
1.6. IMPORTANCIA SOCIECONÓMICA.....	11
1.6.1. Producción mundial	11
1.6.2. Producción en España	12
1.6.3. Principales enfermedades y plagas	13
1.6.4. Usos principales	14
1.7. COMPOSICIÓN DE LA PATATA.....	16
1.7.1. Importancia en la dieta	16
1.7.2. Composición química.....	17
1.7.2.1. <i>Materia seca</i>	17
1.7.2.2. <i>Glúcidos</i>	17
1.7.2.3. <i>Proteínas</i>	18
1.7.2.4. <i>Lípidos</i>	19
1.7.2.5. <i>Minerales</i>	19
1.7.2.6. <i>Vitaminas</i>	20
1.7.2.7. <i>Glicoalcaloides</i>	21
1.7.2.8. <i>Otros</i>	21
1.7.2.8.1. <i>Compuestos fenólicos</i>	24
1.7.2.8.2. <i>Carotenoides</i>	25
1.8. RECURSOS GENÉTICOS	26
1.9. OBJETIVOS	29

CAPÍTULO 2

2. CARACTERIZACIÓN Y EVALUACIÓN DE CULTIVARES DE PATATA DE CARNE PIGMENTADA . 30

2.1. INTRODUCCIÓN	30
2.1.1. Caracterización morfológica y molecular	30
2.1.1.1. <i>Introducción</i>	30
2.1.1.2. <i>Caracterización morfológica</i>	30
2.1.1.3. <i>Caracterización molecular</i>	31
2.1.2. Evaluación agronómica	32
2.1.3. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica	32
2.1.4. Evaluación de resistencias	33
2.1.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo	36
2.2. OBJETIVOS	38
2.3. MATERIALES Y MÉTODOS	39
2.3.1. Materiales	39
2.3.1.1. <i>Material vegetal</i>	39
2.3.1.2. <i>Aislados de patógenos</i>	40
2.3.1.3. <i>Instalaciones</i>	42
2.3.1.4. <i>Útiles de laboratorio</i>	41
<u>2.3.1.4.1. Caracterización morfológica y molecular</u>	41
<u>2.3.1.4.2. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica</u>	41
<u>2.3.1.4.3. Evaluación de resistencias</u>	41
<u>2.3.1.4.4. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo</u>	41
2.3.1.5. <i>Útiles de invernadero</i>	41
2.3.1.6. <i>Reactivos</i>	41
<u>2.3.1.6.1. Caracterización morfológica y molecular</u>	41
<u>2.3.1.6.2. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica</u>	42
<u>2.3.1.6.3. Evaluación de resistencias</u>	42
<u>2.3.1.6.4. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo</u>	42
2.3.1.7. <i>Material informático</i>	43
2.3.2. Métodos	39
2.3.2.1. <i>Caracterización morfológica y molecular</i>	44
<u>2.3.2.1.1. Caracterización morfológica</u>	44
<u>2.3.2.1.2. Caracterización molecular</u>	44
<u>2.3.2.1.3. Tratamiento estadístico</u>	46
2.3.2.1.3.1. <i>Caracterización morfológica</i>	46
2.3.2.1.3.2. <i>Caracterización molecular</i>	46
2.3.2.2. <i>Evaluación agronómica</i>	47
2.3.2.3. <i>Evaluación de la calidad industrial y organoléptica</i>	47
<u>2.3.2.3.1. Aptitud para chips</u>	48
<u>2.3.2.3.2. Textura</u>	48
<u>2.3.2.3.3. Materia seca</u>	49
<u>2.3.2.3.4. Almidón</u>	49
<u>2.3.2.3.5. Azúcares reductores</u>	50
<u>2.3.2.3.6. Proteína bruta</u>	51
2.3.2.4. <i>Evaluación de resistencias</i>	51
<u>2.3.2.4.1. Extracción de ADN, PCR y electroforesis</u>	51
<u>2.3.2.4.2. Bioensayos de resistencias a nematodos</u>	53

2.3.2.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo	53
2.3.2.5.1. Preparación de muestras.....	53
2.3.2.5.2. Minerales.....	55
2.3.2.5.3. Vitamina C.....	56
2.3.2.5.4. Compuestos bioactivos.....	57
2.3.2.5.4.1. Antocianinas monoméricas totales (AMT)	57
2.3.2.5.4.2. Fenoles solubles totales (FST)	58
2.3.2.5.4.3. Carotenoides totales (CT).....	58
2.3.2.5.4.4. Capacidad antioxidante hidrofílica (CAH)	59
2.4. RESULTADOS	61
2.4.1. Caracterización morfológica y molecular	61
2.4.2. Evaluación agronómica.....	66
2.4.3. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica	69
2.4.4. Evaluación de resistencias	71
2.4.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo	76
2.5. DISCUSIÓN.....	83
2.5.1. Caracterización morfológica y molecular	83
2.5.2. Evaluación agronómica.....	85
2.5.3. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica	86
2.5.4. Evaluación de resistencias	87
2.5.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo	89
2.5.5.1. Minerales	89
2.5.5.2. Vitamina C.....	90
2.5.5.3. Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante	91
CAPÍTULO 3	
3. ANÁLISIS GENÉTICO DEL CONTENIDOS DE MINERALES, COMPUESTOS BIOACTIVOS Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE.....	94
3.1. INTRODUCCIÓN.....	94
3.1.1. Estudios de genética cuantitativa en patata.....	94
3.1.2. Genética de la absorción y acumulación de minerales.....	94
3.1.3. Genética de la síntesis y acumulación de compuestos bioactivos.....	95
3.1.4. Introducción a los diseños North Carolina (NCD).....	97
3.1.5. Aplicación de diseños genéticos NCDs en patata	97
3.2. OBJETIVOS	101
3.3. MATERIALES Y MÉTODOS	102
3.3.1. Materiales	102
3.3.1.1. Material vegetal	102
3.3.1.2. Útiles de laboratorio.....	102
3.3.1.3. Útiles de invernadero.....	102
3.3.1.4. Reactivos.....	102
3.3.1.5. Material informático.....	103

3.3.2. Métodos	104
3.3.2.1. <i>Heredabilidad en sentido amplio de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante</i>	104
3.3.2.1.1. <i>Experimentos de campo</i>	104
3.3.2.1.2. <i>Determinaciones analíticas</i>	105
3.3.2.1.3. <i>Análisis estadístico</i>	105
3.3.2.2. <i>Análisis genético de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante mediante un diseño NCD II</i>	107
3.3.2.2.1. <i>Cruzamientos</i>	107
3.3.2.2.2. <i>Diseño experimental</i>	108
3.3.2.2.3. <i>Determinaciones analíticas</i>	109
3.3.2.2.4. <i>Tratamiento estadístico y análisis de datos</i>	109
3.3.2.2.4.1. <i>Componentes de la varianza y heredabilidad</i> ..	109
3.3.2.2.4.2. <i>Aptitudes combinatorias (GCA y SCA)</i>	111
3.4. RESULTADOS	113
3.4.1. Heredabilidad en sentido amplio de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante	113
3.4.1.1. <i>Minerales</i>	114
3.4.1.2. <i>Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante</i>	125
3.4.2. Componentes de la varianza y heredabilidad	140
3.4.3. Aptitudes combinatorias (GCA y SCA)	140
3.4.3.1. <i>ANOVAs individuales y combinados de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante</i>	140
3.4.3.2. <i>Aptitud combinatoria general (GCA)</i>	143
3.4.3.3. <i>Aptitud combinatoria específica (SCA)</i>	146
3.4.3.4. <i>Concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias en ambientes individuales</i>	150
3.5. DISCUSIÓN	155
3.5.1. Heredabilidad en sentido amplio de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante	155
3.5.1.1. <i>Minerales</i>	155
3.5.1.2. <i>Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante</i>	158
3.5.2. Componentes de la varianza y heredabilidad	161
3.5.3. Aptitudes combinatorias (GCA y SCA)	163

CAPÍTULO 4

4. INCORPORACIÓN DE CULTIVARES CON ALTO CONTENIDO DE COMPUESTOS BIOACTIVOS Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE EN UN PROGRAMA DE MEJORA GENÉTICA	166
4.1. INTRODUCCIÓN	166
4.1.1. <i>Historia de la mejora genética de patata</i>	166
4.1.2. <i>Métodos de mejora genética en patata</i>	168
4.1.3. <i>Objetivos de la mejora genética de patata</i>	171
4.1.4. <i>Mejora genética de patata para calidad nutricional</i>	173
4.1.4.1. <i>Mejora de patata para el contenido de minerales</i>	174
4.1.4.2. <i>Mejora de patata para el contenido de vitaminas, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante</i>	175
4.2. OBJETIVOS	178

4.3. MATERIAL Y MÉTODOS	179
4.3.1. Materiales	179
4.3.1.1. <i>Material vegetal</i>	179
4.3.1.2. <i>Instalaciones y útiles de campo</i>	180
4.3.1.3. <i>Útiles de laboratorio</i>	180
4.3.1.4. <i>Útiles de invernadero</i>	180
4.3.1.5. <i>Reactivos</i>	180
4.3.1.6. <i>Material informático</i>	181
4.3.2. Métodos	182
4.3.2.1. <i>Cruzamientos y plántulas</i>	182
4.3.2.2. <i>Clones de primer año</i>	183
4.3.2.3. <i>Clones de segundo año</i>	184
4.4. RESULTADOS	187
4.4.1. Cruzamientos y plántulas	187
4.4.2. Clones de primer año	190
4.4.3. Clones de segundo año	190
4.4.4. Clones de tercer año	194
4.4.4.1. <i>Evaluación agronómica</i>	194
4.4.4.2. <i>Evaluación de la calidad industrial y organoléptica</i>	196
4.4.4.3. <i>Evaluación de resistencias</i>	200
4.4.4.4. <i>Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo</i>	200
4.4.4.4.1. <i>Minerales</i>	200
4.4.4.4.2. <i>Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante</i>	201
4.4.5. índices de selección	204
4.5. DISCUSIÓN	205
4.5.1. Cruzamientos y semillas	205
4.5.2. Primeros ciclos de selección: aspectos morfológicos	206
4.5.3. Ciclos avanzados de selección: rendimiento, aspectos cualitativos, resistencias y composición química	208
4.5.3.1. <i>Rendimiento</i>	208
4.5.3.2. <i>Calidad industrial y organoléptica</i>	209
4.5.3.3. <i>Resistencias</i>	210
4.5.3.4. <i>Composición química</i>	211
CONCLUSIONES	218
REFERENCIAS	222
ANEXOS	267
ANEXO 1	267
ANEXO 2	274
ANEXO 3	281
ANEXO 4	288

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.1.** Mapa que muestra las áreas con mayor riqueza de patata cultivada considerando todas las categorías taxonómicas y niveles de ploidía (Fuente: Spooner *et al.*, 2010) 1
- Figura 1.2.** Especies o grupos cultivares de patata de acuerdo con Dodds (1962), Hawkes (1990), Huamán y Spooner (2002) y Spooner *et al.* (2007) (Fuente: Bradshaw y Ramsay, 2009) 5
- Figura 1.3.** Morfología de la planta de patata (Fuente: Huamán, 1986) 9
- Figura 1.4.** Morfología del tubérculo de la patata (Fuente: Hooker, 1980) 9
- Figura 1.5.** Producción de patata de los diez principales países productores respecto a la producción total global en 2014 (Fuente: FAO, 2016) 11
- Figura 1.6.** Producción de patata en las distintas Comunidades Autónomas españolas respecto a la producción total nacional en 2014 (Fuente: MAGRAMA, 2016) 12
- Figura 1.7.** Consumo *per cápita* de patata en distintas regiones del mundo en el año 2011 (FAO, 2016) 15
- Figura 1.8.** Patatas nativas de los Andes (Fuente: <http://cipotato.org/>) 20
- Figura 1.9.** Sistema de clasificación de los recursos fitogenéticos (Fuente: Bradeen y Haynes, 2011) 27
- Figura 1.10.** Variabilidad en el germoplasma de la patata: A) y B) Especies tuberíferas del género *Solanum* en su hábitat natural (Fuente: <http://cipotato.org>) y los cultivares nativos C) 'Chaucha' y D) 'Rosca' (*S. phureja*), E) 'Puca Quitish' (*S. andigena*) y F) 'Morada Turuna' (*S. stenotomum*) 28

CAPÍTULO 2

- Figura 2.1.** Algunos de los patógenos más importantes que afectan a la patata: A) PVY (Fuente: López-Pardo, 2013), B) efectos de *G. rostochiensis* sobre el desarrollo y la producción (Fuente: <http://www.efa-dip.org/en/servicios/Galeria>), C) Quistes de *G. rostochiensis* y D) Quistes de *G. pallida* (Fuente: <http://www.efa-dip.org/es/secciones/PReferencias/Globodera.htm>) 34
- Figura 2.2.** Aspecto de algunas entradas evaluadas mostrando una importante variabilidad de formas y colores en los tubérculos 40
- Figura 2.3.** Vista del ensayo de caracterización en la finca experimental de Arkaute... 47
- Figura 2.4.** Carta de colores para patatas chips: codificación numérica de 1-4 = No aceptables, color muy oscuro. 5-6 = Aceptable, color dorado fuerte. 7-9 = Óptimo, color dorado pálido (Fuente: López-Pardo, 2013)..... 48
- Figura 2.5.** Bioensayo para la detección de resistencias a PCN..... 53

Figura 2.6. Esquema de la preparación de muestras de tubérculo (Fuente: Subramanian, 2012)	54
Figura 2.7. Procesado de las muestras de patata para la determinación de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante: A) Tubérculos frescos crudos antes de ser pelados, troceados y sometidos a liofilización, B) Muestras etiquetadas de tubérculos liofilizados pulverizados, C) Aspecto del polvo de tubérculos liofilizados y D) Extractos metanólicos de patata para la cuantificación de antocianinas monoméricas totales.....	55
Figura 2.8. Dendrograma basado en el método <i>neighbor joining</i> realizado a partir de descriptores morfológicos utilizando la matriz de distancia Euclídea. Los valores <i>bootstrap</i> ($P_{boot} > 70\%$) se incluyen en los nudos del dendrograma. Los números y letras en negrita indican los principales grupos establecidos en la colección	62
Figura 2.9. Dendrograma basado en el método <i>neighbor joining</i> realizado a partir de datos procedentes de marcadores SSR utilizando la matriz de disimilaridad de Dice. Los valores <i>bootstrap</i> ($P_{boot} > 70\%$) se incluyen en los nudos del dendrograma. Los números y letras en negrita indican los principales grupos establecidos en la colección	66
Figura 2.10. Contenido de materia seca (MS) en la colección expresada en porcentaje de patata fresca (% PF). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 1,83).....	71
Figura 2.11. Contenido de almidón (AL) en la colección expresada en porcentaje de patata fresca (% PF) ($n = 3$). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 2,09).....	72
Figura 2.12. Contenido de azúcares reductores (AR) expresado en porcentaje de patata fresca (% PF) ($n = 3$). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 0,0739; $p \leq 0,05$).....	73
Figura 2.13. Contenido de proteína bruta (PB) en la colección expresada en porcentaje de patata fresca (% PF) ($n = 3$). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 0,237; $p \leq 0,05$)	74
Figura 2.14. Coeficientes de correlación de Pearson entre los minerales cuantificados en la colección ...	78
Figura 2.15. Capacidad antioxidante hidrofílica (CAH) medida mediante los métodos ABTS y DPPH expresada como como mol equivalentes de trolox por kg de peso fresco (mol TE kg ⁻¹ PF). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD _{CAH-ABTS} = 0,00107 y LSD _{CAH-DPPH} =0,000980)	81
Figura 2.16. Coeficientes de correlación de Pearson entre los caracteres cuantificados en la colección .	82

CAPÍTULO 3

Figura 3.1. Aspecto de los ensayos de heredabilidad en sentido amplio y estabilidad: A) Arkaute convencional (CON) (42° 51' 5" N, 2° 37' 30" O), B) Arkaute ecológico (ECO) (42° 50' 60" N, 2° 37' 15" O) y C) Iturrieta (ITU) (42° 47' 46" N, 2° 20' 40" O) 105

Figura 3.2. Esquema de un diseño NCD II (Fuente: Acquaah, 2012) 108

Figura 3.3. Datos relativos a las observaciones meteorológicas: A) Temperatura media, temperatura máxima media y temperatura mínima media (°C) durante el año 2014 en Arkaute e Iturrieta, B) Temperatura media, temperatura máxima media y temperatura mínima media (°C) durante el año 2015 en Arkaute e Iturrieta, C) Precipitación total mensual (mm) durante 2014 en Arkaute e Iturrieta y D) Precipitación total mensual (mm) durante 2015 en Arkaute e Iturrieta 113

Figura 3.4. Representación gráfica que ejemplifica los tipos de interacción GEI en cuatro ambientes derivada de la Tabla 3.6 para el mineral Fe (^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$)..... 117

Figura 3.5. Puntuación del IPCA1 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) K, B) Mg, C) Fe y D) Zn 120

Figura 3.6. Puntuación del IPCA2 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) K, B) Mg, C) Fe y D) Zn 121

Figura 3.7. Coeficientes de correlación de Pearson entre los minerales evaluados en la colección..... 125

Figura 3.8. Puntuación del IPCA1 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) AMT, B) FST, C) CT, D) CAH_{ABTS} y E) CAH_{DPPH} 133

Figura 3.9. Puntuación del IPCA2 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) AMT, B) FST, C) CT, D) CAH_{ABTS} y E) CAH_{DPPH} 134

Figura 3.10. Imagen correspondiente a cortes transversales de individuos segregantes seleccionados del cruzamiento 'Rouge de Flandes' (carne roja) · 'Blue Congo' (carne morada) donde se observa una gran variabilidad en cuanto a colores, patrones de distribución e intensidad de pigmentación 141

CAPÍTULO 4

Figura 4.1. Las prácticas tradicionales de los agricultores andinos contribuyen a la conservación de la diversidad genética de la patata (Fuente : <http://cipotato.org/>) 166

Figura 4.2. Esquema del programa de mejora genética de patata de Neiker 169

Figura 4.3. Utilización de patatas pigmentadas para la elaboración de aperitivos y uso doméstico: A) Mezcla de patatas nativas fritas en forma de *chips* (Fuente: <http://www.kiwalife.com/kiwa-native-andean-potato-chips-mix/>), B) Mezcla de patatas nativas, boniato y remolacha frita en forma de *chips* (Fuente: <http://es.tikachips.com/>), C) Patatas de carne morada fritas en forma de *chips* (Fuente: <http://www.terrachips.com/chips/exotic-vegetables/terra-blues>), D) Patatas andinas 'Tika Papa' (Fuente: <http://www.entrepreneurstoolkit.org/>) E) y F) Comercialización de patatas nativas para su uso en fresco por parte de del sector hostelero y consumo doméstico (Fuente: : <http://cipotato.org/>) y G) Patatas moradas 'Vitelotte Noir' comercializadas en fresco..... 176

Figura 4.4. Fases del programa de mejora genética de Neiker: A) Emasculación y extracción de polen de las flores seleccionadas, B) Realización de cruzamientos dirigidos, C) Protección de bayas mediante la instalación de mayas individualizadas, D) Extracción de semillas, E) Siembra de semillas en semilleros, F) Plántulas desarrolladas listas para el transplante a tiestos individuales, G) Plántulas en tiestos individuales, H) Clones de 1º año seleccionados en invernadero (CG1), Clones CL1 en campo, J) Clones CL1 seleccionados en campo que darán lugar a la segunda generación clonal (CG2), K) clones CL2 en campo, L) Clones de 2º año seleccionados en campo que darán lugar a la tercera generación clonal (CG3) y M) Clones CL3 para sembrar en la campaña siguiente 186

Figura 4.5. Aspecto general de la producción de los clones CL3 194

Figura 4.6. Evaluación de la aptitud *chips* de los clones CL3 196

Figura 4.7. Detalles de los tubérculos de los clones CL3 sometidos a la evaluación de la calidad organoléptica (las fotografías de la fila superior corresponden al tubérculo crudo, las de la intermedia al tubérculo cocido y las de la fila inferior al aspecto de la pulpa de los tubérculos tras la cocción) 298

Figura 4.8. Contenido de materia seca (MS) y almidón (AL) en los clones de tercer año (CL3) expresada en porcentaje de patata fresca (% PF) 199

Figura 4.9. Contenido de azúcares reductores (AR) en los clones de tercer año (CL3) expresada en porcentaje de patata fresca (% PF) 200

ANEXO 2

Figura 2.1. Amplificación de ADN en la colección de cuatro marcadores moleculares para la detección de resistencias: A) RysC3 (resistencia a PVY derivada de *S. tuberosum* subsp. *andigena*), B) GP122⁵⁶⁴ (resistencia a PVY derivada de *S. stoloniferum*), C) TG689 (resistencia a *G. rostochiensis* Ro 1/4 derivada de *S. tuberosum* subsp. *andigena*) y D) HC (resistencia a *G. pallida* Pa 2/3 derivada de *S. vernei*) 280

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1

Tabla 1.1. Clasificaciones taxonómicas de la patata cultivada según Hawkes (1990), Ochoa (1990, 1999) y Spooner <i>et al.</i> (2007) (Fuente: Machida-Hirano, 2015).....	3
Tabla 1.2. Composición química de la patata en base a su peso fresco (Li <i>et al.</i> , 2006; Storey, 2007) (Bradshaw y Ramsay, 2009).....	16
Tabla 1.3. Concentración de compuestos fenólicos y carotenoides más comunes en la patata (Akyol <i>et al.</i> , 2016).....	22

CAPÍTULO 2

Tabla 2.1. Características generales del material vegetal evaluado	39
Tabla 2.2. Cultivares control empleados para la evaluación de resistencias.....	40
Tabla 2.3. Reactivos y condiciones de amplificación para las PCRs.....	44
Tabla 2.4. Marcadores SSR utilizados para el genotipado de patata (Kawchuk <i>et al.</i> , 1996; Milbourne <i>et al.</i> , 1997; Guislain <i>et al.</i> , 2004)	45
Tabla 2.5. Caracteres cuantificados en la colección de entradas de patata	48
Tabla 2.6. Escalas de valoración de calidad organoléptica en patata cocida.....	49
Tabla 2.7. Marcadores moleculares utilizados y secuencias de los cebadores (Kasai <i>et al.</i> , 2000; Sagredo <i>et al.</i> , 2004; Sattarzadeh <i>et al.</i> , 2006; Witek <i>et al.</i> , 2006)	52
Tabla 2.8. Condiciones de reacción de las PCRs de los marcadores empleados.....	52
Tabla 2.9. Caracteres cuantificados en la colección de entradas de patata.....	54
Tabla 2.10. Valores propios y vectores de los tres primeros componentes principales a partir de datos procedentes de 28 caracteres morfológicos	63
Tabla 2.11. Polimorfismos observados en la colección mediante el análisis de marcadores SSR	65
Tabla 2.12. Media y desviación estándar de los componentes de rendimiento de los ensayos agronómicos de 2012 y 2013 en la colección.....	68
Tabla 2.13. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica en la colección.....	70
Tabla 2.14. Evaluación de resistencias mediante marcadores moleculares	75
Tabla 2.15. Evaluación de resistencias mediante bioensayos	76
Tabla 2.16. Concentración media y desviación estándar de minerales en la colección (n = 3).....	78
Tabla 2.17. Concentración media y desviación estándar de vitamina C, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en la colección (n = 3)	80

CAPÍTULO 3

Tabla 3.1. Información relativa a los ambientes considerados en el experimento: localidad (Loc), identificación de la finca (IDF), año, suelo (S), fechas de plantación (F_{PL}) y cosecha (F_{CO}), fertilización (F), sistema de riego (I) y cultivo precedente (CUL_P) 104

Tabla 3.2. Parentales utilizados en los cruzamientos según un diseño de tipo NCD II, divididos en dos sets 108

Tabla 3.3. ANOVA combinado para el diseño factorial (NCD II) 110

Tabla 3.4. Covarianzas de medios hermanos y hermanos completos y sus respectivas asociaciones con los componentes de la varianza en un diseño factorial (NCD II) 110

Tabla 3.5. Cuadrados medios, estimaciones de la varianza, heredabilidad en sentido amplio e intervalos de confianza al 95% para los minerales K, Mg, Fe y Zn 114

Tabla 3.6. BLUPs (media) de la concentración de minerales en la colección evaluada en cuatro ambientes y su estabilidad antes (σ^2_i) y después de corregir la heterogeneidad ambiental (s^2_i) 116

Tabla 3.7. Análisis AMMI para la concentración de minerales en la colección de genotipos 118

Tabla 3.8. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de genotipos para contenido de los minerales K, Mg, Fe y Zn: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI) 123

Tabla 3.9. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de ambientes para contenido de los minerales K, Mg, Fe y Zn: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI) 124

Tabla 3.10. Cuadrados medios, estimaciones de los parámetros de la varianza, heredabilidad en sentido amplio e intervalos de confianza al 95% para los caracteres relacionados con el contenido de AMT, FST, CT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} 126

Tabla 3.11. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de la colección evaluada en seis ambientes y su estabilidad antes (σ^2_i) y después de corregir la heterogeneidad ambiental (s^2_i) 129

Tabla 3.12. Análisis AMMI para la concentración de AMT, FST, CT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} en la colección de genotipos evaluados en seis ambientes 131

Tabla 3.13. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de genotipos para compuestos bioactivos y capacidad antioxidante: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI) 136

Tabla 3.14. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de ambientes para compuestos bioactivos y capacidad antioxidante: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI) 138

Tabla 3.15. Coeficientes de correlación de Pearson (r_p) entre compuestos bioactivos y capacidad antioxidante 139

Tabla 3.16. Componentes de la varianza y heredabilidad de los compuestos bioactivos evaluados 140

Tabla 3.17. Cuadrados medios y suma de cuadrados obtenidos a partir del ANOVA NCD II para los parentales del set 1 141

Tabla 3.18. Cuadrados medios y suma de cuadrados obtenidos a partir del ANOVA del modelo NCD II para los parentales del set 2.....	142
Tabla 3.19. Cuadrados medios y suma de cuadrados obtenidos a partir de los ANOVA del modelo NCD II combinados.....	143
Tabla 3.20. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria general (GCA) de los parentales del set 1.....	144
Tabla 3.21. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria general (GCA) de los parentales del set 2.....	145
Tabla 3.22. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria específica (SCA) de las familias del set 1.....	148
Tabla 3.23. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria específica (SCA) de las familias del set 2.....	149
Tabla 3.24. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 1 en el año 2014.....	151
Tabla 3.25. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 1 en el año 2015.....	151
Tabla 3.26. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 2 en el año 2014.....	153
Tabla 3.27. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 2 en el año 2015.....	153
Tabla 3.28. Coeficientes de correlación fenotípica (r_P) (superior derecha) y genotípica (r_G) (inferior izquierda) obtenidos en la progenie derivada de un diseño NCD II considerando la media de dos ambientes (n = 270 genotipos por ambiente).....	154

CAPÍTULO 4

Tabla 4.1. Cultivares y clones utilizados en el programa de cruzamientos.....	179
Tabla 4.2. Descriptores de los tubérculos evaluados en la CL2.....	184
Tabla 4.3. Cultivares y líneas de mejora incluidos como control en el análisis de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de los clones CL3.....	186
Tabla 4.4. Viabilidad del polen de los parentales incluidos en el programa de mejora.....	187
Tabla 4.5. Parentales utilizados, número de cruzamientos realizados, bayas y semillas obtenidas.....	188
Tabla 4.6. Número de semillas sembrado, número de plántulas viables obtenido y número de clones de primer año (CL1).....	189
Tabla 4.7. Caracterización agronómica y morfológica de los clones de segundo año (CL2).....	192
Tabla 4.8. Evaluación agronómica de los clones de tercer año (CL3).....	195

Tabla 4.9. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica en los clones de tercer año (CL3)	198
Tabla 4.10. Evaluación de resistencias mediante marcadores moleculares	200
Tabla 4.11. Concentración media y desviación estándar de minerales en los clones de tercer año CL3 (n = 3).....	201
Tabla 4.12. Concentración media y desviación estándar de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en los clones de tercer año CL3 (n = 3).....	203
Tabla 4.13. Índices de selección en planta y en tubérculo en las sucesivas generaciones clonales del programa de mejora genética	204

ANEXO 1

Tabla 1.1. Clasificación de las especies silvestres tuberíferas del género <i>Solanum</i> (Sección <i>Petota</i> Dumort.) basada en Hawkes (1990) y Spooner y Salas (2006).....	267
Tabla 1.2. Referencias históricas a la patata por parte de cronistas españoles durante el siglo XVI (Hawkes y Francisco-Ortega, 1993; Ruiz de Galarreta y Ríos, 2008)	268
Tabla 1.3. Listado de los principales patógenos que afectan a la patata	269
Tabla 1.4. Lista de especies silvestres y cultivadas y caracteres útiles (Machida-Hirano, 2015)	271

ANEXO 2

Tabla 2.1. Listado de los principales conservadores de colecciones <i>ex situ</i> de germoplasma de patata (FAO, 2010; Machida-Hirano, 2015).....	274
Tabla 2.2. Descriptores morfológicos de la patata (UPOV, 2004)	275

ANEXO 3

Tabla 3.1. Concentración media y desviación estándar de minerales en cuatro ambientes (n=3)	281
Tabla 3.2. Concentración media y desviación estándar de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en seis ambientes (n = 3)	283

RESUMEN

La patata (*Solanum tuberosum* L.) es el quinto cultivo alimenticio en términos de producción a nivel mundial. Su enorme capacidad de adaptación, unida a características como un elevado rendimiento y una gran diversidad de usos, ha contribuido a su rápida difusión en las regiones tropicales, subtropicales y templadas del planeta. Además de una buena fuente de glúcidos, la patata aporta cantidades significativas de minerales, vitaminas y compuestos bioactivos, entre los que destacan compuestos fenólicos y carotenoides. Aunque no se consideran nutrientes, la evidencia científica sugiere que una dieta rica en estos últimos posee efectos beneficiosos en la salud humana y contribuye a reducir el riesgo de sufrir enfermedades crónicas.

A pesar de que el germoplasma de la patata es uno de los más extensos y diversos de todas las especies cultivadas, los cultivares comerciales desarrollados desde el inicio de la mejora moderna presentan una base genética muy estrecha. Por ello, desde principios del siglo XIX, diferentes iniciativas de mejora se han centrado en la introgresión de caracteres de interés relacionados con la calidad o la presencia de resistencias procedentes de especies emparentadas. Además, durante las últimas décadas se han incorporado nuevos objetivos en los programas de mejora genética vinculados a la calidad organoléptica, nutricional, al contenido de pigmentos como antocianinas y carotenoides, así como el de otros compuestos bioactivos. No obstante, la existencia de distintas barreras pre- y post-cigóticas a la hibridación dificulta la introducción de variabilidad genética mediante cruzamientos interespecíficos.

El presente trabajo se ha estructurado en tres capítulos que responden a las tres fases principales en las que puede dividirse un programa de mejora genética convencional. En el primer capítulo, se ha caracterizado y evaluado una colección de 21 entradas con orígenes diversos correspondientes a cultivares y líneas de mejora intensamente pigmentados con el fin de determinar las relaciones existentes, determinar su comportamiento agronómico y la resistencia a algunos de los patógenos más significativos del cultivo, así como los aspectos fundamentales que determinan la calidad industrial y organoléptica y la composición química en términos de concentración de algunos minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Tras esta caracterización exhaustiva se identificaron genotipos adecuados para su inclusión en un programa de mejora genética.

No obstante, el conocimiento de la genética de los caracteres de interés es un aspecto fundamental en el planteamiento de un programa de mejora. Por esta razón, en el segundo capítulo se implementaron dos experimentos independientes. En el primero de ellos, la colección de referencia fue cultivada en diferentes ambientes con el fin de estimar la heredabilidad en sentido amplio (H^2), las interacciones genotipo · ambiente y la estabilidad del contenido de los minerales y compuestos bioactivos estudiados, así como de la capacidad antioxidante hidrofílica. Aunque estos parámetros no pueden considerarse predictores de ganancia en un programa de mejora genética, los resultados obtenidos sugieren que es posible seleccionar genotipos con alta concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante, siendo la heredabilidad muy inferior en el caso de los minerales.

En el segundo experimento, se cruzaron seis genotipos como parentales hembra con seis genotipos como parentales macho divididos en dos grupos siguiendo un diseño de tipo North Carolina II (NCD II) con el objetivo de estimar los componentes de la varianza y la heredabilidad en sentido estricto (h^2) de los compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Además, se estimaron las aptitudes combinatorias de parentales y cruzamientos (GCA y SCA). A pesar de que la herencia tetrasómica de la patata tetraploide dificulta tanto el análisis genético cuantitativo como la mejora, los valores de heredabilidad en sentido estricto obtenidos sugieren que existe suficiente variación genética aditiva en los caracteres estudiados para obtener clones mejorados con un elevado contenido de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Asimismo, se identificaron parentales y cruzamientos con una contribución significativa a la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.

Por último, en el tercer capítulo se recogen los cruzamientos realizados con los genotipos clasificados como ricos y estables para los caracteres relacionados con el contenido de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante, considerando además otros aspectos asociados a la calidad, al rendimiento y a la presencia de resistencias. A partir de las semillas generadas, se llevaron a cabo diferentes ciclos de selección basados en criterios agronómicos, morfológicos y cualitativos, cuyo resultado final fue la obtención de un grupo de clones avanzados con características adecuadas, que fueron finalmente caracterizados y evaluados.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

1.1. ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA PATATA CULTIVADA

El origen de la patata cultivada o papa (*Solanum tuberosum* L.) se remonta a las primeras variedades desarrolladas por los agricultores precolombinos en determinadas regiones de Chile y a lo largo de la cordillera de los Andes hace aproximadamente 7000-10000 años (Engel, 1970; Ugent *et al.*, 1987). Estas variedades primitivas, poseedoras de una enorme diversidad morfológica y genética, pueden encontrarse desde Venezuela occidental hasta el norte de Argentina, así como en la isla de Chiloé, el archipiélago de Chonos y otras zonas del centro y sur de Chile (Contreras *et al.*, 1993; Spooner *et al.*, 2005a). Como se muestra en la Figura 1.1, la máxima diversidad de patata cultivada se localiza en el altiplano andino, en la zona fronteriza entre Perú y Bolivia (región en torno a los lagos Titicaca y Poopó), existiendo otros centros de diversidad menores repartidos a lo largo de la cordillera (Spooner *et al.*, 2010).

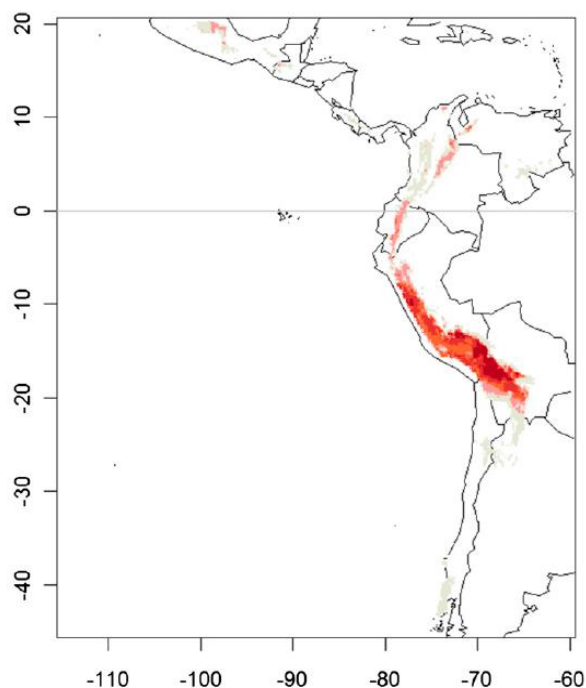


Figura 1.1. Mapa que muestra las áreas con mayor riqueza de patata cultivada considerando todas las categorías taxonómicas y niveles de ploidía (Fuente: Spooner *et al.*, 2010).

Inicialmente se propuso que las variedades chilenas surgieron de forma independiente a partir de especies silvestres del centro de Chile, como *Solanum fonckii* Phil. & Reich, *Solanum leptostigma* Juz. & Buk., *Solanum molinae* Juz., *Solanum palustre* Schtdl. o *Solanum maglia* Schtdl. (Juzepczuk y Bukasov, 1929; Ugent *et al.*, 1987). No obstante, estas parecen haber derivado de las andinas de forma secundaria (Hawkes, 1990), tras su hibridación con las especies silvestres *Solanum berthaultii* Hawkes (Hosaka, 2003) y *Solanum tarijense* Hawkes, ambas originarias de Bolivia y Argentina (Spooner *et al.*, 2007).

Para Grun (1990), la subespecie *tuberosum* habría evolucionado a partir de un cruzamiento entre la subespecie *Solanum tuberosum* L. subsp. *andigena* (Juz. & Buk.) Hawkes y una especie silvestre no identificada. El origen híbrido entre especies silvestres y cultivadas de las especies andinas cultivadas ha sido propuesto por diversos autores: *S. tuberosum* L. subsp. *andigena* [*Solanum stenotomum* Juz. & Buk. cultivada x *Solanum sparsipilum* (Bitter) Juz. & Buk. silvestre (Hawkes, 1979a)], *Solanum ajanhuiri* Juz. & Buk. [*S. stenotomum* cultivada x *Solanum megistacrolobum* Bitter silvestre (Johns *et al.*, 1987)], *Solanum juzepczukii* Juz. & Buk. [*S. stenotomum* x *Solanum acaule* Bitter silvestre (Hawkes, 1962; Schmiediche *et al.*, 1982)] y *Solanum curtilobum* Juz. & Buk. [*S. tuberosum* subsp. *andigena* cultivada x *Solanum juzepczukii* (Hawkes, 1962; Schmiediche *et al.*, 1982)].

1.2. CLASIFICACIONES TAXONÓMICAS

Linneo (1753) asignó las patatas cultivadas a una única especie, *S. tuberosum*. La mayoría de los taxónomos de los siglos XVIII y XIX no formalizaron una nomenclatura específica para describir variaciones intraespecíficas hasta que algunos botánicos pusieron de manifiesto la variabilidad existente en el seno de *S. tuberosum* (Dunal, 1852; Alefeld, 1866; De Candolle, 1886). El recolector George Bitter fue uno de los primeros que viajó a Sudamérica (Bitter, 1912). La biosistemática de la patata y sus especies afines comenzó a desarrollarse con las expediciones de recolectores y botánicos rusos y británicos (Jucepczuk y Bukasov, 1929; Bukasov, 1933; Hawkes, 1941, 1990).

La demostración de la existencia de una serie poliploide en la patata por parte de Rybin (1929, 1933) convirtió la ploidía en un aspecto taxonómico y evolutivo fundamental, que sumado al análisis ecogeográfico, morfológico y fisiológico constituyó la base para el establecimiento de la sistemática clásica (Danert, 1956; Lekhnovic, 1971; Bukasov, 1978). Posteriormente, se llevaron a cabo otras expediciones en busca de especies silvestres que contribuyeron a la publicación de compendios taxonómicos (Hawkes y Hjerting, 1969; Ochoa, 1990, 1999; Bamberg y del Río, 2011).

A lo largo de las últimas décadas han surgido múltiples clasificaciones taxonómicas de la patata cultivada y sus parientes silvestres (Gorbatenko, 1989; Spooner y Van den Berg, 1992; Spooner *et al.*, 2002). Las variedades cultivadas han sido clasificadas de diferentes formas, desde una única especie con ocho grupos cultivares (*Ajanhuiri*, *Andigena*, *Chaucha*, *Chilotanum*, *Curtilobum*, *Juzepczukii*, *Phureja* y *Stenotomum*, agrupando el último todas las variedades del grupo *Goniocalyx*) (Huamán y Spooner, 2002) hasta pertenecientes a un total de tres (Dodds, 1962), cuatro (Spooner *et al.*, 2007), siete (Hawkes, 1990), nueve (Ochoa, 1990, 1999), 12 (Jucepczuk y Bukasov, 1929), 17 (Bukasov, 1978), 18 (Bukasov, 1937) o 21 especies (Bukasov, 1971; Lechnovich, 1971).

No obstante, la terminología científica más habitual hace referencia a las siete especies descritas por Hawkes (1990): *Solanum ajanhuiri* Juz. & Buk. ($2n = 2x = 24$), *Solanum chaucha* Juz. & Buk. ($2n = 3x = 36$), *Solanum curtilobum* Juz. & Buk. ($2n = 5x = 60$), *Solanum juzepczukii* Juz. & Buk. ($2n = 3x = 36$), *Solanum phureja* Juz. & Buk. ($2n = 2x = 24$), *Solanum stenotomum* Juz. & Buk. ($2n = 2x = 24$), *Solanum tuberosum* L. subsp. *andigena* (Juz. & Buk.) Hawkes y *Solanum tuberosum* L. subsp. *tuberosum* (Juz. & Buk.) Hawkes ($2n = 4x = 48$), a las cuales se sumarían *Solanum goniocalyx* Juz. & Buk. ($2n = 2x = 24$) y *Solanum hygrothermicum* Ochoa ($2n = 4x = 48$) de acuerdo con la clasificación de Ochoa (1990, 1999).

Sin embargo, un extenso trabajo publicado por Spooner *et al.* en 2007 a partir de estudios moleculares en 742 variedades primitivas de todas las especies cultivadas (o grupos cultivares) y ocho especies silvestres relacionadas reclasifica las patatas cultivadas en cuatro especies: *Solanum tuberosum*, con dos grupos cultivares (grupo *Andigenum* que englobaría genotipos diploides, triploides y tetraploides de las tierras altas de los Andes y grupo *Chilotanum*, en el cual quedarían recogidas las variedades tetraploides de las tierras bajas chilenas), *S. ajanhuiri* (diploide), *S. juzepczukii* (triploide) y *S. curtilobum* (pentaploide).

Según esta hipótesis, *S. tuberosum* derivaría de especies silvestres del complejo *S. brevicaulis* en el sur de Perú, mientras que las tres especies cultivadas menos frecuentes aparecerían más tarde por hibridación de *S. tuberosum* con especies silvestres menos estrechamente relacionadas de las series *Acaulia* Juz. y *Megistacroloba* Cárđ. & Hawkes (Spooner *et al.*, 2007). La contribución de especies silvestres procedentes de América Central, Colombia y Venezuela parece haber sido menor, probablemente debido a la escasa resistencia de estas al mildiu o tizón tardío (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) y a la marchitez bacteriana (*Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi). Algunas de las clasificaciones taxonómicas más ampliamente difundidas se recogen en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1. Clasificaciones taxonómicas de la patata cultivada según Hawkes (1990), Ochoa (1990, 1999) y Spooner *et al.* (2007) (Fuente: Machida-Hirano, 2015)

Hawkes (1990)	Ochoa (1990, 1999)	Spooner <i>et al.</i> (2007)
<i>Solanum ajanhuiri</i>	<i>S. x ajanhuiri</i>	<i>S. ajanhuiri</i>
<i>S. curtilobum</i>	<i>S. x curtilobum</i>	<i>S. curtilobum</i>
<i>S. juzepczukii</i>	<i>S. x juzepczukii</i>	<i>S. juzepczukii</i>
<i>S. tuberosum</i>	<i>S. tuberosum</i>	<i>S. tuberosum</i>
subsp. <i>andigena</i>	subsp. <i>andigena</i>	Grupo <i>Andigenum</i>
subsp. <i>tuberosum</i>	subsp. <i>tuberosum</i>	Grupo <i>Chilotanum</i>
	<i>S. hygrothermicum</i>	
<i>S. chaucha</i>	<i>S. xchaucha</i>	
<i>S. phureja</i>	<i>S. phureja</i>	
	<i>S. stenotomum</i>	
<i>S. stenotomum</i>	<i>S. goniocalyx</i>	

1.3. DOMESTICACIÓN

Los niveles de ploidía de las especies cultivadas son muy variables, existiendo especies diploides ($2n = 2x = 24$), triploides ($2n = 3x = 36$), tetraploides ($2n = 4x = 48$) y pentaploides ($2n = 5x = 60$). Los parientes silvestres de estas ascienden a aproximadamente 100 especies tuberíferas nativas del continente americano (*Solanum* sección *Petota* Dumort.) (Spooner *et al.*, 2009; Machida-Hirano, 2015), cuyo área de distribución comprende desde el sudoeste de EEUU hasta el sur de Chile, y en las cuales se incluyen también hexaploides ($2n = 6x = 72$) (Engel, 1964; Spooner y Hijmans, 2001; Spooner *et al.*, 2004) (Tabla 1.1; Anexo 1). Diversos estudios han consolidado la hipótesis de que un grupo de en torno a 20 especies silvestres similares originarias de la región de la cordillera andina comprendida entre Perú, Bolivia y Argentina (complejo *Solanum brevicaulle* Bitter) habrían dado lugar a las variedades cultivadas primigenias (Correl, 1962; Grun, 1990; Van den Berg *et al.*, 1998; Miller y Spooner, 1999).

La domesticación a partir de las especies silvestres comprendió diferentes procesos de selección relativos a aspectos morfológicos (estolones cortos, tubérculos de mayor tamaño, diversidad de formas y colores de los tubérculos), cualitativos (materia seca) y organolépticos (reducción del amargor asociado a la concentración de glicoalcaloides) (Jackson *et al.*, 1980; Spooner *et al.*, 2005a). El proceso de deshidratación de los tubérculos por parte de los Collas de Tiahuanaco tuvo una gran importancia durante la domesticación de la patata. Este combina distintas etapas de congelación, secado, lavado y prensado de los tubérculos destinados a la obtención del “*ch'unhu*” o chunho, un producto alimenticio de larga conservación libre de amargor (Ruiz de Galarreta y Ríos, 2008). El complejo *S. brevicaulle* incluye especies diploides, tetraploides y hexaploides, muchas de las cuales crecen de forma espontánea en el entorno e interior de campos de cultivo de la región andina (Ugent, 1970).

Dado que los datos obtenidos empleando aproximaciones morfológicas y marcadores moleculares de tipo RFLP y RAPD de una única o bajo número de copias no permiten una diferenciación completa entre las especies del complejo y las variedades originales, se han propuesto un total de tres taxones silvestres dentro del complejo *brevicaule*: 1) poblaciones silvestres de Perú, 2) poblaciones silvestres de Bolivia y Argentina y 3) *Solanum oplocense* Hawkes (Bolivia y Argentina) (Van den Berg *et al.*, 1998; Miller y Spooner, 1999). Los estudios relativos al ADN citoplasmático han sido utilizados para la identificación de relaciones filogenéticas (Hosaka *et al.* 1984, Hosaka y Sanetomo, 2009, Spooner y Castillo, 1997). Las hipótesis planteadas inicialmente sugerían un complejo híbrido o múltiples orígenes de los cultivares a partir de miembros silvestres del complejo con distinto origen geográfico (Brücher, 1964; Ugent, 1970; Bukasov, 1978; Hawkes, 1990; Grun, 1990; Ochoa, 1990; Hosaka, 1986, 1995; Van den Berg *et al.*, 1998; Ochoa, 1999; Huamán y Spooner, 2002).

Sin embargo, estas han sido puestas en duda por Spooner *et al.* (2005a), quienes plantean la necesidad de revisar el complejo con la finalidad de reducir drásticamente el número de especies que lo conforman y proponen un origen monofilético de las primeras variedades cultivadas a partir del componente más septentrional del complejo *S. brevicaulis* (Perú). Numerosos estudios que han sido realizados con el interés de clarificar la taxonomía de la patata (Bryan *et al.*, 1999; Hosaka *et al.*, 1984; Kardolus *et al.*, 1998; Spooner y Castillo, 1997; Volkov *et al.*, 2003). Algunos de ellos han sugerido la reconsideración de las hipótesis más difundidas en la actualidad (Jacobs *et al.* 2008, 2011, Spooner 2009). Algunas de las hipótesis más extendidas acerca del surgimiento y evolución de la patata cultivada se recogen esquemáticamente en la Figura 1.2.

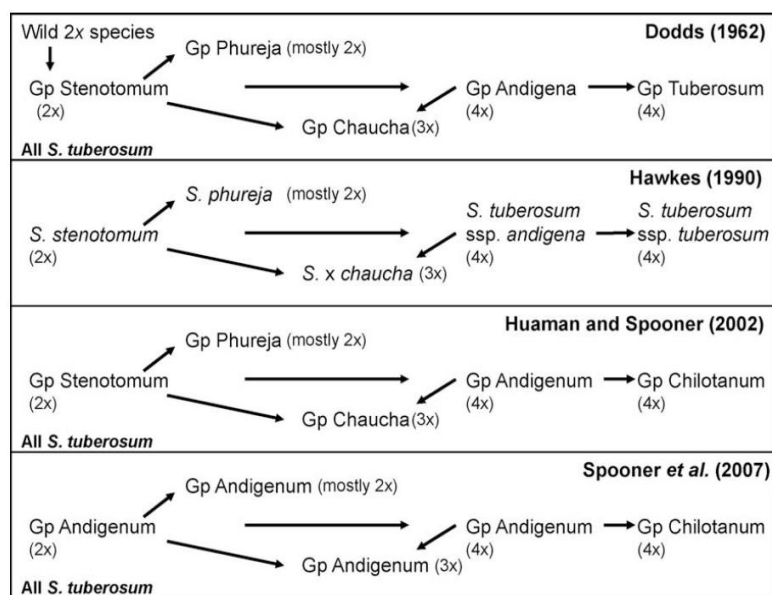


Figura 1.2. Especies o grupos cultivares de patata de acuerdo con Dodds (1962), Hawkes (1990), Huamán y Spooner (2002) y Spooner *et al.* (2007) (Fuente: Bradshaw y Ramsay, 2009).

1.4. DIFUSIÓN DE LA PATATA

1.4.1. Referencias tempranas en América

Tras la conquista de Perú por los españoles el siglo XVI, algunos soldados dejaron constancia escrita del descubrimiento de la patata. Estas primeras informaciones fueron posteriormente ampliadas por los cronistas ilustrados. Los españoles pudieron haber visto la patata por primera vez en noviembre de 1532 cuando, desde la costa peruana, a la que llegaron a comienzos de ese año, ascendieron a Los Andes para apoderarse de Cajamarca. Las referencias tempranas más destacables quedan recogidas en la Tabla 1.2 (Anexo 1).

Estas crónicas fueron completadas por Agustín de Zárate en “*Historia del descubrimiento y conquista de la provincia del Perú*”, José de Acosta en “*Historia natural y moral de las Indias*” y Bernabé Cobo en “*Historia del Nuevo Mundo*”, obras impresas en Sevilla en 1577, 1590 y 1653 respectivamente (Ruiz de Galarreta y Ríos, 2008). Más tarde, estos escritos tempranos relativos al cultivo y consumo de la patata fueron enriquecidos por historiadores como el inca Garcilaso de la Vega en “*Comentarios reales de los Incas*”, publicado en Lisboa en 1609, y Felipe Guamán Poma de Ayala, autor de “*Nueva Crónica y Buen Gobierno*” entre 1563 y 1613. Posteriormente, Juan de Castellanos en sus obras “*Elegías de varones ilustres de Indias*” e “*Historia del nuevo reyno de Granada*”, escritas en 1601 y publicadas en 1866 en Madrid, hace una descripción botánica más completa (Luján, 1996).

1.4.2. Referencias de la patata en Europa

El primer registro de patatas fuera de Sudamérica tuvo lugar en Gran Canaria el día 28 de noviembre de 1567 (Hawkes y Francisco-Ortega, 1993; Ríos *et al.*, 2007). En este documento recogido por Lobo-Cabrera (1988), el notario público Lorenzo Palenzuela describía un envío desde la isla de Gran Canaria hacia Antwerp (Bélgica):

“y asi mismo recibo tres barriles medianos que decis lleven patata y naranjas e lemones berdes”.

Sin embargo, según Hawkes y Francisco-Ortega (1993), y considerando el tiempo mínimo necesario para desarrollar una industria exportadora, la patata podría haber sido introducida en las Islas Canarias aún antes, sobre 1562. La primera referencia de la presencia del tubérculo en Tenerife data del 24 de abril de 1574 (Lobo-Cabrera, 1988), en la cual el notario público Luis de Balboa reflejó el envío de patatas desde Tenerife a Rouen (Francia). A pesar de su introducción temprana, no existen textos impresos en los que se mencione el cultivo de patatas en las islas hasta 1816, encontrándose ya los tubérculos distribuidos a lo largo de todo el archipiélago. En este texto, Bandini (1816) se hace eco de lo expuesto por Viera y Clavijo que describen que D. Juan Bautista de Castro sembró patatas procedentes de Perú en sus posesiones de Icod el Alto en 1622. A lo largo de los siglos XVII y XVIII su cultivo se habría extendido por las islas hasta el punto de convertirse en uno de los cultivos mayoritarios (Macías, 1986). Hawkes y Francisco-Ortega (1993) postularon que las primeras introducciones de patatas en Canarias podrían ser pertenecientes a la subespecie *S. tuberosum* subsp. *andigena* (o grupo cultivar *Andigenum*). Sin embargo, recientes estudios han afianzado la hipótesis de la introducción paralela cultivares procedentes de los Andes y Chiloé (*S. tuberosum* subsp. *tuberosum* o grupo *Chilotanum*) (Zubeldia *et al.*, 1955; Casañas *et al.*, 2002; Ríos *et al.*, 2002), no sólo como tubérculos, sino como plantas en macetas o semillas sexuales (Spooner y Hetterscheid, 2005; Ríos *et al.*, 2007).

Actualmente, el archipiélago canario conserva una notable diversidad de patata cultivada fruto del mantenimiento de parte del germoplasma procedente de introducciones tempranas, que ha ido enriqueciéndose progresivamente con la llegada de nuevos cultivares desde Europa y América (Ríos *et al.*, 2007; Ruiz de Galarreta y Ríos, 2008). El primer manuscrito que ubica al tubérculo en la península se remonta al 27 de diciembre de 1573, perteneciente a los registros del Hospital de la Sangre de Sevilla (Hamilton, 1934; Hawkes y Francisco-Ortega, 1992; Romans, 2005; Ames y Spooner, 2008). Las patatas fueron citadas también por cronistas procedentes de distintos países europeos. Los trabajos de Clusius (1576,1601), Gerard (1596,1597), Bauhin (1596) y otros describen la existencia de patatas en el norte de Europa y sugieren que para entonces ya eran cultivadas en algunas regiones meridionales.

1.4.3. Difusión en Europa

John Hawkins señaló que sus barcos se aprovisionaron de patatas en Venezuela el 28 de Marzo de 1565. El corsario Francis Drake las adquirió en la isla chilena de la Mocha hacia el año 1578 (Drake, 1628), y posteriormente Cavendish las encontraba en la isla de Santa María en Chile. Aunque se considera que Drake llevó la patata de Virginia a Inglaterra, existe una laguna histórica respecto a la forma de introducirla en Virginia. Parece ser que tras el saqueo y conquista de Cartagena de Indias en el año 1586, los atacantes se apoderaron del tubérculo existente en los almacenes de esta ciudad que servía de escala a los buques españoles (Ruiz de Gordoá, 1981). John Gerard y William Salmon denominaron a la patata “*Papus Hispaniorum*” en sus respectivos tratados (Gerard, 1597; Salmon, 1710).

Según Gerard, esta habría llegado a Inglaterra desde Virginia en 1597 y el intenso comercio del siglo XVI la introdujo en Irlanda por vías diferentes (Gerard, 1579). A pesar de las afirmaciones, no existe evidencia suficiente para afirmar que Hawkins, Drake o Raleigh fueron responsables de la introducción de la patata en las Islas Británicas (Salaman, 1949). Sin embargo, su expansión posterior por Europa fue lenta y desigual. Aunque inicialmente se la consideraba una planta ornamental, también se le atribuían algunas propiedades curativas (Ruiz de Gordoá, 1981). En Alemania e Italia se cultivaba en pequeños jardines en 1601. En el este de Francia, su aceptación fue rápida, aunque fueron necesarias demostraciones públicas para acreditar la seguridad de su consumo (Stuart, 1937; Zuckerman, 1998). Probablemente su cultivo con sentido económico se desarrolló en los Países Bajos hacia el año 1620. Al parecer, su cultivo habría sido iniciado por parte del grupo protestante de los Waldesianos, los cuales fueron desplazándose desde el norte de Italia hacia regiones más septentrionales buscando la protección de los enclaves reformistas y difundiendo el cultivo de la patata (Oliemans, 1988; Reader, 2008).

Cuando su cultivo comenzó a popularizarse, se utilizó fundamentalmente para alimentación animal, aunque botánicos como el francés Duhamel du Monceau recomendaron su cultivo para consumo humano:

"...porque además de ser sumamente útil para toda clase de ganado, sirve también de gran recurso, en los años de escasez, para sustento de los hombres..."

Durante los siglos XVIII y XIX, la expansión del cultivo de la patata fue promovida por las autoridades públicas de países como Francia, Inglaterra, Italia, Rusia y Suecia con el fin de reducir la dependencia de los cereales (Stuart, 1937; Zuckerman, 1998). Irlanda fue la isla donde se extendió con más rapidez el cultivo a lo largo del siglo XVIII. El impulso definitivo al cultivo de la patata para alimentación humana se vincula a Antoine Parmentier, farmacéutico y oficial del ejército francés que durante su cautiverio en la Guerra de los Siete Años con Alemania consumió 'kartoffel' -patata- en 1763. Posteriormente, en 1788, Parmentier obtuvo un permiso de Luis XVI, en 1788, para cultivarla a título de ensayo, en una finca de 36 hectáreas. A partir de entonces se extendió y adquirió singular importancia en la economía agraria europea (Stuart, 1937; Ruiz de Gordo, 1981). En el caso de Norteamérica, tras la primera introducción documentada (colonia de Virginia) casi medio siglo después de la primera cita europea, parece que su difusión a lo largo de los siglos XVIII y XIX fue particularmente importante en la costa oeste desde California hasta Alaska (Brown y Henfling, 2014). La propagación del cultivo de la patata durante los siglos XVII y XVIII atrajo el interés de botánicos, agrónomos y cronistas ilustrados. Desde la primera relación de cinco variedades de patata escrita en Europa por el irlandés Rye (1730), fueron sucediéndose distintas obras que progresivamente elevaron el número de cultivares descritos hasta varios cientos en el catálogo de Henry de Vilmorin en la década de los 80 del siglo XIX (Parmentier, 1789; Doyle, 1797; Miller y Martyn, 1807; Lawson, 1810; Roze, 1898). En Canarias destaca la relación de Álvarez-Rixo (1868), la cual describe numerosos cultivares cuya denominación se mantiene hoy en día (Ríos *et al.*, 2007). En la década de 1920, la cifra total de cultivares identificados y descritos en Europa ya superaba las 2000 (Rouselle *et al.*, 1996).

1.5. BOTÁNICA

Las patatas son plantas herbáceas tuberosas dicotiledóneas (Magnoliopsida), cuyo hábito de crecimiento varía desde erecto hasta postrado. Algunas especies andinas adaptadas a climas fríos, como *S. ajanhuiri*, *S. curtilobum* y *S. jucepczukii*, forman rosetas o semi-rosetas. Su multiplicación se produce tanto de forma sexual (semilla botánica) como de forma asexual (tubérculos). Generalmente poseen un sistema radicular poco desarrollado y superficial, aunque en algunos cultivares es fibroso y profundo.

Los tubérculos, cuyas funciones principales son la acumulación de reservas nutritivas y la propagación vegetativa, son tallos modificados que se forman en los estolones, los cuales a su vez son tallos laterales que crecen horizontalmente a partir de yemas de la parte subterránea de los tallos principales. La forma de los tubérculos puede ser irregular, redonda, alargada, oblonga u ovalada. Estos poseen un extremo basal ligado al estolón y un extremo opuesto, denominado apical o distal. Los ojos de los tubérculos son estructuras que protegen los brotes y se ubican en las axilas de hojas escamosas, correspondiendo morfológicamente a los nudos de los tallos (las yemas del ojo serían las yemas axilares) y distribuyéndose sobre el tubérculo siguiendo una espiral. A nivel botánico, el tubérculo puede dividirse en diferentes elementos: piel o peridermis, anillo vascular, parénquima de reserva (amilífero) y tejido medular. Las lenticelas son poros respiratorios distribuidos por todo el peridermo que permiten el intercambio gaseoso entre el tubérculo y el ambiente (Huamán, 1986, 2008). Las Figuras 1.3 y 1.4 representan las partes en las que se dividen la planta y el tubérculo de la patata.

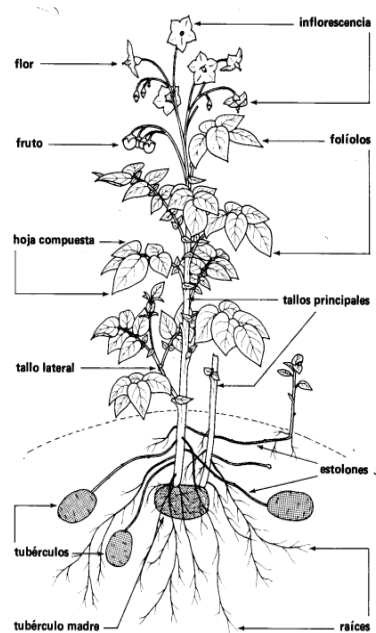


Figura 1.3. Morfología de la planta de patata (Fuente: Huamán, 1986).

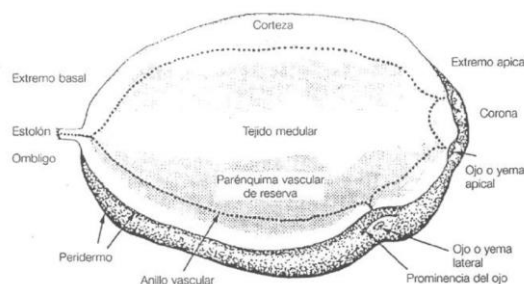


Figura 1.4. Morfología del tubérculo de la patata (Fuente: Hooker, 1980).

A partir de las yemas de los ojos crecen los brotes, los cuales dan lugar a la parte subterránea (raíces y estolones surgen de la región basal del brote) y a la parte aérea (tallos y hojas originados desde la región apical). Las hojas se distribuyen en espiral a lo largo del tallo, siendo simples o compuestas imparipinnadas (3-9 foliolos), provistas de pelos o tricomas, con un número, tamaño y forma de foliolos muy variable según la especie y el ambiente de desarrollo. Las flores son actinomorfas, pentámeras (cinco pétalos y cinco sépalos acuminados) y hermafroditas, presentando la corola un color variable (blanco, azul, rosa, rojo, lila, morado con distintos tonos, combinaciones e intensidades posibles). Estas se agrupan en racimos terminales que forman inflorescencias cimosas (1-30 flores por inflorescencia). El androceo está formado por cinco estambres amarillo o naranja, con distintas intensidades de pigmentación, pudiendo presentar manchas antociánicas de forma variable. A menudo se encuentran fusionados en torno al pistilo formando una columna cónica. Asimismo, las flores de la patata están dotadas de ovario súpero bilocular, estilo y estigma simples. Al ser fertilizado, el ovario se desarrolla hasta convertirse en una baya esférica, ovoide o cónica según especies o cultivares. Habitualmente estas son de color verde, aunque existen variantes punteadas, o con franjas o manchas pigmentadas. El número de semillas por fruto es muy variable, llegando en algunos casos a sobrepasar las 200 (Huamán y Spooner, 2002). Las características botánicas de las distintas especies o grupos cultivares han sido revisadas por Ovchinnikova *et al.* (2011) basándose en estudios taxonómicos previos a partir del análisis de lectotipos.

Independientemente de la nomenclatura utilizada (Hawkes, 1990; Ochoa, 1990, 1999; Spooner *et al.*, 2007), entre las especies cultivadas destaca *S. tuberosum*. Esta, que a su vez quedaría subdividida en las subespecies *andigena* y *tuberosum* (Hawkes, 1990) o en los grupos cultivares *Andigenum* y *Chilotanum* (Spooner *et al.*, 2007), cubre la mayoría de la superficie de cultivo (Huamán y Spooner, 2002). Las poblaciones de *S. tuberosum* se distribuyen desde el oeste de Venezuela al norte de Argentina en un rango altitudinal de 2000 a 4600 msnm (poblaciones de las tierras altas andinas) y también, aunque con un vacío en la distribución en el centro y sur de Chile, en los archipiélagos de Chonos y Guaitecas, así como en las costas adyacentes a una altitud inferior a 500 msnm (poblaciones de las tierras bajas chilenas). Algunas poblaciones se mantienen fuera de su área de distribución debido a su introducción posterior en México, América Central, India y las Islas Canarias (Swaminathan, 1958; Hawkes y Francisco-Ortega, 1992; Spooner *et al.*, 2007). La patata cultivada moderna (clasificada también como *S. tuberosum*), se cultiva en todo el mundo (Ovchinnikova *et al.*, 2011). La especie *S. tuberosum* se diferencia de otras especies de la misma serie taxonómica por presentar articulación del pedicelo en el tercio medio, los lóbulos del cáliz cortos y dispuestos de modo regular, las hojas frecuentemente arqueadas, los foliolos ovados o lanceolados, aproximadamente el doble de largo que de ancho y tubérculos con un periodo de dormancia bien marcado (Hawkes, 1990).

1.6. IMPORTANCIA SOCIOECONÓMICA

1.6.1. Producción mundial

La patata es el quinto cultivo más importante en términos de producción anual a nivel mundial (385.074.114 t), precedido por la caña de azúcar (1.899.991.846 t), el maíz (1.038.281.035 t), el arroz (740.995.973 t) y el trigo (728.966.757 t). Los principales países productores en 2014 fueron China (96.088.320 t), India (46.395.000 t), Rusia (31.501.354 t), Ucrania (23.693.350 t) y EEUU (20.056.500 t). Además de Rusia y Ucrania, en Europa destacan Alemania (9.669.700 t), Francia (6.975.000 t), Polonia (6.334.200 t), Bielorrusia (5.913.706 t) y Reino Unido (5.580.000 t) como los mayores productores de patata (Figura 1.5) (FAO, 2016).

La superficie total de cultivo de patata en 2014 se estima en 19.463.041 ha, el 60% de las se distribuyen entre los cinco principales productores mundiales (China, India, Rusia, Ucrania y EEUU). A nivel europeo, más del 80% de la superficie cosechada de patata se contabilizó en los siete países mencionados, los cuales se encuentran entre los diez primeros productores globales. Los rendimientos más altos se alcanzaron en Kuwait (> 67 t/ha), Bélgica (54 t/ha), Francia, Nueva Zelanda y Alemania (> 47 t/ha). Además de estos, en el ámbito europeo destacarían Holanda (46 t/ha), Suiza (44 t/ha), Dinamarca, Francia (43 t/ha), Austria y Suecia (30 t/ha) (FAO, 2016).

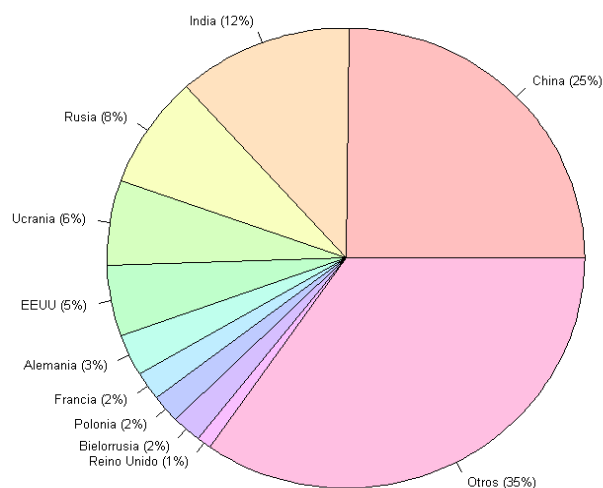


Figura 1.5. Producción de patata de los diez principales países productores respecto a la producción total global en 2014 (Fuente: FAO, 2016).

1.6.2. Producción en España

De acuerdo con el MAGRAMA (2016), la producción de patata en España alcanzó en 2014 la cifra de 2.543.930 t en un total de 75.956 ha. Las principales regiones productoras fueron Castilla y León (973.454 t en 20.699 ha), Galicia (535.166 t en 20.259 ha), Andalucía (320.116 t en 10.845 ha), La Rioja (74.620 t en 1.528 ha) y Castilla La Mancha (66.448 t en 2.394 ha) (Figura 1.6). Si se divide la producción total según el ciclo y el tipo de cultivo, el porcentaje de patata extratemprana (cosechada del 15 de enero al 15 de abril) superó ligeramente el 3%, en torno a un 15% fue patata temprana (cosechada del 15 de abril al 15 de junio), aproximadamente un 50% fue patata de media estación (cosechada del 15 de junio al 30 de septiembre) y el 32% restante fue patata tardía (cosechada del 30 de septiembre al 15 de enero).

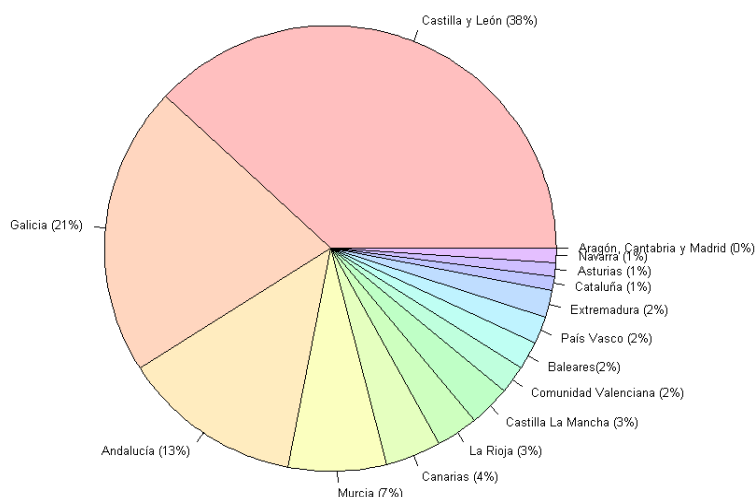


Figura 1.6. Producción de patata en las distintas Comunidades Autónomas españolas respecto a la producción total nacional en 2014 (Fuente: MAGRAMA, 2016).

Las regiones productoras varían en función del tipo y momento de cultivo, observándose un desplazamiento desde las regiones meridionales y costeras más cálidas hacia las regiones más frescas del centro y norte peninsular a medida que avanza el año. Así, mientras que la patata extratemprana se cultiva casi exclusivamente en Andalucía, Canarias, Murcia, Baleares y Galicia, en la producción de la patata temprana comienzan a adquirir cierta importancia otras regiones como Galicia, la Comunidad Valencia, Cataluña y Castilla La Mancha. Hacia el verano, los centros de producción se desplazan a Galicia y Castilla y León, y en menor medida, a La Rioja, Castilla La Mancha, Extremadura, Comunidad Valenciana, País Vasco, Asturias y Cataluña. La patata tardía se produce mayoritariamente en Castilla y León, La Rioja, Galicia, Castilla La Mancha y País Vasco. Sin embargo, la superficie de cultivo en España ha disminuido en torno a un 20% desde 1970 (MAGRAMA, 2012).

En el caso concreto de la patata de siembra, su producción se ha limitado históricamente a las provincias de Álava, Burgos, La Coruña, Navarra y Palencia debido a las características específicas de estas regiones que favorecen la producción de tubérculos de alta calidad sanitaria (Pastor-Coscolluela y Aguirre-Azpeitia, 1983). Más concretamente, la provincia de Álava constituye una de las principales áreas productoras de patata de siembra, contabilizando hasta el 50% del total producido en España durante las pasadas décadas. Hasta la década de 1990 también se produjo patata de siembra en Granada, Jaén, Lugo, Orense y Santander (Martínez-Arnaiz, 1996).

1.6.3. Principales enfermedades y plagas

Según algunas estimaciones, las distintas enfermedades y plagas reducen el rendimiento del cultivo en un 20-30% anualmente (Jellis y Boulton, 1984; Estrada, 2000). Además de numerosas bacterias, hongos y oomicetes, existen en torno a 50 virus y 60 especies de nematodos que afectan al género *Solanum*. Las características de reproducción de la patata facilitan la transmisión de patógenos a través de tubérculos infectados, provocando la acumulación de enfermedades y la degeneración del cultivo. Algunas de las principales enfermedades de la patata se recogen en la Tabla 1.3 (Anexo 1). Entre las enfermedades provocadas por la presencia de bacterias destacan el pie negro y las podredumbres blandas, asociadas a ciertas especies del género *Pectobacterium* (Hauben *et al.*, 1998), la sarna común, generada por *Streptomyces scabies* Lambert & Loria (Loria *et al.*, 1997), la podredumbre anular, vinculada a *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* (Spieckermann & Kotthoff) Davis *et al.* y otras como la roña (*Spongospora subterranea* (Wallroth) Lagerheim) o la marchitez bacteriana (*Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi) (Hooker, 1980). De los numerosos hongos fitopatógenos que afectan a la patata, cabe destacar la incidencia de *Alternaria solani* (Cooke) Wint. y *Rhizoctonia solani* Kühn, agentes causales del tizón temprano y la Rhizoctoniasis respectivamente. Otros hongos adscritos a los géneros *Alternaria*, *Fusarium*, *Phoma* y *Verticillium* pueden provocar daños importantes en los cultivos de patata (Hooker, 1980). Algunos oomicetes como *Phytophthora erythroseptica* Pethybr. y *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary son agentes causales de enfermedades en la patata. Concretamente este último, asociado a la aparición del mildiu o tizón tardío, constituye una fuente de preocupación a nivel mundial por sus efectos potencialmente destructivos. De hecho, se estima que el perjuicio económico asociado a la pérdida de productividad provocada por *P. infestans* asciende a 6000 millones de \$ anuales (Haverkort *et al.*, 2008). Anteriormente restringido al centro de México (Goss *et al.* 2014), la difusión del tipo de apareamiento A2 a partir de los años 80 del siglo XX ha tenido como consecuencia un aumento de la variabilidad genética del patógeno vía reproducción sexual y de la severidad en la epidemiología del oomicete (Grünwald y Flier, 2005).

Los nematodos de quiste *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens y *Globodera pallida* (Stone) Behrens tienen un impacto significativo en la producción anual de patata, ya que se alimentan y reproducen en el sistema radicular de las plantas. A pesar de su escasa movilidad, su capacidad de desplazamiento a través del transporte de suelo o tubérculos infectados, la generación de formas de resistencia y su ciclo vital subterráneo dificultan su erradicación y a menudo, limitan considerablemente los posibles usos de las fincas infectadas durante largos periodos de tiempo (Oerke *et al.*, 1994; OEPP y EPPO, 2013). La capacidad de perpetuación que presentan los virus los convierten en uno de los grupos de patógenos más importantes en la patata (Ross, 1986). Aunque existen formas secundarias de propagación mecánica o a través de hongos y nematodos, la principal forma de infección de virus es a través de áfidos que actúan como vectores, siendo las especies *Myzus persicae* (Sulzer), *Aulacortum solani* (Kalten.), *Macrosiphum euphorbiae* Thomas y *Aphis nasturtii* Kalten. algunas de las más representativas (Bokx, 1972). Entre los más extendidos se cuentan los virus PLRV, PVA, PVM, PVS, PVX y PVY (Hooker, 1980).

1.6.4. Usos principales

La mayor parte de la producción de patata se destina a alimentación humana, tanto en forma de tubérculos frescos como de productos procesados diversos (patatas fritas, copos de patata, patata granulada, bebidas alcohólicas y aperitivos). Aunque los primeros registros de patata procesada se remontan al imperio Inca (~1400 AC), donde fabricaban un producto deshidratado denominado chuño mediante un proceso de liofilización facilitado por las condiciones climáticas andinas (Bradshaw y Ramsay, 2009; de Haan *et al.*, 2010), las primeras patatas procesadas modernas de las que se tiene constancia documental se ubican en Francia en torno a 1780, en forma de galletas deshidratadas de patata (Burton, 1989). La tendencia continuó durante las décadas siguientes y en el siglo XX, las patatas deshidratadas habían convertido en el producto elaborado con patata transformada más popular. En la actualidad, en torno a un 50-60% de la patata fresca se destina a la industria de la transformación, incluyendo la fabricación de productos deshidratados (harina, copos, gránulos y otros productos de patata desecada), patatas troceadas congeladas, patatas enlatadas y otros productos elaborados con patata (Bradshaw y Ramsay, 2009). Se trata del cultivo con mayor potencial de aporte energético por unidad de superficie y el segundo en términos de proteína bruta por unidad de superficie, sólo superado por el maíz (Ensminger *et al.*, 1994). Exceptuando el caso de la caña de azúcar, se trata del producto no cerealero más consumido a nivel mundial y presenta algunas particularidades derivadas de su amplia difusión en países en vías de desarrollo y del hecho de que tan solo una parte de la producción entra en el comercio internacional, de modo que los precios dependen en gran medida de los costes locales de producción.

Por estas características se considera un cultivo recomendable para aumentar la seguridad alimentaria de agricultores de bajos ingresos y consumidores vulnerables (FAO, 2008). El consumo medio global de patatas en 2011 se situaba en 96 g por persona y día. Como muestra la Figura 1.7, su desagregación en función de los distintos países muestra grandes diferencias interregionales, variando entre un consumo nulo o insignificante en algunas regiones de África Central y Oceanía, hasta más de 250 g por persona y día en determinados países del centro y este de Europa y Asia Central (FAO, 2016). En regiones concretas, como las tierras altas de Perú, el consumo medio de patatas alcanza los 421 g por persona y día (Rose *et al.*, 2009). Uno de los usos tempranos de la patata más difundidos en Europa fue la alimentación animal. En algunos países de Asia y Europa Oriental este uso sigue teniendo una importancia significativa.

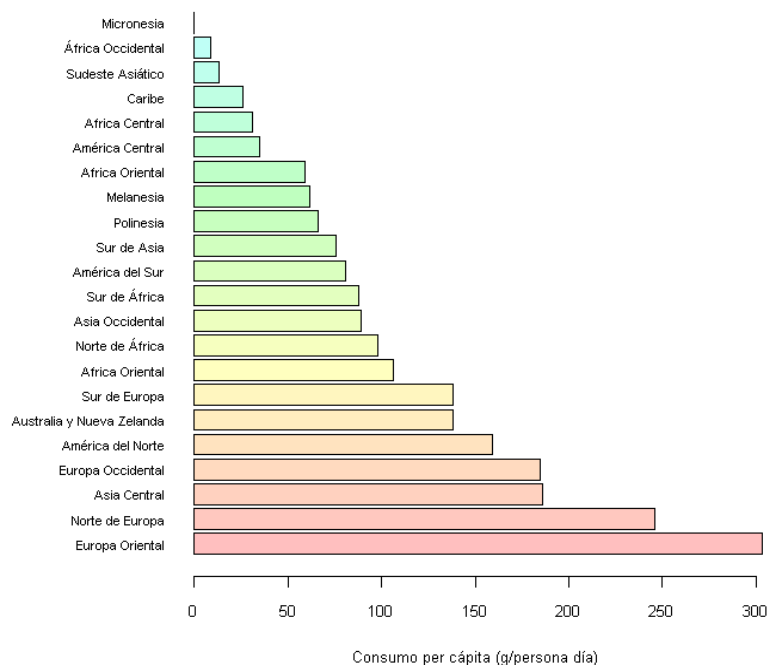


Figura 1.7. Consumo *per cápita* de patata en distintas regiones del mundo en el año 2011 (FAO, 2016).

El almidón extraído de los tubérculos se utiliza para texturizar distintos alimentos y como aglutinante en harinas, masas y productos elaborados. Existe una gran variabilidad en la estructura granular de los almidones entre distintos cultivares (Bertoft y Blennow, 2009). Además, es ampliamente utilizado por las industrias farmacéutica (fabricación de dextrosa, excipiente, recubrimientos, agentes dispersantes y material de relleno), textil (acabado de telas, gel o engrudo para almidonado de prendas y estampado), maderera (aglutinante y adhesivo), papelera (recubrimientos de papel, pañales desechables, adhesivos y cinta engomada), minera (separación de minerales por flotación), metalúrgica (adhesivo y aglutinante para núcleos de fundición) y cosmética (fabricación de maquillajes y cremas).

También se utiliza en procesos como la fabricación de explosivos, adhesivos, aglutinantes con usos variados, baterías secas, fibra de vidrio, plásticos biodegradables y biocombustibles (Mattila y Hellström, 2007; BeMiller *et al.*, 2009; Kärenlampi y White., 2009). Los almidones modificados son almidones cuyas características fisicoquímicas han sido alteradas con la finalidad de mejorar sus propiedades funcionales (viscosidad, actividad en superficie, resistencia a enzimas, etc.) para usos industriales específicos (Ortega-Ojeda *et al.*, 2005; Singh *et al.*, 2009).

1.7. COMPOSICIÓN DE LA PATATA

1.7.1. Importancia en la dieta

El papel de la patata en la alimentación mundial ha sido reconocido por parte de la Organización de las Naciones Unidas a través de la declaración del Año Internacional de la Papa en 2008 (FAO, 2008). Uno de los aspectos fundamentales que explican la importancia del tubérculo es su composición. La patata es una de las principales fuentes de glúcidos en la dieta de millones de personas de todo el mundo. Además, contiene cantidades significativas de fibra dietética, minerales, vitaminas y otros compuestos no nutritivos importantes para la salud humana (Lisińska y Leszczyński, 1989; Bradshaw y Ramsay, 2009; de Haan y Rodríguez, 2016; Navarre *et al.*, 2016). Aunque su composición varía en función de numerosos factores, tales como el genotipo, el ambiente o el procesamiento de los tubérculos, los valores medios se muestran en la Tabla 1.2.

Tabla 1.2. Composición química de la patata en base a su peso fresco (Li *et al.*, 2006; Storey, 2007) (Bradshaw y Ramsay, 2009).

Componente	Contenido	Componente	Contenido
Materia seca	15-28%	Tocoferoles	> 0,3 mg/100g
Almidón	12,6-18,2%	Tiamina B1	0,02-0,2 mg/100g
Glucosa	0,01-0,6%	Riboflavina	0,01-0,07 mg/100g
Fructosa	0,01-0,6%	Vitamina B6	0,13-0,44 mg/100g
Sacarosa	0,013-0,68%	Vitamina C	8-54 mg/100g
Fibra dietética	1-2%	Vitamina E	≈ 0,1 mg/100g
Lípidos	0,075-0,2%	Ácido fólico	0,01-0,03 mg/100g
Proteínas	0,6-2,1%	Nitrógeno (Total)	0,2-0,4%
Asparaginas (libres)	110-529 mg/100g	Potasio	280-564 mg/100g
Glutamina (libre)	23-409 mg/100g	Fósforo	30-60 mg/100g
Prolina (libre)	2-209 mg/100g	Calcio	5-18 mg/100g
Otros aminoácidos (libres)	0,2-117 mg/100g	Magnesio	14-18 mg/100g
Glicoalcaloides	< 20 mg/100g	Hierro	0,4-1,6 mg/100g
Polifenoles	123-441 mg/100g	Zinc	≈ 0,3 mg/100g
Carotenoides	0,05-2 mg/100g		

1.7.2. Composición química

1.7.2.1 *Materia seca*

El contenido de materia seca es uno de los factores más importantes a la hora de definir la textura de la patata (O'Donoghue *et al.*, 1996; Thygesen *et al.*, 2001). Por ejemplo, el rendimiento de las patatas fritas (en forma de láminas o chips y barritas o fritura francesa), así como la textura de las patatas fritas, envasadas y deshidratadas-reconstituidas, está íntimamente relacionado con la materia seca (Rodríguez-Saona *et al.*, 1997). La materia seca puede medirse por deshidratación de los tubérculos, aunque el estimador más habitual es la gravedad específica (Storey y Davies, 1992).

1.7.2.2. *Glúcidos*

Aunque existe una pequeña proporción de azúcares libres (sacarosa, fructosa y glucosa) con una gran relevancia a nivel cualitativo, el almidón es el principal componente de los tubérculos de patata, aportando el 15-20% del peso total. Se trata del glúcido de reserva más extendido entre los vegetales, pero las propiedades fisicoquímicas específicas del almidón de la patata lo convierten en un factor de gran importancia a la hora de valorar la calidad y su posible uso industrial (Wiesenborn *et al.*, 1994; Blennow *et al.*, 2003).

El almidón de la patata se estructura en forma de gránulos de 10-100 μm de diámetro constituidos por amilosa (70-80%) y amilopectina unidas por enlaces de tipo $\alpha\text{-D-(1,4)}$ y en menor medida de tipo $\alpha\text{-D-(1,6)}$ (Hoover, 2001; Bertoft y Blennow, 2009). Debido a la escasa digestibilidad del almidón no gelatinizado, es necesario someterla a un proceso de cocinado previo a su consumo (Burton, 1989). Existen numerosos métodos de cocinado, entre los que destacan el cocido, el vaporizado, el frito, el asado o el cocinado al microondas, aunque en la zona andina existen numerosos métodos de preparación adicionales. Asimismo, el índice glucémico (GI) de los alimentos ricos en almidón se relaciona estrechamente con el índice glucémico *in vivo* o la tasa de digestión *in vitro*, constituyendo una herramienta de interés para la valoración de este tipo de alimentos por sus potenciales implicaciones en la salud humana (Jenkins *et al.*, 1981).

Aunque se considera un método adecuado para determinar la calidad de los glúcidos, existe una discusión acerca de la aptitud de este método para medir los potenciales efectos en la salud de alimentos ricos en almidón. El GI de los productos elaborados con patata es inferior al de algunos alimentos basados en cereales, como la pasta o el arroz, aunque mayor que el de otros productos como el pan o numerosas frutas y vegetales (Foster-Powell *et al.* 2002).

No obstante, el GI de los tubérculos no es homogéneo y tanto el factor genético (Fernandes *et al.*, 2005), como los factores tipo de preparación (Brand *et al.*, 1985; Thed y Phillips, 1995; Kanan *et al.*, 1998) y forma de consumo (Tahvonen *et al.*, 2006; Monro *et al.*, 2009) pueden constituir fuentes de variación significativas, ya que pueden conducir a la gelatinización del almidón y dar lugar a formas de digestión lenta (SDS) y resistentes (RS) (Raigond *et al.*, 2014). Por otra parte, algunos autores han observado una correlación inversa entre el contenido de compuestos fenólicos y el GI (Thompson *et al.*, 1984; Ramdath *et al.*, 2014), probablemente vinculada a la formación de complejos entre los fenoles y el almidón que disminuirían su digestibilidad (Deshpande y Salunkhe, 1982; Barros *et al.*, 2012) o a una acción moduladora de los primeros sobre la digestión de los glúcidos, el transporte intestinal de glucosa y su metabolismo, que conllevaría una reducción del GI (Hanhineva *et al.*, 2010).

Los azúcares libres más abundantes en la patata son fructosa, glucosa y sacarosa. Su concentración se sitúa por debajo del 1%, pero presentan una gran importancia en el procesado de la patata debido a su intervención en la reacción de Maillard (Tareke *et al.*, 2000). Durante la fase de cocinado a altas temperaturas, los azúcares reaccionan con aminoácidos dando lugar a productos de color oscuro y sabor amargo (Liu *et al.*, 2009). En estas condiciones, la interacción entre azúcares y asparagina produce acrilamida (Amrein *et al.*, 2003). Habitualmente se considera que el límite superior de azúcares reductores en patatas destinadas a procesamiento industrial es del 0,25-0,5% del peso fresco (Gottschalk y Ezekiel, 2006).

1.7.2.3. Proteínas

En los tubérculos de patata, los aminoácidos libres constituyen entre el 40 y el 70% del nitrógeno (N) reducido total (Li y Sayre, 1975). Las proteínas solubles de la patata se clasifican en patatinas (40%), inhibidoras de proteasa y otras (Pots *et al.*, 1999). A pesar de que su contribución a la ingesta total de proteínas es pequeña, la patata y el boniato constituyen el mayor aporte vegetal no cerealero de proteínas a la dieta global, las cuales son ricas en asparagina, ácido glutámico y ácido aspártico y presentan además un buen balance de aminoácidos (Brierley *et al.*, 1996; Davies, 1996).

La variabilidad genética de la composición aminoacídica de las proteínas de almacenamiento de la patata es importante (Stegeman, 1975; Stegemann y Loescheke, 1976). No obstante, tanto el ambiente y las prácticas culturales (Hoff *et al.*, 1971; Coutrez-Geenirek, 1975; Desborough y Lauer, 1977) como el estadio de desarrollo afectan al contenido y a la calidad de las proteínas (Snyder *et al.*, 1977; Desborough *et al.*, 1981).

1.7.2.4. *Lípidos*

La patata no se considera una fuente significativa de lípidos, ya que su concentración es muy baja (0,2 y 2g). Se trata mayoritariamente de lípidos de membrana, concretamente fosfolípidos y galactolípidos, apareciendo en ocasiones trazas de triacilgliceroles (Galliard, 1973; Kärenlampi y White, 2009). No obstante, determinadas formas de preparación, tales como la fritura, promueven la absorción de aceite (Pedreschi *et al.*, 2008). Aunque la fritura doméstica tiende a incrementar en mayor medida la concentración de lípidos (Bradshaw y Ramsay, 2009), las patatas sometidas a fritura francesa en forma de barritas (*french fries*) pueden absorber aceites hasta un 15% de su peso aproximadamente (Aguilera y Gloria-Hernandez, 2000) y las patatas fritas laminadas en torno a un 36% (Burton, 1989).

1.7.2.5. *Minerales*

De acuerdo con lo establecido por el Consenso de Copenhage (Horton *et al.*, 2008), la nutrición mineral es uno de los principales retos que afectan a la salud humana. Se estima que la deficiencia de hierro (Fe), zinc (Zn), iodo (I) y selenio (Se) afecta aproximadamente al 60, 30, 30 y 15% de la población mundial (White y Broadley, 2005). Otros elementos cuya deficiencia se presenta a menudo en la dieta humana incluyen el cobre (Cu), el calcio (Ca) y el magnesio (Mg) (Broadley *et al.*, 2006; Broadley y White, 2010; White y Broadley, 2009). Aunque no constituye una problemática exclusiva de los países con déficit de alimentos, se trata de un problema particularmente grave en estos, siendo la deficiencia de Fe y Zn especialmente problemática (Burgos *et al.*, 2007). A lo largo de las últimas décadas, se ha observado una reducción significativa en la concentración de ciertos minerales en cultivos alimenticios, probablemente asociada a la utilización de variedades de alto rendimiento y a un empobrecimiento generalizado del contenido mineral de los suelos (Davis, 2009; Fageria *et al.*, 2002; Grzebisz, 2011).

Además de los elementos principales, carbono (C), hidrógeno (H) y oxígeno (O), las plantas requieren 14 elementos para su desarrollo, cuyas funciones a nivel fisiológico y sus relaciones con distintos aspectos de la calidad son muy variadas (Marschner, 1995; Mengel *et al.*, 2001; White y Brown, 2010). Algunos de los minerales más destacables en la composición de la patata son el potasio (K), el fósforo (P), el calcio (Ca), el magnesio (Mg), el hierro (Fe) y el zinc (Zn) (White *et al.*, 2009). Según los datos de la EFSA, una ración de 200 g de patata proveería en torno a un 15-20% de la ingesta diaria recomendada (IDR) potasio y fósforo, un 15% de la IDR de hierro, un 20% de la IDR de cobre y un 5% de la IDR de zinc, así como un 10% de la IDR de manganeso (EFSA, 2006).

A pesar de que algunos procesos tradicionales de elaboración pueden reducir la concentración de minerales en los tubérculos (Burgos *et al.*, 2009a; de Haan *et al.*, 2010), se ha propuesto que su elevada concentración de compuestos orgánicos facilitadores de la absorción, como el ascorbato, cisteínas, aminoácidos y ácidos orgánicos, unida a la baja concentración de compuestos limitantes de la absorción, como el fitato y el oxalato, podría favorecer la biodisponibilidad de los minerales (Kärenlampi y White, 2009). Diversos estudios han puesto de manifiesto la existencia de genotipos con elevada concentración de minerales en el germoplasma nativo y silvestre (Figura 1.8) (Andre *et al.*, 2007a; Burgos *et al.*, 2007; de Haan *et al.*, 2010; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2015).



Figura 1.8. Patatas nativas de los Andes (Fuente: <http://cipotato.org/>)

1.7.2.6. Vitaminas

Numerosos autores han señalado la importancia de la patata como fuente de folato y piridoxina, vitaminas del grupo B involucradas en numerosos procesos biológicos que además de actuar como cofactores de muchos enzimas, particularmente de aquellos envueltos en el metabolismo de proteínas, presentan actividad antioxidante (Navarre *et al.*, 2006). La contribución de la patata al consumo total de folato varía entre el 3 y el 12% según países (Brussaard *et al.*, 1997; Vahteristo *et al.*, 1997; Konings *et al.*, 2001; Alfthan *et al.*, 2003; Plannels *et al.*, 2003; Brevick *et al.*, 2005; Hatzis *et al.*, 2006).

Los tococromanos son una clase formada por ocho compuestos, incluyendo cuatro tocoferoles (α , β , γ y δ) y cuatro tocotrienoles (α , β , γ y δ), que conjuntamente contribuyen al contenido total de vitamina E (Dörmann, 2007). Aunque la patata *per se* no se considera una fuente relevante de vitamina E (Spychalla y Desbourogh, 1990; Chun *et al.*, 2006; Andre *et al.*, 2007b), a menudo los productos de patata en cuya elaboración intervienen aceites vegetales poseen una mayor cantidad de tococromanos (Falk y Munné-Bosch, 2010).

No obstante, la vitamina más importante desde un punto de vista cuantitativo y funcional es la vitamina C o enantiómero L del ácido ascórbico (Kondo *et al.*, 2012, 2014). Aunque existen importantes diferencias entre cultivares y condiciones de cultivo, la patata podría aportar en torno a un 44% de la ingesta diaria recomendada de ácido ascórbico (Storey, 2007). Entre otras funciones, este potente agente reductor actúa como antioxidante en el organismo, cofactor para numerosos enzimas y facilitador de la absorción de hierro incrementando su biodisponibilidad (Grosso *et al.*, 2013).

1.7.2.7. *Glicoalcaloides*

Los glicoalcaloides esteroideos son metabolitos secundarios que aparecen en la familia *Solanaceae* (Friedman y Levin, 2009). Estos funcionan como fitoalexinas, protegiendo los tubérculos frente a infecciones y plagas. En tubérculos comerciales existen dos glicoalcaloides principales, α -solanina y α -chaconina, que comprenden en torno al 95% del total. No obstante, existen formas minoritarias que incluyen a las leptinas, leptidinas, β y γ -chaconinas, solaninas y solanidina (Friedman, 2006). Aunque en dosis altas son neurotóxicos (Bushway *et al.*, 1987), promueven la respuesta inflamatoria (Keukens *et al.*, 1992) y aportan un sabor amargo a las patatas (Friedman y McDonald, 1997), también pueden tener efectos beneficiosos para la salud a distintos niveles (Gubarev *et al.*, 1998; Friedman *et al.*, 2000, 2007), incluyendo la actividad anti-cáncer (Lee *et al.*, 2004) y la inducción de una respuesta anti-inflamatoria (Kenny *et al.*, 2013). Las concentraciones más elevadas de glicoalcaloides se alcanzan en especies nativas y silvestres (Gregory, 1984), aunque además del genotipo, las condiciones de cultivo y almacenamiento afectan a su concentración (Bejarano *et al.*, 2000; Andre *et al.*, 2009a).

1.7.2.8. *Otros*

El consumo de patatas ha sido relacionado durante muchos años con algunas enfermedades crónicas, como la diabetes tipo 2 o el cáncer de colon, debido fundamentalmente a su alto contenido de almidón (Halton *et al.*, 2006; Miller *et al.*, 2010; Khosravi-Boroujeni *et al.*, 2012). No obstante, además de constituir una rica fuente de glúcidos y minerales, las patatas contienen importantes cantidades de metabolitos secundarios y vitaminas que juegan un papel importante en la salud humana (Finotti *et al.*, 2006; Burlingame *et al.*, 2009). De hecho, contrariamente a la postura tradicional, diversos estudios han relacionado el consumo de patatas con la prevención del cáncer y enfermedades cardiovasculares, entre otras (Camire *et al.*, 2009; Liu, 2013; McGill *et al.*, 2013). El contenido de distintas moléculas solubles en agua y con actividad antioxidante, como el ácido ascórbico, el glutatión, las patatinas, el ácido clorogénico o la quercetina, convierten a la patata en una buena fuente de capacidad antioxidante (Al-Shaikhan *et al.*, 1995).

Los compuestos bioactivos más abundantes de la patata se dividen en dos grandes grupos, compuestos fenólicos y carotenoides. A pesar de no ser estrictamente nutrientes, la ingesta de este tipo de compuestos se asocia con una reducción de la probabilidad de sufrir distintas enfermedades crónicas (Jansen *et al.*, 2008). Aunque actualmente se desconocen los mecanismos de acción de la mayoría de fitoquímicos, se han descrito distintos efectos biológicos a partir de ensayos *in vitro* e *in vivo*: protección de las células frente al daño asociado al estrés oxidativo (Balsano y Alisi, 2009), cambios en la expresión de múltiples genes vía modificaciones epigenéticas (Stefanska *et al.*, 2012) y estimulación de la biogénesis de mitocondrias e intermediarios en la señalización de rutas inductoras de la apoptosis (Forbes-Hernández *et al.*, 2014). En términos absolutos, la concentración de compuestos fenólicos y carotenoides es menor que las de otros alimentos de origen vegetal, tales como las bayas (Häkkinen *et al.*, 1999) o las zanahorias (Sharma *et al.*, 2012). No obstante, el elevado consumo de patata y su amplia distribución contribuye significativamente a la ingesta de estos fitoquímicos en la dieta (Granado *et al.*, 2006). La Tabla 1.3 recoge los intervalos de las concentraciones de algunos de los compuestos bioactivos más abundantes en la patata revisados por Akyol (2016).

Tabla 1.3. Concentración de compuestos fenólicos y carotenoides más comunes en la patata (Akyol *et al.*, 2016).

Clase	Compuestos	Intervalo (mg 100 g ⁻¹ PS)	Referencias
Ácidos fenólicos	Ácido clorogénico	27,60	Kanatt <i>et al.</i> (2005)
		100,0-220,0	Shakya y Navarre (2006)
		17,40-1275	Andre <i>et al.</i> (2007b)
		47,00-283,0	Leo <i>et al.</i> (2008)
		17,30-1468	Mäder <i>et al.</i> (2009)
		21,00-40,00	Navarre <i>et al.</i> (2009)
		60,00-292,0	Navarre <i>et al.</i> (2010)
		0,2000-2193	Deußer <i>et al.</i> (2012)
	Ácido cafeico	0,1000-0,2000	Shakya y Navarre (2006)
		5,000-50,00	Leo <i>et al.</i> (2008)
		1,100-172,0	Mäder <i>et al.</i> (2009)
		2,000-6,900	Navarre <i>et al.</i> (2009)
	Ácido cumárico	0,0000-9,200	Leo <i>et al.</i> (2008)
		0,0000-1,600	Mäder <i>et al.</i> (2009)
	Ácido protocatecuico	0,0000-7,600	Mäder <i>et al.</i> (2009)
		0,0000-22,40	Mäder <i>et al.</i> (2009)
	Ácido ferúlico	0,6000-9,000	Leo <i>et al.</i> (2008)
		0,0000-3,900	Mäder <i>et al.</i> (2009)
		0,0000-1,400	Deußer <i>et al.</i> (2012)
	Ácido criptoclorogénico	16,00-27,00	Shakya y Navarre (2006)
3,100-163,3		Mäder <i>et al.</i> (2009)	
8,000-59,00		Navarre <i>et al.</i> (2010)	
0,1000-168,3		Deußer <i>et al.</i> (2012)	
Ácido neoclorogénico	2,900-9,900	Shakya y Navarre (2006)	
	49,20-91,20	Mäder <i>et al.</i> (2009)	
	0,5000-1,500	Navarre <i>et al.</i> (2009)	
	3,000-11,00	Navarre <i>et al.</i> (2010)	
	0,1000-87,60	Deußer <i>et al.</i> (2012)	
Ácido gálico	0,0000-1,000	Mäder <i>et al.</i> (2009)	
Ácido p-hidroxibenzoico	0,0000-7,800	Mäder <i>et al.</i> (2009)	

Tabla 1.3. Continuación.

Clase	Compuestos	Intervalo (mg 100 g ⁻¹ PS)	Referencias
Flavonoles	Rutina	0,5000-2,600	Shakya y Navarre (2006)
		0,6000-1,300	Navarre <i>et al.</i> (2010)
		0,0000-12,20	Deußer <i>et al.</i> (2012)
	Kaempferol rutinosa quercetin-3-O-glucósido- rutinósido	0,5000-1,700	Navarre <i>et al.</i> (2010)
		2,500	Shakya y Navarre (2006)
Flavan-3-oles	Catequina	43,00-204,0	Leo <i>et al.</i> (2008)
		0,0000-1,500	Mäder <i>et al.</i> (2009)
		0,0000-1,400	Deußer <i>et al.</i> (2012)
Antocianidinas	Antocianinas	1,400-163,3	Andre <i>et al.</i> (2007b)
		87,00	Han <i>et al.</i> (2007a)
		953,8-1630	Andre <i>et al.</i> (2009c)
		21,00-109,0	Kita <i>et al.</i> (2013)
	Compuestos fenólicos	Intervalo (mg 100 g⁻¹ PF)	Referencias
Ácidos fenólicos	Ácido clorogénico	1,400-12,10	Finotti <i>et al.</i> (2006)
		0,9000-27,00	Mattila y Hellström (2007)
		0,4000-34,00	Im <i>et al.</i> (2008)
		0,4000-30,10	Madiwale <i>et al.</i> (2011)
		8,700-28,60	Singh y Saldaña (2011)
	Ácido cafeico	0,0000-1,200	Im <i>et al.</i> (2008)
		0,6000-10,20	Madiwale <i>et al.</i> (2011)
		5,200-12,20	Singh y Saldaña (2011)
	Ácido cumárico	0,8000-6,500	Singh y Saldaña (2011)
	Ácido protocatecuico	0,2000-0,5000	Mattila y Hellström (2007)
		6,100-10,30	Barba <i>et al.</i> (2008)
	Ácido vainílico	1,900-2,000	Singh y Saldaña (2011)
		0,6000	Mattila y Hellström (2007)
	Ácido ferúlico	0,1000	Mattila y Hellström (2007)
		0,0000-0,1000	Madiwale <i>et al.</i> (2011)
Ácido siríngico	1,500-4,900	Singh y Saldaña (2011)	
	0,2000-0,5000	Mattila y Hellström (2007)	
Ácido p-cumárico	0,9000-1,700	Singh y Saldaña (2011)	
	0,2000-3,000	Mattila y Hellström (2007)	
Ácido sinápico	0,3000-0,9000	Mattila y Hellström (2007)	
	0,0000-0,4000	Madiwale <i>et al.</i> (2011)	
Ácido gálico	0,5000-0,6000	Singh y Saldaña (2011)	
	Carotenoides	Intervalo (µg 100 g⁻¹ PS)	Referencias
Carotenos	β-caroteno	0,3000-22,30	Fernandez-Orozco <i>et al.</i> (2013)
		42,00-219,0	Andre <i>et al.</i> (2007b)
		0,0000-1030	Ducreux <i>et al.</i> (2005)
Xantofilas	Luteína	6,200-180,9	Fernandez-Orozco <i>et al.</i> (2013)
		48,00-1101	Ducreux <i>et al.</i> (2005)
	Anteraxantina	2,200-63,20	Fernandez-Orozco <i>et al.</i> (2013)
		18,00-135,0	Ducreux <i>et al.</i> (2005)
	Neoxantina	11,70-206,0	Fernandez-Orozco <i>et al.</i> (2013)
		41,00-107,0	Ducreux <i>et al.</i> (2005)
Violaxantina	6,100-330,9	Fernandez-Orozco <i>et al.</i> (2013)	
Zeaxantina	150,0-852,0	Ducreux <i>et al.</i> (2005)	
	400,0-4000	Römer <i>et al.</i> (2002)	
		0,0000-71,00	Ducreux <i>et al.</i> (2005)
	Carotenoides	Intervalo (µg 100 g⁻¹ PF)	Referencias
Carotenos	β-caroteno	0,0000-3,700	Nesterenko y Sink (2003)
Xantofilas	Luteína	65,00-148,0	Brown <i>et al.</i> (1993)
		19,80-119,0	Nesterenko y Sink (2003)
	β-criptoxantina	11,30	Nesterenko y Sink (2003)
	Neoxantina	6,600-20,20	Nesterenko y Sink (2003)
	Violaxantina	3,100-124,3	Nesterenko y Sink (2003)
Zeaxantina	207,0-2055	Brown <i>et al.</i> (1993)	
	1,680-476,3	Nesterenko y Sink (2003)	

Por ejemplo, Chun *et al.* (2005) afirman que la patata es la tercera fuente de fenoles en importancia, tras manzanas y naranjas, los cuales son mayoritariamente biodisponibles en humanos (Monteiro *et al.*, 2007). Navarre *et al.* (2016) señalaron que el contenido de compuestos fenólicos en patatas con elevada concentración de fenoles supera al de otros vegetales comunes como el brócoli, el tomate, la cebolla, la lechuga o la zanahoria. Por otra parte, determinadas líneas de mejora podrían aportar hasta un 50% de la ingesta diaria recomendada de β -caroteno por ración de 250 g (Diretto *et al.*, 2007ab). Además, Bub *et al.* (2008) observaron que la zeaxantina de la patata, uno de los carotenoides mayoritarios, es altamente biodisponible.

1.7.2.8.1. Compuestos fenólicos

Los compuestos fenólicos son una amplia familia de compuestos de origen vegetal que se definen estructuralmente por contener uno (ácidos fenólicos) o varios fenoles (polifenoles) como grupo funcional (Manach *et al.*, 2004; Crozier *et al.*, 2009). Estos constituyen una gran familia que comprende en torno a 8000 sustancias identificadas, las cuales pueden ser subdivididas a su vez en cuatro categorías principales de acuerdo con su estructura química: ácidos fenólicos, estilbenos, cumarinas y flavonoides (Ignat *et al.*, 2001; Ross y Kasum, 2002; Lemos *et al.*, 2015).

Sus funciones en la planta no son completamente conocidas, aunque desempeñan un papel importante en la respuesta a estreses abióticos y bióticos, relacionadas con estímulos como la radiación UV, el ozono, la sequía, las bajas temperaturas, la presencia de metales pesados, los daños mecánicos, así como el ataque de herbívoros y patógenos (Dixon y Paiva, 1995; Grace, 2005; Lattanzio *et al.*, 2006; Jansen, 2012), así como en la mediación de las interrelaciones entre la flora, la fauna y la microbiota (Dakora, 2003). Los fenoles son los antioxidantes más abundantes en nuestra dieta (Manach *et al.*, 2004). Además de influir en la calidad organoléptica, los compuestos fenólicos presentan un amplio rango de características beneficiosas para la salud (Friedman, 1997; Bravo, 1998). La estructura molecular de los diferentes polifenoles determina su estabilidad y actividad antioxidante (Rice-Evans *et al.*, 1996). La evidencia científica señala que su inclusión en la dieta en cantidad suficiente y de forma sostenida se considera efectivo para la prevención de patologías crónicas de tipo cardiovascular, metabólico, degenerativo e hiperproliferativo (Manach *et al.*, 2005a; Vermerris y Nicholson, 2006; Espín *et al.*, 2007). Su concentración en la patata es elevada, oscilando entre 530 y 1770 $\mu\text{g g}^{-1}$ PF en la carne y pudiendo alcanzar los 5000 $\mu\text{g g}^{-1}$ PF en la piel (Lewis *et al.*, 1998; Ezekiel *et al.*, 2013). De acuerdo con Akyol *et al.* (2016) el germoplasma silvestre cuenta con algunos de los genotipos con una mayor producción de fenoles.

Los compuestos fenólicos más abundantes en los tubérculos son ácidos fenólicos, concretamente cafeoil ésteres (Mäder *et al.*, 2009; Schieber *et al.*, 2009), siendo el ácido clorogénico (CQA) el principal ácido fenólico, el cual es biodisponible en humanos y constituye aproximadamente el 80% de los compuestos fenólicos totales (Brown, 2005) y el 50-90% de los fenoles totales (Reddivari *et al.*, 2007; Payyavula *et al.*, 2014). Estructuralmente, el ácido clorogénico es el éster formado por el ácido cafeico en la posición 3-hidroxilo del ácido L-quínico (3-CQA) (Clifford, 1999), pero la denominación CQAs incluye los isómeros ácido criptoclorogénico (4-CQA) y ácido neoclorogénico (5-CQA) (Verde-Méndez *et al.*, 2004; Andre *et al.*, 2007b; Im *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2010; Deußer *et al.*, 2012).

Otros fenoles presentes en la patata son los ácidos elágico, gálico y cafeico, además de los flavonoides rutina, quercetina, catequina, kaempferol y epicatequina (Antolovich *et al.*, 2000; Andre *et al.*, 2007b, 2009ab; Navarre *et al.*, 2011). Además, pueden existir concentraciones apreciables de los ácidos ferúlico, p-cumárico, siríngico, vainíllico, sinápico y salicílico (Mattila y Hellström, 2007; Habeebullah *et al.*, 2012; Albishi *et al.*, 2013). Los flavonoides se subdividen en seis categorías principales: flavonas, flavonoles, flavononas, flavan-3-oles, antocianidinas e isoflavonas (Beecher, 2003; Andre *et al.*, 2009bc). Las antocianinas, con más de 600 estructuras identificadas, se agrupan en la principal subdivisión dentro de los flavonoides (Konczak y Zhang, 2004). Estas están constituidas por antocianidinas unidas a un glúcido mediante un enlace O-glucosídico. La concentración y el espectro de los pigmentos antociánicos son responsables de la coloración roja, morada o azul de muchas frutas y hortalizas (Hatier y Gould, 2009). En la patata, las antocianidinas (forma-deglicosilada de las antocianinas) más comunes son la malvidina, la petunidina, la delfinidina y la peonidina en tubérculos morados, y la pelargonidina en tubérculos rojos (Brown *et al.*, 2005ab; Kita *et al.*, 2013). La diversidad de estructuras moleculares determina la biodisponibilidad y los potenciales efectos para la salud (Rice-Evans *et al.*, 1996; Marko *et al.*, 2004).

1.7.2.8.2. Carotenoides

Los carotenoides vegetales son moléculas que tienen diversas funciones, pues además de actuar como pigmentos accesorios durante la fotosíntesis, protegen a la planta de la fotooxidación o la radiación UV, y son determinantes en la configuración de complejos formados por pigmentos plastídicos y proteínas (Bartley y Scolnik, 1995; Vershinin, 1999; Cazzonelli, 2011). La mayoría de los carotenoides son moléculas lipofílicas cuya estructura química se asimila a tetraterpenoides C₄₀ constituidos por ocho unidades de isoprenoides C₅ (Britton, 1995). Estos compuestos se clasifican en dos grandes grupos de pigmentos, cuyo color varía desde amarillo pálido hasta rojo intenso: carotenos y xantofilas (Rodríguez-Amaya, 2001).

Se han identificado en torno a 750 moléculas y tanto su concentración total como el perfil de compuestos individuales están altamente correlacionadas con la intensidad de color amarillo o naranja de los tubérculos (Burgos *et al.*, 2009b). Las concentraciones de carotenoides en los tubérculos varían entre 27 y 2000 μg 100 g PF (Iwanzick *et al.*, 1983; Brown *et al.*, 1993), siendo particularmente abundantes la luteína, la zeaxantina, la violaxantina y la neoxantina, aunque también aparecen trazas de β -caroteno (Ezekiel *et al.*, 2013). No obstante, algunos genotipos adscritos a las especies *S. phureja* y *S. stenotomum* han mostrado concentraciones de luteína y zeaxantina extraordinariamente elevadas (Brown *et al.*, 1993; Lu *et al.*, 2001; Griffiths *et al.*, 2007).

El perfil de compuestos carotenoides individuales y sus concentraciones en tubérculos de *S. phureja* han sido relacionados con la intensidad del color amarillo de la carne, la zeaxantina y la anteraxantina son los carotenoides predominantes en tubérculos con pigmentación amarilla intensa, mientras que la violaxantina, la luteína y el β -caroteno abundan en los tubérculos de carne de color crema (Burgos *et al.*, 2009b). Respecto a su efecto en la salud humana, se han descrito algunos efectos biológicos específicos de determinados carotenoides, como la actividad pro-vitamina A de α , β y γ -caroteno y β -criptoxantina (Bendich y Olson, 1989; Maiani *et al.*, 2009).

Además, presentan actividad antioxidante (Stahl y Sies, 2002) e intervienen en las rutas de señalización bioquímicas, influyendo en la expresión de determinados genes e inhibiendo la actividad de enzimas reguladores (Stahl *et al.*, 2002). La evidencia experimental sugiere la existencia de una asociación significativa entre un consumo elevado de carotenoides o altas concentraciones en los tejidos biológicos y un menor riesgo de sufrir enfermedades crónicas (Stahl y Sies, 2002; Rao y Rao, 2007).

1.8. RECURSOS GENÉTICOS

Los recursos genéticos de la patata pueden ser divididos en tres grupos (*pools* genéticos) con diferentes características en cuanto a variabilidad genética y fenotípica, niveles de ploidía y número de balance del endospermo (EBN): cultivares de *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* (EBN = 4), especies silvestres (aproximadamente 180) con diferentes niveles de ploidía (EBN = 2 o 4) y especies silvestres diploides (aproximadamente 15 – 30) (EBN = 1) (Harlan y de Wet, 1971) (Figura 1.9). La estrategia de mejora debe tener en cuenta tanto los aspectos genéticos de los caracteres de interés como las características del material disponibles en términos de correspondencia a un determinado *pool* genéticos (Bradshaw, 2007a; Haynes y Bradeen, 2011).

La introgresión de genes de interés a menudo requiere de la utilización de germoplasma silvestre o nativo escasamente adaptado que presenta numerosos caracteres no deseados (Plaisted y Hoopes, 1989; Ruiz de Galarreta *et al.*, 1998). Para salvar estas dificultades, habitualmente son necesarias varias generaciones de recombinación y selección, lo que conlleva la disponibilidad de abundantes recursos, así como la aplicación de distintas estrategias de mejora (Johnston *et al.*, 1980; Jonshton y Hanneman, 1980; Hermundstad y Peloquin, 1985; Camadro *et al.*, 1990; Iwanaga *et al.*, 1991a; Watanabe *et al.*, 1994, 1995a; Jansky, 2006).

Considerando su diversidad genética, disponibilidad y utilidad, el germoplasma de patata puede ser valorado como uno de los más extensos e interesantes de todas las plantas cultivadas (Bamberg y del Río, 2005; Watanabe, 2015). Debido a la diversidad que las caracteriza en términos ecológicos (adaptadas a un amplio rango de altitudes, hábitats, tipos de suelo y condiciones climáticas) (Hijmans *et al.*, 2002, 2007; Hijmans y Spooner, 2001), las formas primitivas de patata cultivadas y sus parientes silvestres constituyen un recurso rico y único para su utilización como fuente de variabilidad en programas de mejora genética (Hawkes, 1979b; Hanneman, 1989; Bradshaw *et al.*, 2006a).

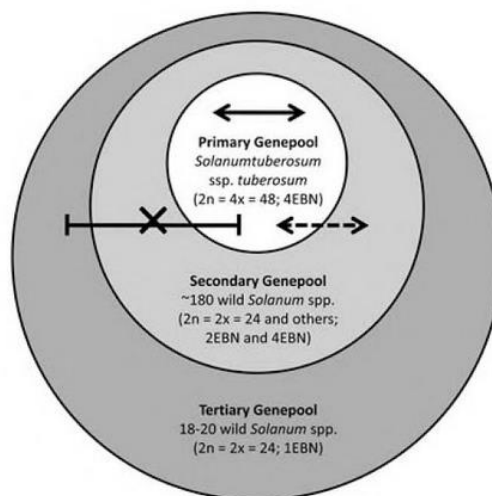


Figura 1.9. Sistema de clasificación de los recursos fitogenéticos (Fuente: Bradeen y Haynes, 2011).

La evaluación de resistencias constituyó uno de los primeros objetivos referentes a la caracterización de material silvestre y nativo, lográndose la identificación de múltiples fuentes de resistencia a patógenos y estreses abióticos (Hawkes y Hjerting, 1989; Bamberg *et al.*, 1993; Hawkes, 1994; Irikura, 1989; Spooner y Hijmans, 2001; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2015). Algunas de las principales fuentes de resistencia se recogen en La Tabla 1.4 (Anexo 1).

El interés en los recursos genéticos de la patata se ha enfocado en el centro de origen y diversidad del cultivo y particularmente el caso de países como Perú, Chile, Bolivia, Colombia, Costa Rica y Ecuador (Figura 1.10), donde se han logrado caracterizar e incluir en colecciones varios miles de entradas pertenecientes a cultivares primitivos y ecotipos silvestres (Huamán, 1986; Ochoa, 1975, 1999; Ugarte e Iriarte, 2000; Brenes *et al.*, 2002; Haan, 2006; Gómez *et al.*, 2008; Terrazas *et al.*, 2008; Iriarte *et al.*, 2009; Moreno *et al.*, 2009; Monteros *et al.*, 2010; Núñez, 2011).

Aunque la mayoría de las especies silvestres son nativas de Los Andes, EEUU, México y América Central cuentan con aproximadamente 30 taxa diploides, así como con especies tetraploides y hexaploides (Rodríguez-Contreras y Vargas-Ponce, 2001; Lara-Cabrera y Spooner, 2005). A nivel nacional, se han realizado caracterizaciones exhaustivas, tanto de material procedente de la Península Ibérica y las Islas Baleares, como de los cultivares tradicionales de las Islas Canarias (Gómez-Pablos y Ríos, 2006; Ruiz de Galarreta y Ríos, 2008; Ríos, 2012; Alor *et al.* 2015; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2015). La utilización de especies silvestres para la introgresión de resistencias comenzó hace más de un siglo (Hawkes, 1958), habiéndose obtenido éxitos considerables a lo largo de este periodo en términos de resistencias, tolerancia a distintas condiciones ambientales y otros caracteres agronómicos o cualitativos de interés (Barker, 1996; D'hoop *et al.*, 2008; Hijmans *et al.*, 2003; Jansky, 2010a).

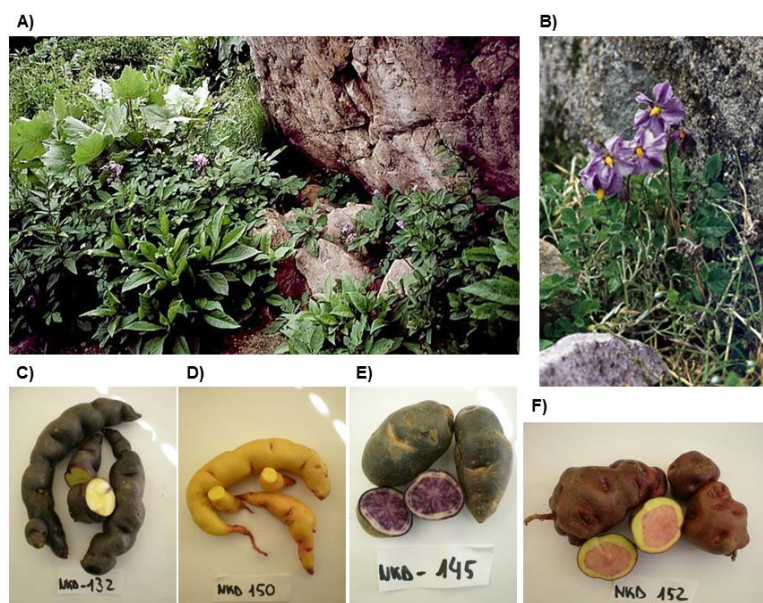


Figura 1.10. Variabilidad en el germoplasma de la patata: A) y B) Especies tuberíferas del género *Solanum* en su hábitat natural (Fuente: <http://cipotato.org>) y los cultivares nativos C) 'Chaucha' y D) 'Rosca' (*S. phureja*), E) 'Puca Quitish' (*S. andigena*) y F) 'Morada Turuna' (*S. stenotomum*).

1.9. OBJETIVOS

El presente trabajo tiene como objetivo principal establecer una base teórico-práctica para la mejora de la patata centrada en la calidad nutricional y en la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Los objetivos específicos han sido los siguientes:

1. Caracterización morfológica y molecular, evaluación de aspectos agronómicos y cualitativos, y determinación de caracteres asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo de una colección de 21 entradas correspondientes a cultivares y líneas de mejora de carne pigmentada para la selección de parentales.
2. Análisis genético para la estimación de componentes genéticos de la concentración de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y determinación de la estabilidad de dichos caracteres.
3. Estimación de los componentes de la varianza y heredabilidad en sentido estricto de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en una población de referencia tetraploide generada mediante un diseño de cruzamientos North Carolina II. Determinación de aptitudes combinatorias generales y específicas de los genotipos utilizados como parentales.
4. Inicio de un programa de mejora en patata para calidad nutricional y potencial bioactivo mediante cruzamientos dirigidos y selección de clones avanzados de interés.

CAPÍTULO 2. CARACTERIZACIÓN Y EVALUACIÓN DE CULTIVARES DE PATATA DE CARNE PIGMENTADA

- Ruiz de Galarreta JI, López-Pardo R, Tierno R, Alor N, Barandalla L, Haase UN y Ritter E. 2015. Disease resistance and nutritional properties of tuber-bearing native potato species and old Spanish cultivars. *J Agric Sci Tech.* 17: 935-947.
- Tierno R, López A, Riga P, Arazuri S, Jarén C, Benedicto L y Ruiz de Galarreta JI. 2016. Phytochemicals determination and classification in purple and fleshed potato tubers by analytical methods and near infrared spectroscopy. *J Sci Food Agric.* 96: 1888-1899.
- Tierno R y Ruiz de Galarreta JI. 2016. Characterization of anthocyanin high-producing tetraploid potato cultivars selected for breeding using morphological traits and microsatellite markers. *Plant Genet Resour.* doi:10.1017/S1479262115000477
- Tierno R y Ruiz de Galarreta JI. 2016. Influence of selected factors on anthocyanin stability in colored potato extracts. *J Food Process Preserv.* 40: 1020-1026.

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. Caracterización morfológica y molecular

2.1.1.1. Introducción

La patata puede dividirse en tres grupos según su origen y características: especies silvestres, cultivares nativos y cultivares modernos desarrollados en Europa a partir del siglo XVI (Spooner y Hetterscheid, 2005). En la actualidad, se estima que el número de cultivares asciende a 5000-7500 distribuidos por gran parte del planeta (Hamester y Hills, 2003; Burlingame *et al.*, 2009). Existen aproximadamente 98000 entradas conservadas *ex situ*, de las cuales un 80% se mantienen en 30 colecciones clave de América, Europa y Asia (Tabla 2.1; Anexo 2). Entre ellas, se cuentan tanto muestras de especies silvestres como cultivadas, incluyendo poblaciones, variedades locales, cultivares antiguos, líneas de mejora y cultivares comerciales (FAO, 2010). Sin embargo, una gran parte de los recursos fitogenéticos se encuentran mal caracterizados, ya que están formados por un gran número de muestras que carecen de información descriptiva o relativa al pedigrí. En consecuencia, la presencia de entradas redundantes constituye un problema que dificulta el manejo de los bancos de germoplasma. Por ejemplo, van Treuren *et al.* (2004) identificó un 5% de muestras redundantes entre la colección de entradas de especies silvestres de la serie *Acaulia* mantenidas en el Centro para los Recursos genéticos (Wageningen, Holanda). El interés creciente en la racionalización de las colecciones ha motivado la aplicación de distintas técnicas de caracterización de material vegetal, tales como descriptores morfológicos, marcadores moleculares (de Vicente *et al.*, 2005) e isoenzimas (Stegeman, 1979).

2.1.1.2. Caracterización morfológica

La caracterización morfológica constituye una herramienta importante para la clasificación de germoplasma de patata (Huamán y Spooner, 2002) y la realización de estudios de taxonomía numérica (Sokal, 1958, 1963; Sokal y Sneath, 1963; Sneath y Sokal, 1973; Sokal, 1986). Su implementación requiere el uso de descriptores relacionados con la forma, el tamaño, el color o la textura de diferentes partes de la planta. Se han propuesto diferentes grupos de descriptores, entre los cuales destacan los propuestos por el Grupo Consultivo en Investigación Agraria Internacional (IBPGR/IPGRI) (Huamán *et al.*, 1977), el Centro Internacional de la Papa (CIP) (Huamán, 1994; Gómez, 2000) y la Unión Internacional para la Protección de Nuevas Variedades de Plantas (UPOV, 2004). Numerosos autores han clasificado distintas colecciones en base a descriptores morfológicos (Gopal *et al.*, 2007; CIP, 2009; Arslanoglu *et al.*, 2011; Khan *et al.*, 2013; Machida-Hirano, 2015).

Sin embargo, la pérdida de diversidad asociada a la difusión, a las enfermedades y a la domesticación para fotoperiodos largos ha contribuido al estrechamiento de la base genética del cultivo. Esta situación dificulta la identificación de cultivares mediante el uso de descriptores morfológicos (Harris, 1978; Ross, 1986). De hecho, la aproximación morfométrica no es efectiva en algunos casos (Nováková *et al.*, 2010). Para salvar estas dificultades, a menudo se combina la caracterización morfológica con estrategias moleculares (Waycott y Fort, 1994; Gavrilenko *et al.*, 2010).

2.1.1.3. Caracterización molecular

Durante las últimas dos décadas, los marcadores moleculares han constituido una poderosa herramienta para el genotipado de ADN y el estudio de las relaciones genéticas entre cultivares y especies de patata (Machida-Hirano, 2015). Numerosas colecciones han sido caracterizadas a niveles taxonómicos inferiores a partir de marcadores de tipo AFLP (Kim *et al.*, 1998), RFLP (Görg *et al.*, 1992), RAPD (Ghislain *et al.*, 1999), SNP (Cardigan *et al.*, 2015), ISSR (Bornet *et al.*, 2002) y SSR (Veilleux *et al.*, 1995).

Entre estos destacan los marcadores microsatélite (SSR), cuya utilidad ha sido demostrada en numerosos estudios (Ashkenazi *et al.*, 2001). Los SSRs son marcadores multialélicos de transmisión codominante y altamente polimórficos. Su abundancia y cobertura del genoma explican su impacto en el estudio de la genética de las plantas (Powell *et al.*, 1996). Estas características convierten a los marcadores SSR en una útil herramienta para el estudio las relaciones existentes entre cultivares de *S. tuberosum* (Ashkenazi *et al.*, 2001; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2011; Côté *et al.*, 2013) y entre muestras pertenecientes a diferentes especies cultivadas de patata (Ghislain *et al.*, 2004; Spooner *et al.*, 2007; Gavrilenko *et al.*, 2010; Cadima *et al.*, 2013).

La determinación de relaciones genéticas entre muestras de una colección aporta una información sumamente valiosa (Bretting y Widrechner, 1995; Brown y Kresovich, 1996; Clark *et al.*, 1997). Algunos autores han señalado que la evaluación de distancias genéticas en patata tetraploide a partir de SSRs es compleja debido a la incapacidad de este sistema para interpretar el número de alelos presentes en una muestra (Provan *et al.*, 1996; Braun y Wensel, 2005). No obstante, la elevada heterocigosidad de los cultivares y su estabilidad resultante de la multiplicación vegetativa mediante tubérculos permiten el genotipado de patata mediante SSRs (Zhuk *et al.*, 2008). Estudios recientes muestran que con un número reducido de cinco o seis marcadores SSR es suficiente para identificar un número elevado de cultivares (Ghislain *et al.*, 2000; McGregor *et al.*, 2000; Coombs *et al.*, 2004; Moisan-Thiery *et al.*, 2005; Reid y Kerr, 2007).

2.1.2. Evaluación agronómica

El término agronomía se refiere al manejo de los factores físicos que afectan al crecimiento vegetal, tales como la semilla, la densidad de plantas y la disponibilidad de recursos necesarios para el desarrollo. Estos factores afectan al crecimiento inicial, tiempo de tuberización, persistencia del follaje y finalmente, al rendimiento y calidad del producto (Genet, 1985). Algunos de los caracteres clave en el proceso de selección de la patata son la duración de la dormancia, la duración del ciclo, el rendimiento y la calidad, aunque la importancia de cada uno de los caracteres y los aspectos considerados varían en función de los objetivos específicos del programa y de las condiciones de cultivo. Independientemente del uso al que se dedique la producción, la precocidad es uno de los factores mejor valorados, ya que los cultivares tempranos son más cotizados debido a que la producción puede comercializarse en el momento inicial de la campaña, cuando aún la oferta de patata de temporada es escasa y gran parte de los tubérculos disponibles en el mercado se conservan desde la campaña precedente. Además, estos permiten la obtención de varias cosechas al año en determinadas regiones. El alto rendimiento es otro de los factores clave a la hora de seleccionar clones avanzados en el contexto de un programa de mejora genética (Gopal *et al.*, 1992; Rouselle-Bourgeois y Rouselle, 1998; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2006). En términos generales, los productores de patata prefieren cultivares con rendimientos altos, estables y con una baja proporción de destrío que contribuye a reducir la producción total.

2.1.3. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica

La evaluación de la calidad de la patata incluye distintas técnicas y metodologías cuyo objetivo es la apreciación de caracteres tales como el color, la forma, el tamaño, el sabor, el aroma y la textura (Gould, 1999). La valoración de estos aspectos presenta un componente cultural muy importante y las preferencias varían en diferentes partes del mundo. En este sentido, los consumidores europeos y la industria del procesado tienden a seleccionar positivamente las tonalidades amarillas (Borruet *et al.*, 2000). La coloración y textura de la piel también varía en función de los cultivares y su elección por parte de los consumidores depende de la región. Así, mientras que en Europa se prefieren los tonos amarillos o crema, en los países árabes son comunes las variedades de piel roja y en Norteamérica algunos cultivares de piel marrón rugosa como 'Russet Burbank' son muy populares (Keijbets, 2008). En el análisis de la calidad, el contenido de materia seca es un atributo determinante de la textura de la patata tanto cruda como cocida o frita (Thygesen *et al.*, 2001). La textura es un carácter complejo determinado por aspectos bioquímicos y estructurales que influyen de forma decisiva en la aceptación de un cultivar por parte de los consumidores y determinan su aptitud para usos industriales (Tarn *et al.*, 1992).

La concentración de almidón se muestra estrechamente relacionada con el contenido de materia seca, constituyendo en torno al 70% de los sólidos solubles totales (Burton, 1989). La concentración de azúcares reductores es otro carácter particularmente importante en patatas destinadas a usos industriales vinculados a la fabricación de aperitivos y patatas fritas. Las reacciones de Maillard entre estos azúcares y aminoácidos libres provoca el oscurecimiento del producto, lo que se traduce en una menor calidad organoléptica y un incremento de la concentración de sustancias tóxicas (Amrein *et al.*, 2003; Haase, 2007). En este caso, el genotipo y la temperatura de almacenamiento son los factores que presentan un mayor peso en la concentración de azúcares de los tubérculos. En un proceso denominado endulzamiento por frío o *cold-induced sweetening* (CIS), el almacenamiento de los tubérculos a temperaturas inferiores a 10°C favorece la degradación del almidón y el consiguiente incremento de la concentración de azúcares reductores (Richardson *et al.*, 1990; Sowokinos, 2001).

2.1.4. Evaluación de resistencias

Existen numerosos organismos patógenos que alteran el desarrollo de la patata (Figura 2.1), atacando tanto a la planta como a los tubérculos durante todas las fases del desarrollo vegetativo y el almacenamiento (Alonso, 1996). La búsqueda de fuentes de resistencia en especies silvestres y cultivadas del género *Solanum* ha dado lugar a la identificación de numerosos genes mayores (Black *et al.*, 1953, 1966; Cockerham, 1943; Pehu *et al.*, 1990; Van der Biezen y Jones, 1998; Bradshaw *et al.*, 2006b; Szajko *et al.* 2008, 2014;) y QRL asociados a la resistencia a distintas enfermedades y plagas (Bradshaw *et al.*, 2006c; Gebhardt y Valkonen, 2001) que han sido revisados recientemente por Machida-Hirano (2015), aunque solo algunos de ellos han sido introducidos con éxito en nuevas líneas de mejora (Hawkes, 1990). La incorporación de germoplasma resistente ha sido aplicada en numerosos programas de mejora de Europa y América (Toxopeus y Huijsman, 1953; Wastie, 1991; Watanabe y Watanabe, 2000; Kolovayev, 2002). Algunos ejemplos de introgresiones exitosas han consistido en la introducción de genes de resistencia a *Globodera pallida* Stone procedentes de *Solanum gourlayi* Hawkes (Uhrig y Wenzel, 1981), a *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens desde *Solanum vernei* Bitter y Wittm. (Jacobs *et al.*, 1996), a los virus PVX y PVY de *S. phureja* y *S. stenotomum* (Vallejo *et al.*, 2004), a *Pectobacterium atrosepticum* Gardan *et al.* (2003) a partir de *Solanum canasense* Hawkes, *Solanum multidisectum* Hawkes y *Solanum tarijense* Hawkes (Carputo *et al.*, 1996, 1997), a *P. infestans* procedente de *Solanum bulbocastanum* Dunal (van der Vossen *et al.*, 2003), *Solanum demissum* (Jo *et al.*, 2011), *Solanum stoloniferum* Schltdl. & Bouché (Świeżyński y Guzowska, 2000) y otras especies silvestres como *Solanum jamesii* Dunal, *Solanum okadae* Hawkes, *Solanum raphanifolium* Ugent y *S. canacense* (Gabriel *et al.*, 2011).

La mayoría de cultivares comerciales resistentes a PVY proceden de cruzamientos realizados con *S. tuberosum* subsp. *andigena* (Muñoz *et al.*, 1975), especie cultivada en la cual se han identificado asimismo genotipos resistentes a *P. atrosepticum* (Hidalgo y Echandi, 1982; Huamán *et al.*, 1988). La introgresión de resistencias a PVY, *P. atrosepticum* y *P. infestans* también ha sido llevada a cabo con éxito a partir de *S. phureja* (Świeżyński, 1994). Otras especies silvestres tuberíferas del género *Solanum* utilizadas como fuentes de resistencia a *P. atrosepticum* son *Solanum brevidens* Phil., *Solanum comersonii* Dunal, *Solanum yungasense* Hawkes, *S. chacoense*, *S. phureja* y *S. stenotomum* (Watanabe y Watanabe, 2000).

La falta de métodos curativos y su capacidad de perpetuación y transmisión convierte a los virus en los patógenos más importantes en la patata (Ross, 1986). De los ocho virus económicamente más relevantes, el virus PVY se considera uno de los más dañinos, llegando a reducir el rendimiento en un 80% e inutilizando los tubérculos para su uso como semilla (Matthews, 1991; Hane y Hamm, 1999). Existen diversas secuencias genéticas de PVY que difieren en la respuesta de la planta hospedadora y en sus propiedades serológicas (Karasev y Gray, 2013). Se han descrito diferentes mecanismos de defensa, como la inmunidad basada en genes mayores o respuesta de hipersensibilidad basada en genes *HR*, *Ny*, *Rx* y *Gpa* (Ponz y Bruening, 1986; Ritter *et al.*, 1991; Valkonen y Somersalo, 1996; De Jong *et al.*, 1997; Bendahmane *et al.*, 1999; van der Vossen *et al.*, 2000; Song *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2006; Szajko *et al.*, 2008). La resistencia a PVY ha sido descrita en especies afines (Valkonen *et al.*, 1996a), incluyendo la identificación de genes *Ry* mayores en *S. tuberosum* subsp. *andigena* (*Ry_{adg}*), *Solanum hougasii* Correll. (*Ry_{hou}*) y *S. stoloniferum* (*Ry_{sto}*) (Barker, 1997) y Fa de *S. spegazzinii* (Phillips, 1994).



Figura 2.1. Algunos de los patógenos más importantes que afectan a la patata: A) PVY (Fuente: López-Pardo, 2013), B) efectos de *G. rostochiensis* sobre el desarrollo y la producción (Fuente: <http://www.efa-dip.org/en/servicios/Galeria>), C) Quistes de *G. rostochiensis* y D) Quistes de *G. pallida* (Fuente: <http://www.efa-dip.org/es/secciones/PReferencias/Globodera.htm>)

Dada la ausencia de tratamientos eficaces, los nematodos de quiste *G. pallida* y *G. rostochiensis* (PCN) constituyen otro importante desafío para los productores de patata. El daño que provocan en el sistema radicular de la patata se traduce en una disminución del rendimiento e inutiliza el terreno para la producción de patata de siembra (Mugniéry y Phillips, 2007). Se han descrito genotipos resistentes a *G. rostochiensis* en *S. tuberosum* subsp. *andigena* (Ellenby, 1954), *Solanum kurtzianum* Bitter & Wittm (Huijsman, 1960), *Solanum multidissectum* Hawkes (Dunnet, 1960), *Solanum spegazzinii* Bitter. (Ross, 1962) y *S. vernei* (Phillips, 1994). El gen *H1*, localizado en el cromosoma V, confiere hipersensibilidad al patotipo Ro1/4 de *G. rostochiensis* (Bakker *et al.*, 2004). La resistencia a *G. pallida* ha sido identificada tanto en especies silvestres como cultivadas, incluyendo a *S. gourlayi* (UHRIG Y Wenzel, 1981), *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. vernei* y (Dale y Phillips, 1982; Turner *et al.*, 1983; Dellaert *et al.*, 1988; Phillips, 1994).

Hasta la fecha se han identificado un total de 13 QTLs que confieren resistencia parcial a los PCN (Kreike *et al.*, 1993, 1994, 1996; Caromel *et al.*, 2003; van der Voort *et al.*, 1998, 2000; Sattarzadeh *et al.*, 2006; Tan *et al.*, 2009; Moloney *et al.*, 2010), así como varios loci y combinaciones de QTLs que confieren resistencia total a uno o varios patotipos (Barone *et al.*, 1990; Gebhardt *et al.*, 1993; Jacobs *et al.*, 1993; van der Voort *et al.*, 1997; Caromel *et al.*, 2005) derivados de *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. tarijense*, *S. spegazzinii*, *S. vernei*, *S. sparsipilum* y *S. oplocense*. Partiendo de este conocimiento, se han validado y aplicado marcadores asociados al gen *H1*, que confiere hipersensibilidad a *G. rostochiensis* (Ro 1/4) (Gebhardt *et al.*, 2006; Biryukova *et al.*, 2008; Takeuchi *et al.*, 2008; Mori *et al.*, 2011).

Finalmente, se ha logrado producir cultivares resistentes a PCN mediante la introducción del gen *H1* (Gebhardt *et al.*, 1993; Bakker *et al.*, 2004). De hecho, se ha constatado un aumento de las poblaciones de *G. pallida* a raíz de la utilización masiva de cultivares *H1* (Bradshaw *et al.*, 1998a; Bryan *et al.*, 2002). Además de estos, destacan los genes de resistencia a Globodera *Gpa1* (Roupe van der Voort *et al.*, 1997), *Rmc1* (Roupe van der Voort, 1999) y *Gro1* (Ballvora *et al.*, 1995). Este último, asociado a la resistencia a *G. rostochiensis*, ha sido objeto de atención en el contexto de un programa de mejora conjuntamente con otros genes mayores como *Rx1* para la extrema resistencia a PVX o *Sen1* para la resistencia a la verruga de la patata (*S. endobioticum*) (Gebhardt *et al.*, 2006). La identificación de nuevas fuentes de resistencia constituye una de las primeras fases de la mejora para la obtención de genotipos resistentes (Ritter *et al.*, 2008a). Tradicionalmente, la evaluación de resistencias en colecciones de patata o en poblaciones de mejora se ha realizado a través de la evaluación de los fenotipos bajo presión infectiva, tanto en campo como en bioensayos mediante inoculación mecánica (Ruiz de Galarreta *et al.*, 1998; Gebhardt *et al.*, 2006).

Sin embargo, la utilización de marcadores moleculares ligados a caracteres de interés relacionados con la resistencia a enfermedades y plagas proporciona nuevas oportunidades en los procesos de selección (Barone, 2004), permitiendo incrementar la precisión, repetitividad y eficiencia de la mejora disminuyendo considerablemente tanto el número de individuos a analizar como el tiempo necesario para obtener un nuevo cultivar (Ribaut y Hoisington, 1998; Morris *et al.*, 2003; Bertrand *et al.*, 2008). Algunos marcadores moleculares como RysC3, RysC4 y ADG2/bbvl han sido evaluados en poblaciones segregantes para la búsqueda de resistencias a PVY derivada de *S. andigena* (Sorri *et al.*, 1999; Ottoman *et al.*, 2009). En este sentido, el marcador de tipo SCAR RysC3, localizado en el cromosoma XI, ha sido utilizado en estudios para determinar la resistencia a PVY por su elevada correlación con la presencia del gen *Ry_{adg}* (Hämäläinen *et al.*, 1997; Kasai *et al.*, 2000). En el caso de la resistencia a PVY derivada de *S. stoloniferum* (*Ry_{sto}*), cabe destacar el marcador CAPS GP122₅₆₄ desarrollado por Witek *et al.* (2006) a partir de GP122₇₁₈ (Flis *et al.*, 2005).

Otros marcadores de interés asociados con genes que confieren resistencia a *G. rostochiensis* (Ro 1/4) y a *G. pallida* (Pa 2/3) serían el RFLP TG689 y QRL-HC, ambos localizados en el cromosoma V y vinculados a *H1* (Sattarzadeh *et al.*, 2006; Witek *et al.*, 2006), entre otros marcadores (Pineda *et al.*, 1993). No obstante, estos marcadores presentan correlaciones variables y una proporción significativa de falsos positivos debido al carácter cuantitativo de la resistencia a PCN (Galek *et al.*, 2011; López-Pardo, 2013), por lo que también sería recomendable emplear la aproximación fenotípica.

2.1.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

El concepto de caracterización química hace referencia a la determinación de la composición química y la variabilidad existente en una colección de germoplasma. Este tipo de evaluaciones tiene como objetivo un mayor conocimiento de los recursos disponibles relativo a ciertos aspectos de composición que puedan ser explotados con diversos fines. Durante las últimas décadas existe un interés creciente en la biofortificación de la patata, es decir, en el incremento de nutrientes esenciales tales como el hierro o el zinc, cuya deficiencia es común en muchas áreas del planeta. Para ello, algunos autores han enfocado sus trabajos a la evaluación de colecciones de patata en busca de genotipos con elevado contenido de minerales (Andre *et al.*, 2007a; Burgos *et al.*, 2007; Brown, 2008; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2015). Otras caracterizaciones han tenido como objetivo identificar variedades, cultivares o líneas de mejora con elevada concentración de folato (Goyer y Navarre, 2007), ácido ascórbico (Love *et al.*, 2004) o compuestos bioactivos (Navarre *et al.*, 2016).

La identificación de genotipos con elevadas concentraciones de compuestos bioactivos y otros caracteres relacionados ha constituido un objetivo clave en muchas de las caracterizaciones llevadas a cabo durante las últimas dos décadas. Muchas de estas caracterizaciones se han enfocado hacia el estudio de germoplasma nativo y silvestre de piel y carne intensamente pigmentada, al considerarse esta pigmentación un indicador de la presencia de grandes cantidades de compuestos fenólicos y/o carotenoides (Brown, 2005). Aunque algunas de ellas se centran en la cuantificación de moléculas concretas, como el ácido clorogénico, la petanina o el β -caroteno, la mayoría de las caracterizaciones cuantifican la concentración total de los grandes grupos de compuestos bioactivos y la capacidad antioxidante (Navarre *et al.*, 2016).

Entre las evaluaciones con una base genética más amplia destacan las de Andre *et al.* (2007a), Hale *et al.* (2008) y Navarre *et al.* (2010, 2011, 2016). Andre *et al.* (2007a) evaluaron la concentración total de fenoles en una colección de 74 cultivares andinos. La caracterización llevada a cabo por Hale *et al.* (2008) abarcó un total de 40 especies tuberíferas del género *Solanum*. Por su parte, Navarre *et al.* (2010, 2011, 2016) cuantificaron el contenido de compuestos fenólicos en tubérculos de cientos de cultivares locales y variedades silvestres. Otras caracterizaciones menores de gran interés son las de Nzaramba *et al.* (2007), Bonierbale *et al.* (2009), Polit (2009), Ah-Hen *et al.* (2012), Giusti *et al.* (2014), Tierno *et al.* (2016) y Valcárcel *et al.* (2016), en las cuales se evaluaron las concentraciones de antocianinas, fenoles totales, carotenoides y capacidad antioxidante en colecciones más reducidas (7-30 genotipos).

En relación al contenido de carotenoides, se han publicado numerosos estudios referentes a la identificación de genotipos con elevada concentración de estos compuestos. Algunos de los trabajos más amplios fueron efectuados por Andre *et al.* (2007ab) en una colección heterogénea de cultivares andinos. Brown *et al.* (2006) cuantificaron la capacidad antioxidante y el contenido de compuestos bioactivos, incluyendo carotenoides, en un grupo de 38 cultivares adscritos a diferentes grupos taxonómicos de patata. Más recientemente, Valcárcel *et al.* (2015) analizaron la concentración de carotenoides en una colección de 60 cultivares de patata cultivados en Irlanda. Otras caracterizaciones de interés relativas a la concentración de carotenoides en patata son las desarrolladas por Iwanzik *et al.* (1983), Brown *et al.* (1993), Burgos *et al.* (2009, 2012) y Fernández-Orozco *et al.* (2013).

2.2. OBJETIVOS

En el presente estudio, un grupo de 21 entradas correspondientes a cultivares y líneas de mejora de carne intensamente pigmentada fueron caracterizados a nivel morfológico y molecular. Asimismo, se evaluaron aspectos clave implicados en la calidad industrial y organoléptica, así como los principales componentes del rendimiento, la resistencia a PVY, *G. pallida* y *G. rostochiensis* y algunos caracteres de interés desde el punto de vista de la nutrición y la salud humana relativos a la composición química de los tubérculos.

El objetivo general del presente capítulo fue la caracterización y evaluación de una colección de 21 entradas correspondientes a cultivares y líneas de mejora de patata intensamente pigmentadas con el fin de asistir el proceso de selección de parentales en el contexto de un programa de mejora genética.

Los objetivos específicos fueron los siguientes:

1. Caracterización morfológica y molecular de la colección para el análisis de las relaciones morfométricas y genéticas.
2. Evaluación agronómica para determinar su adaptación al fotoperiodo y estimación de los componentes del rendimiento.
3. Análisis de la calidad industrial y organoléptica de la colección.
4. Evaluación de la resistencia frente a los principales patógenos del cultivo.
5. Determinación de caracteres clave para la nutrición humana y la salud, incluyendo la concentración de minerales (K, Mg, Fe y Zn), vitamina C, compuestos fenólicos y capacidad antioxidante en los tubérculos..
6. Identificación de genotipos superiores para su inclusión en un programa de mejora genética.

2.3. MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1. Material

2.3.1.1. Material vegetal

Un total de 21 entradas de la colección de germoplasma de Neiker (Fuente: <http://germoplasma.net/>) correspondientes a líneas de mejora, cultivares antiguos y comerciales intensamente pigmentados de la especie *S. tuberosum* fueron seleccionadas para las caracterizaciones y evaluaciones (Tabla 2.1). El aspecto externo de las entradas se muestra en la Figura 2.2.

Tabla 2.1. Características generales del material vegetal evaluado.

Nº	Entrada	Especie ¹	Tipo ²	Origen ³	Obtendor	Color piel/carne ⁴
1	Bleu de La Manche	<i>tuberosum</i>	CA	FR	Desconocido	M/M+B
2	Blue Congo	<i>tuberosum</i>	CA	SE-RU	Desconocido	M/M+B
3	Blue Star	<i>tuberosum</i>	CC	NE	HZPC	M/B+M
4	British Columbia Blue	<i>tuberosum</i>	CA	CA-RU	Desconocido	M/M+B
5	CIP-7002/34	<i>andigena</i>	CN	PE	Desconocido	A(R)/A(R)
6	Entzia	<i>tuberosum</i>	CC	ES	Neiker	M/B+M
7	Fenton	<i>tuberosum</i>	CA	CA-RU	Desconocido	M/M+B
8	Highland Burgundy Red	<i>tuberosum</i>	CA	FR	Desconocido	R/R+B
9	Jesús	<i>tuberosum</i>	CA	ES	Neiker	M/B+M
10	Kasta	<i>tuberosum</i>	CA	ES	Neiker	M/B+M
11	Morada	<i>tuberosum</i>	CA	ES	Neiker	M/A+M
12	NK-08/349	<i>adg · tub</i>	LM	ES	Neiker	M/A+M
13	NK-08/360	<i>adg · tub</i>	LM	ES	Neiker	M/A+M
14	NK-08/362	<i>adg · tub</i>	LM	ES	Neiker	M/M+B
15	Purple Peruvian	<i>andigena</i>	CN	PE	Desconocido	M/M
16	Roja Ojosa	<i>andigena</i>	CN	PE	Desconocido	R/A(R)
17	Rosa Roter	<i>andigena</i>	CN	PE	Desconocido	R/A+R
18	Rouge de Flandes	<i>tuberosum</i>	CA	BE	Desconocido	R/R+A
19	Valfi	<i>tuberosum</i>	CA	SE-RU	Desconocido	M/M+B
20	Violet Queen	<i>tuberosum</i>	CC	NL	HZPC	M/M
21	Vitelotte Noir	<i>tuberosum</i>	CA	FR	Desconocido	M/M

¹ Especie: *andigena* = *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *tuberosum* = *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* y *adg · tub* = híbrido de *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*.

² Status: CA = cultivar antiguo, CC = cultivar comercial, CN = cultivar nativo y LM = línea de mejora.

³ Origen: BE = Bélgica, CA = Canadá, ES = España, FR = Francia, NE = Países Bajos, PE = Perú y RU = Reino Unido y SE = Suecia.

⁴ Color piel/carne: A = amarillo, B = blanco, M = morado y R = rojo. Cuando existe más de un color, el principal se incluye en primer lugar. Colores entre paréntesis indican trazas aparentes muy localizadas o pigmentación generalizada muy débil.



Figura 2.2. Aspecto de algunas entradas evaluadas mostrando una importante variabilidad de formas y colores en los tubérculos.

Para la evaluación agronómica, se seleccionaron como testigos de ciclo los cultivares ‘Jaerla’, ‘Kennebec’ y ‘Agria’, representativos de ciclos temprano, semitemprano y tardío, respectivamente. Para la evaluación de resistencias a PVY, *G. pallida* y *G. rostochiensis* se utilizaron los controles que se recogen en la Tabla 2.2.

Tabla 2.2. Cultivares control empleados para la evaluación de resistencias.

Resistencia	Control resistente	Control susceptible
PVY (<i>Ry_{adg}</i>)	LT-9	Desiree
PVY (<i>Ry_{sto}</i>)	Heidrun	Monalisa
<i>G. pallida</i> (Pa 2/3)	Innovator	Santé
<i>G. rostochiensis</i> (Ro 1/4)	Agria	Jaerla

2.3.1.2. Aislados de patógenos

Los quistes de *G. pallida* y *G. rostochiensis* utilizados fueron recolectados en la finca experimental de Gauna (Álava) y se caracterizaron como patotipos Pa 2/3 y Ro 1/4.

2.3.1.3. Instalaciones

- Invernadero compartimentado con condiciones controladas de temperatura y humedad
- Cámara a 4°C de almacenamiento de tubérculos
- Almacén para determinación de datos de postcosecha

2.3.1.4. Útiles de laboratorio

2.3.1.4.1. Caracterización morfológica y molecular

- Bolas metálicas para la extracción (Tungsten Carbide Beads, QIAGEN)
- Micropipetas (Finnpipete)
- Placas rígidas de 96 pocillos para PCR (WWR)
- Tubos de plástico de 0,1, 0,2, 1,5 y 2 ml (Microcentrifuge Tubes, Eppendorf)

2.3.1.4.2. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica

- Micropipetas (Finnpipete)
- Placas Petri de policarbonato (Petri Plástico, LABOLAN)
- Tubos de vidrio de borosilicato (Duran 3.3, VIDRASA) y de digestión (VidraFoc)

2.3.1.4.3. Evaluación de resistencias

- Bolas metálicas para la extracción (Tungsten Carbide Beads, QIAGEN)
- Micropipetas (Finnpipete)
- Placas rígidas de 96 pocillos para PCR (WWR)
- Tubos de plástico de 0,1, 0,2, 1,5 y 2 ml (Microcentrifuge Tubes, Eppendorf)

2.3.1.4.4. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

- Agitador (Agimatic N, Selecta)
- Cajas, rejillas y papel de filtro
- Cubetas de espectrofotómetro (Brand)
- Material de laboratorio: probetas, erlenmeyer, vasos de precipitados, etc.
- Micropipetas (Finnpipete)
- Placas para cromatografía (F 254 20 × 10 cm; Fluka)
- Tubos de plástico de 25 y 50 ml (Falcon, LABOLAN)
- Tubos de vidrio de borosilicato (Duran 3.3, VIDRASA)

2.3.1.5. Útiles de invernadero

- Arena rica en sílice
- Bateas, cajas, tiestos y semilleros
- Turba (Turba rubia: negra: 50: 50 v/v, pH = 6-6,5, 85% material orgánica, 1,7 % N, 0,2 % P, 1% Ca y 0,2 % K) (Traysubstrat, Klassman)

2.3.1.6. Reactivos

2.3.1.6.1. Caracterización morfológica y molecular

- Agua autoclavada libre de RNAsas (diH₂O libre de RNAsas) (Invitrogen)

- dNTPs (Invitrogen)
- GelRed (Biotium)
- Formamida (Sigma)
- Kit de extracción de ADN (DNAeasy Mini Kit, QIAGEN)
- Marcador de peso molecular Gene Scan 500 LIZ (Applied Biosystems)
- Primers (Eurofins MWG)
- *Taq* Polimerasa y buffer de PCR (Invitrogen)
- Tinciones fluorescentes 6-FAM, VIC y NED (Applied Biosystems)

2.3.1.6.2. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica

- Ácido clorhídrico (HCL) (Panreac)
- Ácido sulfúrico (H₂SO₄) (Panreac)
- Agua desionizada (diH₂O)
- Catalizador Kjeldahl de sulfato potásico: sulfato cúprico (K₂SO₄: CuSO₄)
- DNS (Ácido 3,5-dinitrosalicílico) (PanReac)
- Hidróxido sódico (NaOH) (PanReac)
- Sal de Rochelle (Tartrato de sodio y potasio) (Merck)

2.3.1.6.3. Evaluación de resistencias

- Agua autoclavada libre de RNAsas (diH₂O libre de RNAsas) (Termo Fisher)
- Agarosa (Sigma)
- Agua desionizada (diH₂O)
- dNTPs (Invitrogen)
- *ECORV* (Invitrogen)
- GelRed (Biotium)
- Kit de extracción de ADN (DNAeasy Mini Kit, QIAGEN)
- Marcador de peso molecular (Hyperladder II, Boline)
- Primers (Eurofins MWG)
- TAE 1X (Tris-EDTA acetato) (Applied Biosystems)
- TE (Tris-EDTA) (Applied Biosystems)
- *Taq* Polimerasa y buffer de PCR (Invitrogen)

2.3.1.6.4. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

- ABTS (ácido 2,2'-azino-bis-3-etilbenzotiazolin-6-sulfónico) > 98% (Merck)
 - Acetato de sodio (CH₃COONa) (PanReac)
 - Acetona (C₃H₆O) (PanReac)
 - Ácido clorhídrico (HCl) (PanReac)
 - Ácido gálico (C₆H₂(OH)₃COOH) (Merck)
 - Ácido nítrico (HNO₃) (PanReac)
 - Ácido perclórico (HClO₄) (PanReac)
-

- Cloruro de potasio (KCl) (PanReac)
- DCP (2,4-diclorofenol) (Merck)
- DPPH (2,2-difenil-1-picrilhidrazilo) (Merck)
- Etanol (C₂H₆O) (PanReac)
- Hidróxido de sodio (NaOH) (PanReac)
- Indofenol (C₁₂H₉NO₂) (Merck)
- Metanol (CH₃OH) (PanReac)
- Persulfato de potasio (K₂S₂O₈) (PanReac)
- Reactivo de Brady (2,4-dinitrofenilhidrazina) (Merck)
- Sal Fast Blue (C₁₄H₁₂N₄O₂Cl₂ · ZnCl₂) (Merck)
- Tiourea (CH₄N₂S) (Merck)
- Trolox (Ácido 6-hidroxi-2,5,7,8-tetrametilcroman-2-carboxílico) ~97% (Merck)

2.3.1.7. *Material informático*

Los programas informáticos utilizados para el tratamiento estadístico de los datos procedentes de las distintas caracterizaciones y evaluaciones fueron los siguientes:

- Excel 2010 (Microsoft Office 2010)
- DARwin6 (Terrier y Jacquemound-Collet, 2006)
- NTSYS-PC ver. 2.2 (Rohlf, 2001)
- R ver. 3.3.1 (R Core Team, 2013), incluyendo los siguientes paquetes: *agricolae* (de Mendiburu, 2009), *car* (Fox y Weisberg, 2011), *corrplot* (Wei, 2016), *ggdendro* (de Vries, 2016), *ggplot2* (Wickham y Chang, 2016) y *stats* (R Core Team, 2013)

2.3.2. Métodos

2.3.2.1. Caracterización morfológica y molecular

2.3.2.1.1. Caracterización morfológica

La caracterización morfológica se efectuó en Arkaute (Álava) durante dos ciclos de cultivo consecutivos (2012 y 2013). Para ello, se tomaron datos relativos a 41 descriptores morfológicos, incluyendo 34 caracteres cuantitativos, seis pseudocualitativos y uno cualitativo en un total de 10 plantas competitivas (UPOV, 2004). Estos descriptores están relacionados con la forma, color, textura y tamaño de distintas partes de la planta (Tabla 2.2; Anexo 2).

2.3.2.1.2. Caracterización molecular

La extracción de ADN se realizó a partir de folíolos recolectados en al menos cinco plantas diferentes de cada una de las entradas. Esta se llevó a cabo mediante el kit de extracción DNAeasy, utilizando los siguientes equipos durante el proceso: homogeneizador (MM300, Retsch), centrífuga (Mini Spin, Eppendorf), vórtex (TopMix, Fisher Scientific) y bloque termostático (Termomixer Confort, Eppendorf). La concentración de ADN fue determinada mediante un espectrofotómetro (NanoDrop 2000, Thermo Scientific). A partir de cada muestra de ADN se prepararon diluciones de trabajo de $10 \text{ ng } \mu\text{l}^{-1}$. La amplificación mediante PCR se realizó utilizando un grupo de 11 marcadores altamente informativos en cuatro reacciones *multiplexed SSR* (múltiples SSR por reacción) de acuerdo con el protocolo propuesto por Reid *et al.* (2009, 2011): *multiplex 1* (STM0019, STM3009 y STSS1), *multiplex 2* (STM2005, STM3012 y STM3023), *multiplex 3* (STM5136 y STM5148) y *multiplex 4* (STM1024, STM1052 y STM1064). Los cebadores o *primers* forward fueron marcados en sus extremos 5' con las tinciones fluorescentes 6-FAM, VIC y NED. Las condiciones de reacción se muestran en la Tabla 2.3. Estas se llevaron a cabo en un termociclador (2720 Thermal Cycler, Applied Biosystems). Los detalles de los SSR utilizados se recogen en la Tabla 2.4. Los fragmentos SSR se identificaron mediante un analizador genético (ABI 3130, Applied Biosystems).

Tabla 2.3. Reactivos y condiciones de amplificación para las PCRs.

Reactivos	Concentración final	Condiciones de amplificación	Nº ciclos
ADN (ng)	40	95°C-5 min	1 ciclo
Buffer PCR (µl)	2	95°C-45 s	
MgCl ₂ (mM)	2,5	58°C-30 s	15 ciclos
dNTPs (µM)	250	72°C-90 s	
Cebador F (µM)	20	95°C-45 s	
Cebador R (µM)	20	55°C-30 s	25 ciclos
Taq Polimerasa (U)	5	72°C-90 s	
Volumen total (µl)	20	72°C-7 min	1 ciclo

Tabla 2.4. Marcadores SSR utilizados para el genotipado de patata (Kawchuk *et al.*, 1996; Milbourne *et al.*, 1997; Guislain *et al.*, 2004).

Locus	Cr ¹	Multiplex	Marcador fluorescente	Repetición	Cebadores PCR (5'-3')	LP ²	TA ³
STM0019	VI	1	FAM	(AT) ₇ (GT) ₁₀ (AT) ₄ (GT) ₅ (GC) ₄ (GT) ₄	Fw: AAT AGG TGT ACT GAC TCT CAA TG Rv: TTG AAG TAA AAG TCC TAG TAT GTG	99-206	52,6
STM1024	VIII	4	FAM	(TTG) ₆	Fw: ATA CAG GAC CCT TAA TTT CCC CAA Rv: TCA AAA CCC AAT TCA ATC AAA TC	141-145	60
STM1052		4	FAM	(AT) ₁₄ GT(AT) ₄ (GT) ₆	Fw: CAA TTT CGTT TTT TCA TGT GAC AC Rv: ATG GCG TAA TTT GAT TTA ATA CGT AA	214-263	59,2
STM1064	II	4	VIC	(TA) ₁₂ (TG) ₄ GT(TG) ₅	Fw: GTT CTT TTG GTG GGT TTT CCT Rv: TTA TTT CTC TGT TGT TGC TG	150-204	60
STM2005	XI	2	FAM	(CTGTTG) ₃	Fw: TTT AAG TTC TCA GTT CTG AGG G Rv: GTC ATA ACC TTT ACC ATT GCT GGG	140-195	59,8
STM3009	VII	1	VIC	(TC) ₁₃	Fw: TCA GCT GAA CGA CCA CTG TTC Rv: GAT TTC ACC AAG CAT GGA AGT C	110-140	64
STM3012	IX	2	VIC	(CT) ₄ (CT) ₈	Fw: CAA CTC AAA CCA GAA GGC AAA Rv: GAG AAA TGG GCA CAA AAA ACA	180-225	60
STM3023	II	2	NED	(GA) ₉ (GA) ₈ (GA) ₄	Fw: AAG CTG TTA CTT GAT TGC TGC A Rv: GTT CTG GCA TTT CCA TCT AGA GA	150-200	59,1
STM5136	I	3	VIC	(AGA) ₅	Fw: GGG AAA AGG AAA AGC TCA A Rv: CAA CAC TAT CGC CAT CTC CTT T	240-280	60
STM5148	V	3	NED	(GAA) ₁₇	Fw: TCT TCT TGA TGA CAG CTT CG Rv: ACC TCA GAT AGT TGC CAT GTC	324-400	55
SSR1	VIII	1	NED	(TCAC) _m	Fw: TCT CTT GAC ACG TGT CAC TGA AAC Rv: TCA CCG ATT ACA GTA GGC AAG AGA	210-252	60

¹ Cr: cromosoma, ² LP: longitud del fragmento amplificado (pb) y ³ TA: temperatura de anillamiento óptima (°C).

2.3.2.1.3. Tratamiento estadístico

2.3.2.1.3.1. Caracterización morfológica

Se realizó un análisis ANOVA para identificar los caracteres que presentaban diferencias significativas (R Core Team, 2013). Con éstos, se llevó a cabo un análisis multivariante con el programa estadístico NTSYS-PC para determinar grupos de entradas similares (Rohlf, 2001). Tras la estandarización de los datos, se efectuó un análisis de componentes principales (PCA) para analizar los patrones de variación de los caracteres considerados. Finalmente, se realizó un análisis de grupos con el método *neighbor joining* (Saitou y Nei, 1987) basado en la distancia Euclídea mediante el programa estadístico DARwin6 (Terrier y Jacquemound-Collet, 2006).

2.3.2.1.3.2. Caracterización molecular

Cada alelo fue puntuado en función de presencia (1) o ausencia (0). Estos valores se utilizaron para computar el coeficiente de Dice (1945). A partir de la matriz de disimilaridad se implementó un análisis de grupos ponderado utilizando el método *neighbor joining* (NJ) considerando 1000 iteraciones *bootstrap*. Posteriormente se calculó una matriz cofenética a partir de la matriz resultante del análisis de grupos para su comparación con la matriz de disimilaridad con el fin de medir la bondad de ajuste (Mantel, 1967). Los análisis fueron ejecutados con el programa estadístico NTSYS-PC (Rohlf, 2001). Se calculó un índice relativo al contenido de información polimórfica o Polymorphic Information Content (PIC) de acuerdo con la ecuación propuesta por Nei (1973), Botstein *et al.* (1980) y Roychoudhury y Nei (1988).

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^l (p_i^2) - \sum_{i=1}^{l-1} \sum_{j=i+1}^l 2p_i^2 p_j^2$$

Donde p_i y p_j son las frecuencia de los alelos i y j .

La distribución de la frecuencia alélica fue calculada por medio del paquete estadístico R (R Core Team, 2013).

El cálculo de las correlaciones entre las matrices cofenéticas derivadas de los dendrogramas y los coeficientes de disimilaridad originales se realizó mediante el método de Sokal y Rohlf (1962).

2.3.2.2. *Evaluación agronómica*

Durante los años 2012 y 2013, se sembraron 30 tubérculos de cada una de las entradas en la finca experimental de Arkaute (42° 50' 60" N, 2° 37' 15" W), provincia de Álava (Figura 2.3), de acuerdo con un diseño aumentado de Petersen (1985), específico para ensayos con escasa disponibilidad de material. El diseño estuvo conformado por tres bloques de 10 variedades y tres testigos por bloque (marco de plantación: 0,75 x 0,30), siendo éstos las variedades comerciales de la especie *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* 'Jaerla', 'Kennebec' y 'Agrida', de ciclo temprano, semitemprano y tardío, respectivamente. En el último de los bloques se sembró una única entrada y se repitieron los testigos hasta completar las 13 entradas por bloque. El ciclo de cultivo se extendió desde el 22 de Mayo hasta el 9 de Octubre en Arkaute en 2012 y entre el 26 de Mayo y el 24 de Septiembre en 2013.



Figura 2.3. Vista del ensayo de caracterización en la finca experimental de Arkaute.

El suelo, con una textura arcillo-limosa, fue sometido a fertilización previa a la siembra con 800 kg ha⁻¹ (NPK 4-8-16). Para efectuar los riegos se empleó un sistema automático por aspersión. A partir de los datos de la cosecha de ambos ciclos de cultivo, se tomaron los siguientes datos: peso medio del tubérculo (PM), número total de tubérculos (NT), producción por planta (PP) y producción total (PT). Los pesajes se realizaron mediante una balanza digital (PJ600, Mettler).

2.3.2.3. *Evaluación de la calidad industrial y organoléptica*

Tras la finalización del ciclo de cultivo, se seleccionaron en torno a 30 tubérculos de tamaño medio (50-150 g), libres de daños y de señales de enfermedad correspondientes a cada una de las entradas para las pruebas y determinaciones analíticas. Para evaluar la calidad industrial y organoléptica de las 21 entradas se consideraron un total de seis caracteres determinantes para la aptitud para fritura y cocido (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Caracteres cuantificados en la colección de entradas de patata.

Carácter ¹	Abr ³	MC ³	TM ⁴	Ref ⁴
Aptitud para chips	AC	Fritura	Pf	Gravouille y Gehanne (1990)
Calidad en cocción	CC	Cocido	Pf	Simmonds (1977)
Materia seca	MS	Liofilización	Pf	Liu <i>et al.</i> (2009)
Almidón	AL	Gravimetría	Pf	-
Azúcares reductores	AR	Espectrofotometría	Pf	Lindsay (1973)
Proteína bruta	PB	Kjeldahl	PI	AOAC (1990)

¹Abr: abreviatura, ²MC = método de cuantificación y ³TM = tipo de muestra (Pf = patata fresca y PI = patata liofilizada).

2.3.2.3.1. Aptitud para chips

Se seleccionaron aproximadamente 8 tubérculos de tamaño medio, se pelaron y se trocearon en finas rodajas (1-1,5 mm de grosor). Posteriormente se lavaron con agua fría para retirar el almidón y se frieron a 178±5 °C. La evaluación se realizó mediante colorimetría con una escala de 1 a 9, tal y como se muestra en la Figura 2.4, considerándose óptimos los valores de 7-9, aceptables 5-6 y no aceptables entre 1 y 4 (Gravouille y Gehanne, 1990).

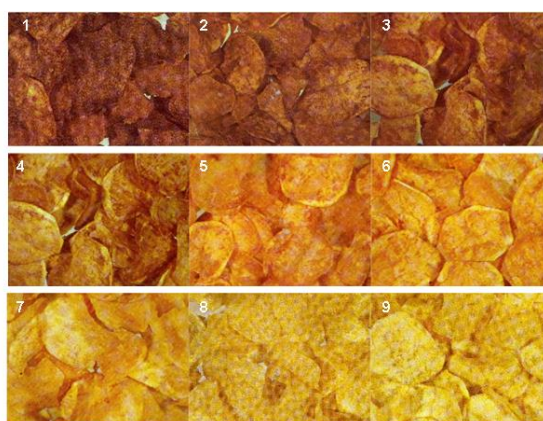


Figura 2.4. Carta de colores para patatas chips: 1- 4 No aceptables, color muy oscuro. 5-6: Aceptable, color dorado fuerte. 7- 9: Óptimo, color dorado pálido (Fuente: López-Pardo, 2013).

2.3.2.3.2. Textura

Para evaluar la textura se introdujeron 8 tubérculos de tamaño medio en una olla a presión y se agregó agua hasta cubrirlos completamente. Tras el cierre, se puso al fuego hasta que la olla comenzó a liberar vapor, dejando cocer los tubérculos durante 15 min hasta su completa cocción. Una vez liberada la presión se procedió a valorar las muestras de acuerdo con la escala recogida en la Tabla 2.6 (Valdunciel-Pérez, 2000).

Tabla 2.6. Escalas de valoración de calidad organoléptica en patata cocida.

Cualidad	Escala			
	1*	2	3	4
Consistencia	Firme	Ligeramente firme	Ligeramente blanda	Blanda-consistencia desigual
Desintegración	Nula	Ligera	Moderada	Completa
Estructura	Fina	Ligeramente fina	Ligeramente basta	Basta
Harinosidad	No harinosa	Ligeramente harinoso	Harinoso	Muy harinoso
Humedad	Húmeda	Ligeramente húmedo	Ligeramente seco	Seco
Sabor	Neutra	Ligeramente pronunciado	Pronunciado	Fuerte
Oscurecimiento	Sin oscurecer	Ligeramente oscurecido	Moderadamente oscurecido	Muy oscurecida
Tipo de patata	A	B	C	D
Utilidad	Ensalada	Múltiple	Asado	Puré

* Se considera buena aptitud aquella que en su evaluación obtiene un valor de 1 en todos los caracteres.

2.3.2.3.3. Materia seca

Un total de 1 kg de patatas de cada una de las entradas (~5 tubérculos) fue liofilizado durante aproximadamente cuatro días hasta su completa desecación ($P = 0$ atm y $T = -50^{\circ}\text{C}$). La materia seca se determinó a partir de la diferencia entre el peso de las patatas antes y después de su liofilización (Liu *et al.*, 2007, 2009). La fórmula utilizada para determinar la proporción de materia seca fue la siguiente:

$$MS = \frac{P_l}{P_f} \cdot 100$$

Donde MS es la materia seca en base fresca (% PF), P_l es el peso de la muestra liofilizada (g) y P_f es el peso de la muestra fresca (g).

2.3.2.3.4. Almidón

Para realizar este ensayo se tomó en torno a 1 kg de tubérculos (~5 tubérculos) y se lavaron para eliminar restos de tierra. La determinación del contenido de almidón se realizó a partir de la relación existente entre la gravedad específica y el almidón (Simmonds, 1977). Para ello, se estimó la gravedad específica a partir de la diferencia entre el peso de los tubérculos en el agua y en el aire utilizando un hidrómetro manual de acuerdo con la ecuación desarrollada por Cunningham y Stevenson (1963) y Fong y Redshaw (1973):

$$GE = \frac{P_{aire}}{P_{aire} - P_{agua}}$$

Donde GE es la gravedad específica (adimensional); P_{aire} es el peso de la muestra en aire (g) y P_{agua} es el peso de la muestra en agua (g).

El contenido de almidón se estimó mediante la siguiente fórmula (Barredo, 1993):

$$AL = 216,6 \cdot GE - 219,8$$

Donde AL es el contenido de almidón en base fresca (% PF) y GE es la gravedad específica (adimensional).

2.3.2.3.5. Azúcares reductores

La intensidad de color de una disolución de ácido 3,5-dinitrosalicílico es una medida para calcular el contenido en azúcares reductores. Este ácido reacciona con los azúcares reductores generando una coloración rojiza, cuya intensidad es proporcional a la concentración de dichos azúcares (Toma y Leung, 1987. La utilización de ácido dinitrosalicílico para la determinación de azúcares fue propuesta por Summer (1924, 1925). Sin embargo, la aplicación, desarrollo y explotación de este principio en la patata se produjo con posterioridad (Lindsay, 1973). La preparación del ácido 3,5-dinitrosalicílico se efectuó de acuerdo con Gould (1999). Para ello, se disolvieron 4,8 g NaOH en 60 ml de diH₂O, a esta disolución se le añadieron 3 g de ácido dinitrosalicílico y 150 ml de diH₂O, finalmente se agregaron 90 g de Sal de Rochelle y cuando estuvo completamente disuelta, la disolución final se enrasó a 300 ml. Aproximadamente cinco tubérculos de cada una de las entradas se pelaron, limpiaron y se machacaron con ayuda de una batidora hasta obtener una masa homogénea. Un total de 0,3 g de cada muestra fueron pesados en una balanza de precisión (Sartorius) y traspasados a un tubo de vidrio de borosilicato con ayuda de 1 ml de diH₂O. Posteriormente se añadieron 2 ml de ácido dinitrosalicílico a cada uno de los tubos. Tras ser sometidas a una vigorosa agitación en vórtex (TopMix, Fisher Scientific), estas se incubaron en agua hirviendo durante 5 min en un baño de agua (Bat S-146, Precis). Las muestras se mantuvieron suspendidas en la solución mediante agitación utilizando un agitador de vaivén (KL 2, Labolan). Para realizar la medición en el espectrofotómetro (UV-Spectrophotometer, UNICAM), 1 ml de cada muestra incubada se diluyó en 5 ml de diH₂O. El contenido de azúcares reductores se calculó a partir de la absorbancia a $\lambda=546$ nm como se muestra a continuación (Barredo, 1993):

$$AR = (A_{546 \text{ nm}} - 0,000385) \cdot 1,08$$

Donde AR es el contenido de azúcares reductores en base fresca (% PF) y $A_{546 \text{ nm}}$ es la absorbancia a $\lambda = 546$ nm.

2.3.2.3.6. Proteína bruta

La determinación del contenido de proteína bruta (PB) se realizó mediante el método Kjeldahl, basado en el principio propuesto por Kjeldahl (1883) y adaptado por AOAC (1990).

Una muestra de 0,5 g de tubérculos liofilizados fue introducida en cada uno de los tubos de digestión junto con dos pastillas de catalizador y 15 ml de H₂SO₄ concentrado y sometida a elevada temperatura (T = 419°C) durante 55 min. Transcurrido este tiempo, se extrajeron los tubos del digestor (2520, Tecator) y se añadieron 40 ml de agua destilada. La concentración de PB se determinó mediante un destilador-analizador (Vapodest 50 s Carousel, Gerhardt) utilizando la siguiente ecuación:

$$PB = \frac{[v_m - v_b] \cdot N_{HCl} \cdot M_N}{P_m \cdot 1000} \cdot FP \cdot 100$$

Donde *PB* es el contenido de proteína bruta en base fresca (% PF), *V_m* es el volumen de titulación del tubo con muestra (ml), *V_b* es el volumen de titulación del blanco (ml), *P_m* es el peso de la muestra fresca (g), *N_{HCl}* es la normalidad de la disolución de HCl (0,1), *M_N* es la masa molar del N (14 g mol⁻¹) y *FP* es el factor ponderal de transformación de N a proteína (6,25).

El análisis de los datos relativo a los caracteres estudiados y sus correlaciones se realizó con el programa R (R Core Team, 2013). Para la ejecución de los ANOVA y las separaciones de medias mediante el test LSD se utilizó el paquete *agricolae*. Asimismo, se utilizó el paquete *corrplot* para la representación de los coeficientes de correlación de Pearson (Pearson, 1895).

2.3.2.4. Evaluación de resistencias

2.3.2.4.1. Extracción de ADN, PCR y electroforesis

La extracción de ADN se realizó a partir de folíolos de cada uno de los genotipos procedentes de al menos cinco plantas mediante el kit DNAeasy utilizando los siguientes equipos durante el proceso: homogeneizador (MM300, Retsch), centrífuga (Mini Spin, Eppendorf), vórtex (TopMix, Fisher Scientific) y bloque termostático (Termomixer Confort, Eppendorf). La determinación de la concentración de ADN se llevó a cabo mediante un espectrofotómetro (NanoDrop 2000, Thermo Scientific). La concentración de ADN final se ajustó a 10 ng μl⁻¹ y se almacenó hasta el momento de su utilización en tampón TAE a -20°C (Tris-EDTA, pH = 8). La Tabla 2.7 muestra los detalles acerca de los marcadores moleculares utilizados. Las reacciones se llevaron a cabo en un termociclador (2720 Thermal Cycler, Applied Biosystems). Las condiciones de reacción se muestran en la Tabla 2.8. Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 2% (p/v) utilizando la tinción fluorescente GelRed. La electroforesis se llevó a cabo en cubetas horizontales (Bio-Rad) a 50 V durante 30 minutos.

Tabla 2.7. Marcadores moleculares utilizados y secuencias de los cebadores (Kasai *et al.*, 2000; Sagredo *et al.*, 2004; Sattarzadeh *et al.*, 2006; Witek *et al.*, 2006).

Marcador	Gen	Patógeno	Tamaño (pb) ¹	Secuencia
RysC3	<i>Ry_{adg}</i>	PVY	321 (R)	Fw: ATACACTCATCTAAATTTGATGG Rv: AGGATATACGGCATCATTTTTCCGA
GP122 ₅₆₄	<i>Ry_{sto}</i>	PVY	718 (R)	Fw: TATTTAGGGGTACTTCTTTCTTATGTT Rv: CTGTCAAAAAAATTCACCTTGATAACTAC
TG689	<i>H1</i>	<i>G. rostochiensis</i>	141 (R)	Fw: TAAAACTCTTGTTATAGCCTAT Rv: CAATAGAATGTGTTGTTTCACCAA
BCH*			290 (R, S)	Fw: CATGACACATAGTTTGAATTTTGAGTC Rv: CGTTTGGCGCTGCCGTAAGTT
HC	QRL-HC	<i>G. pallida</i>	276 (R)	Fw: ACACCACCTGTTTGATAAAAAACT Rv: GCCTTACTTCCCTGCTGAAG

* Control adicional de la PCR: cebadores diseñados en regiones conservadas de la enzima hidroxilasa de los β-carotenos (Sagredo *et al.*, 2004).

¹ bp: pares de bases, R: resistente y S: susceptible.

Para la detección de resistencia asociada a *Ry_{sto}*, 13 µl del producto de PCR del fragmento GP122₅₆₄ fueron digeridos durante 3 horas a 37°C con la enzima *ECORV* en un volumen total de 15 µl. En los genotipos susceptibles, el producto fue digerido completamente, dando lugar a dos fragmentos de 564 y 154 pb. En los genotipos resistentes, la ausencia de sitios de restricción da lugar a un fragmento de una extensión de 718 pb (Witek *et al.*, 2006).

Tabla 2.8. Condiciones de reacción de las PCRs de los marcadores empleados.

Marcador	RysC3	GP122 ₅₆₄	TG689*	HC
ADN (ng)	30	30	30	150
Tampón PCR completo con KCl (µl)	5	5	2	1,5
dNTPs (µM)	400	400	800	532
Cebador F (µM)	0,2	0,2	0,2 (0,1)	0,3
Cebador R (µM)	0,2	0,2	0,2 (0,1)	0,3
Taq Polimerasa	0,2	0,2	0,2	0,2
Volumen total (µl)	50	20	20	15
Condiciones de reacción/Nº ciclos				
RysC3	GP122 ₅₆₄	TG689	HC	
93°C-9 min 1 x	94°C-1 min 1 x	94°C-2 min 1 x	94°C-5 min 1 x	94°C-1 min
			65°C-1 min 1 x	72°C-1 min
94°C-45 s	93°C-15 s	94°C-20 s	94°C-30 s	
60°C-45 s 35 x	52°C-20 s 30 x	55°C-20 s 35 x	65°C-30s 6 x	
72°C-1 min	72°C-1 min	72°C-30 s	72°C-30s	
			94°C-30 s	
			60°C-30 s 35 x	
			72°C-30 s	
72°C-5 min 1 x	72 °C-5 min 1 x	72°C-10 min 1 x	72°C-10 min 1 x	

* Se indica entre paréntesis la concentración de cebadores de control BCH.

2.3.2.4.2. Bioensayos de resistencias a nematodos

La alta correlación entre los resultados procedentes de la aplicación de los marcadores moleculares RysC3 y GP122₅₆₄ y de las evaluaciones fenotípicas sugiere que la única consideración de la aproximación molecular es válida para la identificación de genotipos resistentes con una alta fiabilidad, minimizando el riesgo de detectar falsos positivos (Kasai *et al.*, 2000; López-Pardo, 2013; Valkonen *et al.*, 2007). No obstante, debido a las limitaciones impuestas por los marcadores TG689 y HC utilizados para la evaluación de resistencias a PCN (Galek *et al.*, 2011; López-Pardo, 2013), se procedió a evaluar la resistencia a *G. rostochiensis*, patotipos Ro1 y Ro4, y *G. pallida*, patotipos Pa2 y Pa3 (Pa2/3) y a (Ro1/4), mediante bioensayo en invernadero según la metodología descrita por Ruíz de Galarreta *et al.* (1998).

Para ello se sembraron tubérculos en vasos con una mezcla de arena y turba al 50% como sustrato, conteniendo un total de 30 quistes por vaso en una pequeña bolsa de gasa (Figura 2.5). El sustrato fue previamente esterilizado en un autoclave (Presoclave II, P Selecta), y una vez que la planta completó su ciclo se procedió a lavar el sistema radicular mediante un lavador de tierra para contabilizar el número de quistes, los cuales se visualizaron con ayuda de una lupa (L2 S8AP0, Leica). La evaluación de la resistencia se determinó según el número de quistes, considerando más de 20 susceptible, de cinco a 20 parcialmente resistente y menos de cinco quistes, resistente, según la escala propuesta por Rousselle-Bourgeois y Mugniéry (1995).

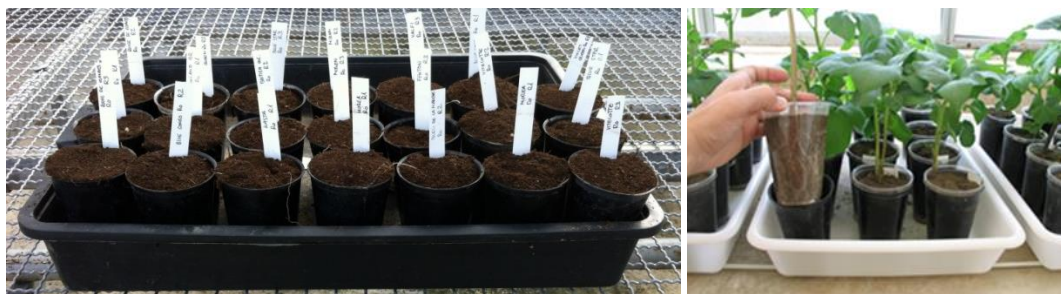


Figura 2.5. Bioensayo para la detección de resistencias a PCN.

2.3.2.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

2.3.2.5.1. Preparación de muestras

Los parámetros relativos a la composición química cuantificados, los métodos de análisis y el tipo de muestra utilizado para su determinación se muestran en la Tabla 2.9.

Dado que algunos ensayos se realizaron a partir de patata fresca y otros a partir de patata liofilizada, un total de 10 tubérculos de cada una de las entradas fueron lavados, secados, pelados y troceados de acuerdo con la Figura 2.6. La mezcla resultante fue dividida en dos lotes similares. Uno de ellos se utilizó inmediatamente para el análisis de vitamina C, carotenoides totales y capacidad antioxidante hidrofílica. El lote restante fue sometido a un proceso de liofilización.

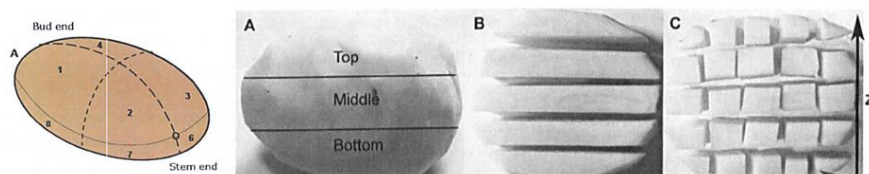


Figura 2.6. Esquema de la preparación de muestras de tubérculo (Fuente: Subramanian, 2012).

La preparación de muestras para liofilización comprendió los siguientes pasos: distribución de la mezcla en bolsas de papel poroso e introducción inmediata en el liofilizador (Alpha 1-4 LDplus, CHRIST) durante aproximadamente 4-5 días ($P = 0$ atm y $T = -50$ °C). Transcurrido este tiempo, los tubérculos liofilizados fueron molidos en nitrógeno líquido hasta su transformación en polvo y posteriormente almacenados en tubos falcon de 50 ml en un congelador ($T = -20$ °C) (Figura 2.7). Este material fue utilizado para la cuantificación de minerales, antocianinas monoméricas totales y compuestos fenólicos solubles totales. Para la realización de los pesajes de las muestras se utilizó una balanza analítica (Sartorius).

Tabla 2.9. Caracteres cuantificados en la colección de entradas de patata.

Caracteres	Abr ¹	MC ²	TM ³	Referencia
Minerales (K, Mg, Fe y Zn)	K/Mg/Fe/Zn	ICP-OES	PI	AOAC (1996)
Vitamina C	VC	Cromatografía	Pf	Reich <i>et al.</i> (2008)
Antocianinas monoméricas totales	AMT	Espectrofotometría	PI	Giusti y Wrolstad (2001)
Compuestos fenólicos solubles totales	FST	Espectrofotometría	PI	Medina (2011ab)
Carotenoides totales	CT	Espectrofotometría	Pf	Lachman <i>et al.</i> (2003)
Capacidad antioxidante hidrofílica	CAH	Espectrofotometría	Pf	Teow <i>et al.</i> (2003)

¹ Abr: abreviatura

² MC: método de cuantificación

³ TM: tipo de muestra (Pf = patata fresca y PI = patata liofilizada)

Todas las determinaciones analíticas se realizaron por triplicado ($n = 3$) y los resultados se expresaron en base al peso fresco (PF) en unidades del sistema internacional (SI).

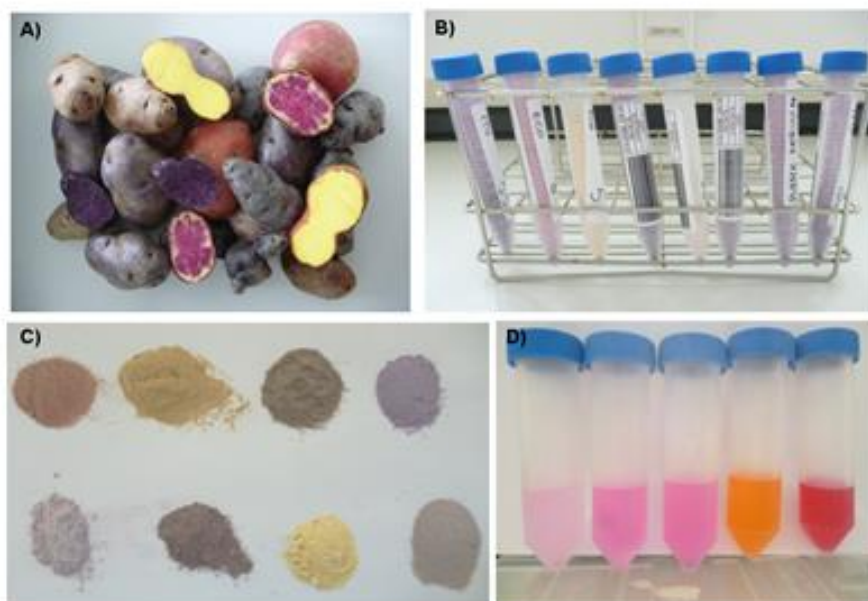


Figura 2.7. Procesado de las muestras de patata para la determinación de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante: A) Tubérculos frescos crudos antes de ser pelados, troceados y sometidos a liofilización, B) Muestras etiquetadas de tubérculos liofilizados pulverizados, C) Aspecto del polvo de tubérculos liofilizados y D) Extractos metanólicos de patata para la cuantificación de antocianinas monoméricas totales.

2.3.2.5.2. Minerales

La determinación del contenido de potasio (K), magnesio (Mg), hierro (Fe) y zinc (Zn) se realizó de acuerdo con la metodología establecida por la AOAC (1996). El análisis de los minerales K, Mg, Fe y Zn se realizó a partir de una submuestra de 0,5 g de patata liofilizada. Esta cantidad fue sometida a digestión ácida en un tubo de vidrio de borosilicato con 10 ml de una disolución HNO_3 : HClO_4 (85:15, v/v) durante 12 h (gradiente de T incrementándose 20°C por hora desde T ambiente hasta 190°C).

Transcurrido este tiempo, se extrajeron las muestras del digestor, se dejaron atemperar durante 10 min, se añadieron 22 ml de HNO_3 al 1% (v/v) en cada tubo, se agitaron vigorosamente y se introdujeron de nuevo en el bloque a 80°C para redissolver los minerales precipitados. Posteriormente, las muestras se dejaron enfriar a T ambiente, se enrasaron a 25 ml de HNO_3 al 1% (v/v) y se decantaron durante 1 h antes de transferir el contenido a los tubos de absorción atómica. Los patrones de trabajo se prepararon con un diluidor automático Gilson de forma que sus concentraciones estuvieran en el rango óptimo del ICP (VISTA-MPX, Varian) utilizando HNO_3 al 1% (v/v), se agitaron vigorosamente con un vórtex y se trasvasaron a tubos de absorción.

La concentración de cada uno de los minerales a partir de los datos procedentes del ICP se realizó mediante la siguiente ecuación:

$$C = \frac{25 \cdot c \cdot FD}{P_m}$$

Donde C es la concentración de minerales (g kg^{-1} PF), c es la lectura de la concentración (mg l^{-1}), FD es el factor de dilución (adimensional) y P_m es el peso de la muestra (g).

2.3.2.5.3. Vitamina C

La cuantificación de vitamina C se realizó por medio de técnicas de cromatografía en capa fina de alta resolución (HPTLC) basadas en la metodología propuesta por Reich *et al.* (2008). En primer lugar, se procedió a lavar, pelar, cortar y pesar aproximadamente 5 tubérculos. A estas muestras se les añadió ácido oxálico al 4% (v/v) en proporción 1:1 (m/v) y se batieron durante 1 minuto con una batidora. Un total de 20 g de cada muestra machacada se ubicaron en un tubo de 50 ml, se homogeneizó con ayuda de un homogeneizador (Bullet Blender) durante 15 min y los tubos se centrifugaron a 3350 g durante 10 minutos. El sobrenadante se conservó a -80°C hasta el momento del análisis. En estas condiciones, la vitamina C es estable durante al menos 2 meses (datos no mostrados).

El día del análisis, las muestras se descongelaron en un baño de agua fría durante 15 min. Posteriormente se centrifugaron a 3350 g durante 5 y se filtraron mediante filtros de fibra de vidrio ($1 \mu\text{m}$). El filtrado se sometió a oxidación con 200 μl de una disolución acuosa de diclorofenol-indofenol al 0,5% y 100 μl de tiourea al 1%, añadiendo a continuación 100 μl de dinitrofenilhidrazina al 2% en una disolución de H_2SO_4 al 70% para permitir la formación de hidrazonas. Estas fueron extraídas repetidamente con 750 μl etil acetato: ácido acético (98: 2, v/v) y el extracto resultante fue transferido directamente en placas HPTLC utilizando un preparador de muestras (LINOMAT 5, CAMAG). La cromatografía fue desarrollada en cámara horizontal como se describe en la nota de aplicación A-10.5.26.

La concentración total de ácido ascórbico se midió a partir de la absorbancia a $\lambda = 510$ nm mediante un densitómetro (TLC Scanner 3, CAMAG) y se cuantificó con el programa Wincats. Los resultados se expresaron en g de vitamina C kg^{-1} PF.

2.3.2.5.4. Compuestos bioactivos

2.3.2.5.4.1. Antocianinas monoméricas totales (AMT)

Las antocianinas monoméricas totales fueron extraídas de acuerdo con el método diferencial de pH (Giusti y Wrolstad, 2001). Las antocianinas fueron extraídas de polvo de patata liofilizada (0,25 g) con 10 ml de MeOH: HCl (99:1, v/v). La fracción sólida fue suspendida mediante agitación en un vórtex (TopMix, Fisher Scientific) durante un minuto aproximadamente. La mezcla fue centrifugada a 7730 g durante 10 minutos a 4°C utilizando una centrífuga (Avanti J25, Beckman Coulter) y el sobrenadante conteniendo las antocianinas fue conservado en un tubo falcon de 50 ml. La operación de extracción fue repetida un total de tres veces con la fracción sólida y el volumen del extracto resultante fue enrasado a 30 ml. Tras la determinación del factor de dilución adecuado, se prepararon dos disoluciones de cada una de las muestras: una con pH = 1,0 (disolución de cloruro potásico, KCl 0,025 M) y otra con pH = 4,5 (disolución de acetato de sodio, CH₃COONa 0,025 M) con ayuda de un pH-metro (GLP21, CRISON).

La concentración de antocianinas monoméricas totales fue calculada midiendo la densidad óptica a dos longitudes de onda (520 y 700 nm) a dos valores de pH diferentes (pH=1,0 and 4,5) mediante un espectrofotómetro (UV-Spectrophotometer, UNICAM). Dada la variabilidad de la composición antociánica de la patata, los datos se expresaron como cianidin 3-O-glucósido, la antocianina más abundante en la naturaleza, de acuerdo con las recomendaciones de Francis (1989) para el análisis de matrices donde los pigmentos mayoritarios son desconocidos. El cálculo de la concentración de antocianinas monoméricas totales (AMT) expresada en g equivalentes de cianidin 3-O-glucósido por kg de peso fresco (g CGE kg⁻¹ PF) se realizó a partir de la siguiente ecuación:

$$AMT = \frac{A \cdot FD \cdot PM \cdot V \cdot MS}{\epsilon \cdot P \cdot L \cdot 10}$$

Donde A (Absorbancia) = $(A_{520nm} - A_{700nm})_{pH=1.0} - (A_{520nm} - A_{700nm})_{pH=4.5}$, FD es el factor de dilución, PM es el peso molecular (449,2 g mol para la molécula de cianidin 3-O-glucosido), V volumen total de extracción (ml), MS es la materia seca en g MS kg⁻¹ PF, ϵ es el coeficiente de extinción molar (26900 cm⁻¹ M⁻¹ en disolución acuosa); P es el peso de la muestra (g) y L es el camino óptico (cm).

2.3.2.5.4.2. Compuestos fenólicos solubles totales (FST)

Los fenoles solubles se extrajeron de patata liofilizada molida (1 g) con 10 ml de metanol: agua desionizada (MeOH: diH₂O) (70:30, v/v). La fracción sólida fue suspendida mediante agitación con un vórtex (TopMix, Fisher Scientific) durante un minuto aproximadamente. La mezcla fue centrifugada a 7730 g durante 10 minutos a 4°C utilizando una centrífuga (Avanti J25, Beckman Coulter) y el sobrenadante conteniendo los compuestos fenólicos extraídos fue recogido en un tubo falcon de 50 ml. La operación de extracción fue repetida un total de tres veces con la fracción sólida y el volumen del extracto resultante fue enrasado a 30 ml. Los compuestos fenólicos solubles totales fueron determinados de acuerdo con el método propuesto por Medina (2011ab) y modificado por Lester *et al.* (2012). Para ello, se prepararon una disolución stock de ácido gálico (1 mg/ml) y diluciones de trabajo estándar de 0, 10, 25, 50, 100, 250 y 500 µg/ml (partes por millón, ppm) en MeOH:diH₂O (70:30, v/v). A continuación, 1 ml de cada uno de los extractos de patata o dilución estándar de ácido gálico fue transferido a un tubo de vidrio de borosilicato. Una alícuota de 0,1 ml de disolución de sal Fast Blue BB al 0,1% fue añadida a cada uno de los tubos, los cuales fueron agitados con ayuda del vórtex durante un minuto antes de incorporar 0,1 ml de disolución de hidróxido de sodio (NaOH) al 5% (m/v). Después de dejar completar la reacción durante 90 minutos a temperatura ambiente y en oscuridad, se midió la absorbancia a una longitud de onda (λ) de 420 nm con un espectrofotómetro (UV-Spectrophotometer, UNICAM). La concentración de compuestos fenólicos solubles de las muestras fue determinada frente a una curva de calibrado estándar de ácido gálico (0, 10, 25, 50, 100, 250 y 500 µg/ml). Los resultados fueron expresados como g equivalentes de ácido gálico por kg de peso fresco (g GAE kg⁻¹ PF).

2.3.2.5.4.3. Carotenoides totales (CT)

Los carotenoides totales fueron extraídos y cuantificados de acuerdo con el método propuesto por Lachman *et al.* (2003) y Biswas *et al.* (2011) con algunas modificaciones. Los carotenoides fueron extraídos de muestras de patata fresca (15 g) tras su homogeneización con 10 ml de acetona muy fría. Los tubos de vidrio de borosilicato conteniendo los extractos acetónicos de patata fueron almacenados a 4°C durante 3 días cubiertos con papel de aluminio para prevenir la degradación de los carotenoides. Después de este periodo, los extractos fueron sometidos a un baño de ultrasonidos (Bandelin Sonorex D10P, Merck), sonicados durante 20 minutos y centrifugados a 7730 g durante 10 min a 4°C utilizando una centrífuga (Avanti J25, Beckman Coulter). El sobrenadante fue reservado, 10 ml de acetona fría fue añadida a la fracción sólida y el precipitado fue resuspendido mediante agitación en vórtex (TopMix, Fisher Scientific) durante un minuto aproximadamente. El proceso de extracción fue repetido una vez más y los extractos fueron enrasados a 25 ml.

La absorbancia fue medida a $\lambda=444$ nm en un espectrofotómetro (UV-Spectrophotometer, UNICAM) utilizando acetona como blanco de referencia y la concentración de carotenoides totales, expresada como g equivalentes de luteína (g LE kg^{-1} PF), se obtuvo a partir de la siguiente ecuación adaptada de Rodríguez-Amaya y Kimura (2004):

$$CT = \frac{A_{444 \text{ nm}} \cdot V \cdot 10000}{A_{1 \text{ cm}}^{1\%} \cdot P}$$

Donde A es la absorbancia a $\lambda=444$ nm, V es el volumen total de extracción (ml), $A_{1 \text{ cm}}^{1\%}$ es el coeficiente de absorción (2500) y P es el peso de la muestra (g).

2.3.2.5.4.4. Capacidad antioxidante hidrofílica (CAH)

La capacidad antioxidante hidrofílica *in vitro* fue analizada de acuerdo con dos ensayos diferentes: ABTS (Acido 2,2'-azino-bis-(3-etilbenzotiazolina)-6- sulfónico) (Wolfenden y Willson, 1982) y DPPH (2,2-difenil-1-picrilhidrazilo) (Blois, 1958), de acuerdo con las metodologías de análisis propuestas por Teow *et al.*, (2003). Estos dos radicales indicadores son neutralizados tanto por reducción directa vía transferencia de electrones o mediante la supresión de radicales por transferencia de átomos de H (Amorati y Valmigli, 2015). El ensayo ABTS mide la capacidad relativa de los antioxidantes de neutralizar los radicales ABTS generados en disolución acuosa en comparación con un control estándar de trolox (análogo de la vitamina E). El ensayo DPPH se basa en la disminución de la absorbancia en una disolución acuosa de DPPH cuando es reducido por la presencia de moléculas con actividad antioxidante. Ambos métodos son ampliamente utilizados para determinar la capacidad antioxidante de frutas, vegetales y zumos.

Las muestras de patata fresca (2,5 g) fueron homogeneizadas con 10 ml de MeOH: diH_2O (70: 30, v/v). La fracción sólida fue suspendida mediante agitación en un vórtex (TopMix, Fisher Scientific) durante un minuto aproximadamente. La mezcla fue centrifugada a 7730 g durante 10 minutos a 4°C utilizando una centrífuga (Avanti J25, Beckman Coulter) y el sobrenadante conteniendo los compuestos fenólicos extraídos fue recogido en un tubo falcon de 50 ml. La operación de extracción fue repetida un total de tres veces con la fracción sólida y el volumen del extracto resultante fue enrasado a 30 ml. La disolución de radical ABTS^{++} se preparó mezclando 8 mmol l^{-1} de sal ABTS con 3 mmol l^{-1} de persulfato potásico ($\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_8$) en 25 ml de diH_2O . Esta fue mantenida durante 16 h en oscuridad y a temperatura ambiente antes de ser utilizada. La disolución de ABTS^{++} fue diluida con MeOH: diH_2O (70:30, v/v) con la finalidad de obtener una absorbancia entre 0,8 y 0,9 a $\lambda=734$ nm. Los antioxidantes o las disoluciones estándar (20 μl) se añadieron a 980 μl de disolución de ABTS^{++} y se incubaron a temperatura ambiente y en oscuridad durante 30 minutos.

En el caso del ensayo DPPH, se diluyeron una serie de alícuotas de los extractos hidrofílicos (1: 10, v/v) y 0,1 ml de cada muestra diluida se añadieron a 3,9 ml de disolución de radical DPPH[·] en MeOH: diH₂O (70: 30, v/v) ($6 \cdot 10^{-5}$ M) para iniciar la reacción. La absorbancia se midió a $\lambda=516$ nm en un espectrofotómetro (UV-Spectrophotometer, UNICAM). El tiempo de reacción empleado para todos los análisis DPPH fue de 3 horas. Durante la aplicación de ambos métodos el blanco utilizado fue MeOH: diH₂O (70: 30, v/v) y una serie de diluciones de trolox MeOH: diH₂O (70: 30, v/v) fueron utilizadas como estándar (0,100, 200, 300, 400 and 500 $\mu\text{mol l}^{-1}$). La capacidad antioxidante se expresa en mol equivalentes de trolox por kg de peso fresco (g TE kg^{-1} PF).

Se implementaron análisis de tipo ANOVA para determinar la existencia de diferencias significativas en la colección. A partir de estas, se realizaron separaciones de medias mediante el test LSD mediante el paquete *agricolae*. Asimismo, se calcularon las correlaciones entre caracteres. Todos los análisis estadísticos se efectuaron con R (R Core Team, 2013). El paquete *corrplot* se utilizó para la representación de los coeficientes de correlación de Pearson.

2.4. RESULTADOS

2.4.1. Caracterización morfológica y molecular

El agrupamiento de los cultivares y líneas de mejora utilizando el método *neighbor joining* a partir la matriz de disimilaridad derivada de la distancia Euclídea se muestra gráficamente en el dendrograma de la Figura 2.8. Únicamente se incluyeron en los análisis los descriptores en los cuales se observaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$). Las diferencias encontradas entre distintos genotipos no fueron significativas para los siguientes caracteres: forma de brote (2), proporción de azul en la pigmentación antocianica de la base del brote (descriptor 4), tamaño del extreme en relación con la base del brote (6), porte del extremo del brote (7), longitud de las ramificaciones laterales (11), estructura del follaje (12), porte de la planta (13), tamaño del contorno de la hoja (15), presencia de folíolos secundarios (17), profundidad de los nervios de los folíolos (24), brillo del haz de los folíolos (25) y altura de planta (28). La correlación entre la matriz cofenética y la matriz de distancias fue elevada ($r = 0,844$).

Asumiendo un valor de corte para los valores bootstrap (P_{boot}) de 70%, la colección de 21 genotipos fue dividida en un total de 5 grupos (Figura 2.8). La mayor parte de los cultivares procedentes de Norteamérica y el centro y norte de Europa fueron agrupados en el grupo I ($P_{boot} = 73\%$), el cual pudo ser a su vez dividido en dos subgrupos (Ia y Ib). Las entradas de los cultivares parcialmente pigmentados 'Bleu de La Manche' y 'Blue Congo' conformaron el primer subgrupo (Ia, $P_{boot} = 98\%$). En el subgrupo Ib, las entradas pertenecientes a los cultivares españoles 'Entzia' y 'Morada' se mostraron estrechamente correlacionadas morfológicamente ($P_{boot} = 99\%$). Otros genotipos clasificados en el grupo I fueron los cultivares 'British Columbia Blue', 'Fenton' y 'Valfi'. El grupo II comprendió dos entradas pertenecientes a los cultivares productores de tubérculos de ojos profundos, forma alargada y color intensamente morado 'Purple Peruvian' y 'Vitelotte Noir', los cuales fueron clasificados con alta precisión en el grupo (Ib; $P_{boot} = 100\%$).

El grupo III lo conformaron un total de 3 entradas correspondientes a cultivares productores de tubérculos de piel y carne roja ($P_{boot} = 96\%$). De estas, 'Highland Burgundy Red' y 'Rouge de Flandes' mostraron una afinidad morfológica especialmente alta ($P_{boot} = 87\%$). Las entradas asociadas a cultivares de origen español 'Jesús' y 'Kasta' fueron clasificadas conjuntamente (grupo IV; $P_{boot} = 100\%$). Finalmente, el grupo V incluyó las entradas de líneas de mejora españolas 'NK-08/360' y 'NK-08/362' ($P_{boot} = 73\%$). Las entradas correspondientes a los cultivares y clones avanzados 'Blue Star', 'CIP-7002/34', 'NK-08/349', 'Roja Ojosa' y 'Violet Queen' no pudieron ser clasificadas en ningún grupo con suficiente soporte estadístico ($P_{boot} < 70\%$).

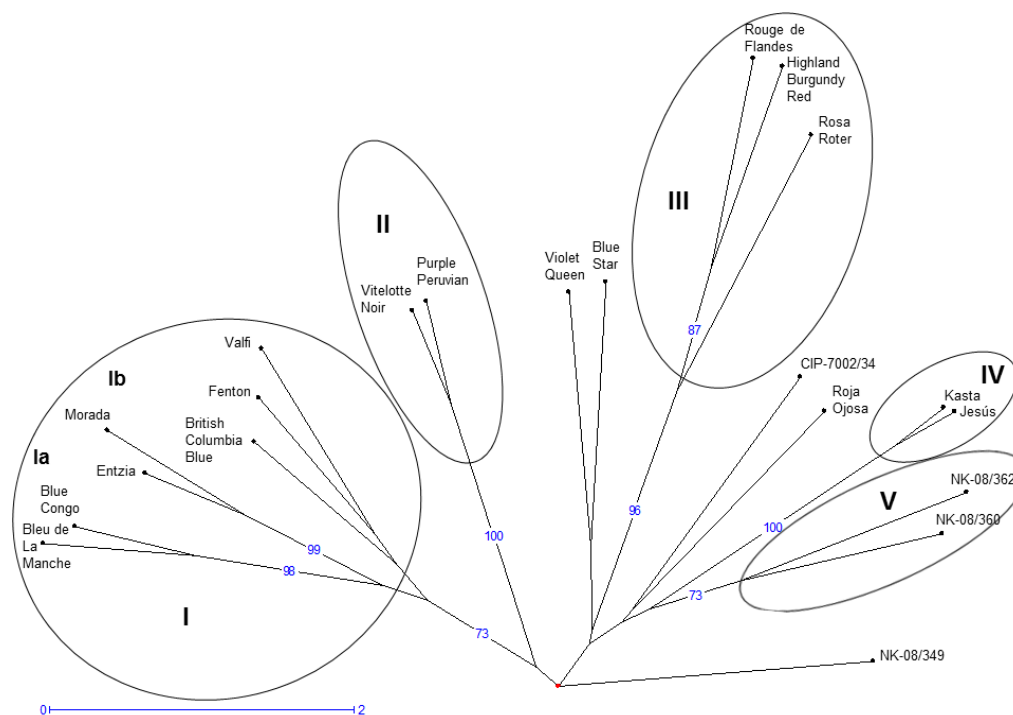


Figura 2.8. Dendrograma basado en el método *neighbor joining* realizado a partir de descriptores morfológicos utilizando la matriz de distancia Euclidea. Los valores *bootstrap* ($P_{boot} > 70\%$) se incluyen en los nudos del dendrograma. Los números y letras en negrita indican los principales grupos establecidos en la colección.

El análisis de componentes principales (PCA) permitió la identificación de las variables más relevantes para explicar el patrón de relaciones observados entre las entradas en base a los datos procedentes de descriptores morfológicos. La Tabla 2.10 presenta los valores propios y vectores para los tres primeros componentes principales calculados. Los tres primeros ejes contabilizaron un 68% de la variación total. El primer PC explicó aproximadamente un 40% de la varianza. Los caracteres que explicaron una mayor proporción de variación total fueron: pigmentación antociánica del botón floral (27) en torno a un 13%, pigmentación antociánica del nervio central de la hoja (19) aproximadamente un 11% e intensidad y extensión de la pigmentación antociánica de la cara interna de la corola (33 y 35) en torno a un 10%. En el caso del PC2 (~18%), los caracteres extensión de la pigmentación antociánica de la cara interna (35), tamaño de brote (1), forma de tubérculo (37) y pigmentación antociánica del nervio central de la hoja (19) contribuyeron en mayor medida a explicar la variabilidad encontrada (~8-15%). Los descriptores vinculados a la pubescencia de la base de los brotes (5) y a la profundidad de los ojos (38) mostraron coeficientes con un peso significativo en el PC3 (~10%), contribuyendo en un torno a un 17 y un 12% de la variabilidad explicada en cada caso.

Tabla 2.10. Valores propios y vectores de los tres primeros componentes principales a partir de datos procedentes de 28 caracteres morfológicos.

Nº	Descriptor	PC1	PC2	PC3
1	Tamaño ^b	0,048	0,326	0,015
3	Intensidad de la pigmentación antociánica de la base ^b	-0,080	0,142	0,243
5	Pubescencia de la base ^b	0,228	-0,006	0,638
8	Pigmentación antociánica del extremo ^b	0,018	-0,059	0,196
9	Pubescencia del extremo ^b	0,187	-0,104	0,142
10	Número de radículas ^b	0,000	-0,018	0,105
14	Pigmentación antociánica ^c	-0,115	0,181	0,060
16	Apertura ^d	-0,116	0,198	0,135
18	Color verde ^d	-0,144	0,192	-0,037
19	Pigmentación antociánica del nervio central ^d	-0,433	0,318	-0,090
20	Tamaño ^e	-0,110	0,228	-0,164
21	Anchura en relación con la longitud ^e	0,066	0,037	0,145
22	Frecuencia de la coalescencia ^f	-0,065	0,010	0,183
23	Ondulación del borde ^g	0,055	0,079	0,061
27	Pigmentación antociánica ^h	-0,482	-0,078	0,203
29	Frecuencia de flores ⁱ	-0,094	0,275	0,012
30	Tamaño ^j	-0,090	0,139	-0,050
31	Pigmentación antociánica del pedúnculo ^j	-0,202	0,004	-0,035
32	Tamaño de la corola ^k	-0,020	-0,081	-0,077
33	Intensidad de la pigmentación antociánica de la cara interna ^k	-0,379	-0,226	0,185
34	Proporción de azul de la pigmentación antociánica de la cara interna ^k	-0,121	-0,118	-0,023
35	Extensión de la pigmentación antociánica de la cara interna ^k	-0,369	-0,554	-0,025
36	Época de madurez ^l	0,141	0,043	-0,093
37	Forma ^l	-0,199	0,326	0,182
38	Profundidad de los ojos ^l	0,010	0,004	-0,466
39	Color de la piel ^l	-0,027	-0,002	0,001
40	Color de la base del ojo ^l	-0,026	-0,006	0,004
41	Color de la pulpa ^l	0,000	-0,040	-0,035
	Valor propio	4,97	2,19	1,30
	Proporción de la varianza explicada	0,399	0,176	0,104
	Varianza acumulada	39,9	57,5	67,9

^a Únicamente se consideraron los caracteres significativos derivados de la UPOV (2004) ($P \leq 0,05$). Las letras corresponden a la parte considerada por cada uno de los descriptores. Descriptor relativo: ^b brote; ^c tallo; ^d hojas; ^e segundo par de folíolos laterales; ^f folíolos laterales y terminales; ^g folíolos; ^h capullo floral; ⁱ planta; ^j inflorescencia; ^k corola de la flor y ^l tubérculo. En negrita: descriptores con mayor proporción de varianza explicada dentro de cada carácter.

Todas las entradas de la colección estudiada fueron genotipadas y diferenciadas genéticamente a partir de datos procedentes de un grupo de marcadores SSR altamente polimórficos. La información relativa al análisis molecular se recoge en la Tabla 2.11. El número de alelos por SSR detectado fue variable, situándose entre tres y 11. En este sentido, fueron observados entre uno (monomórfico) y cuatro (polimórfico) alelos por locus SSR, contabilizando un total de 61 alelos en total. Del conjunto de alelos identificados, únicamente tres fueron detectados en todos los genotipos. De acuerdo con el test de Jarque-Bera (Jarque y Bera, 1987), las frecuencias alélicas no se distribuyeron normalmente ($p \leq 0,05$). Los niveles de heterocigosidad hallados en la colección fueron elevados. Los valores PIC de los marcadores SSR analizados se situaron entre 0,517 (STM3023) y 0,839 (STM5148), situándose el número de homocigotos entre cero (STM5148) y 15 (STM0019). El número de patrones generados por cada marcador varió entre cuatro y 16. Los valores correspondientes al número de alelos (NAL), número de patrones generados (NPAT) y contenido de información polimórfica (PIC) presentaron altas correlaciones ($r_{\text{PIC-NAL}} = 0,834$, $r_{\text{PIC-NPAT}} = 0,963$ y $r_{\text{NAL-NPAT}} = 0,946$).

A partir de la Tabla 2.11, podemos observar que los marcadores SSR1 y STM3009 mostraron un PIC relativamente elevado (0,771 y 0,734) y revelaron un máximo de ocho y cinco alelos en cada caso, generando 13 y 10 patrones alélicos diferentes en cada caso. Los valores PIC de los marcadores SSR analizados se situaron entre 0,517 (STM3023) y 0,839 (STM5148), situándose el número de homocigotos entre cero (STM5148) y 15 (STM0019). El número de patrones generados por cada marcador varió entre cuatro y 16.

Los valores correspondientes al número de alelos (NAL), número de patrones generados (NPAT) y contenido de información polimórfica (PIC) presentaron altas correlaciones ($r_{\text{PIC-NAL}} = 0,834$, $r_{\text{PIC-NPAT}} = 0,963$ y $r_{\text{NAL-NPAT}} = 0,946$). A partir de la Tabla 2.11, podemos observar que los marcadores SSR1 y STM3009 mostraron un PIC relativamente elevado (0,771 y 0,734) y revelaron un máximo de ocho y cinco alelos en cada caso, generando 13 y 10 patrones alélicos diferentes en cada caso. Otros marcadores SSR, como STM1052 contabilizaron únicamente cuatro alelos, pero revelaron ocho patrones alélicos y por consiguiente, presentaron un poder discriminatorio elevado.

De los 11 marcadores SSR utilizados en la presente caracterización, cuatro fueron previamente empleados por Ruiz de Galarreta *et al.* (2007, 2011) y cinco por Ghislain *et al.* (2004) para el genotipado de patata cultivada. Los datos relativos a los alelos hallados para estos cinco marcadores fueron consistentes con los referidos por Barandalla *et al.* (2006), habiendo detectado el 34% de los alelos descritos en dicha publicación. A pesar de que la caracterización se centra en una colección relativamente pequeña, se han obtenido valores superiores de NAL para los marcadores que los calculados por Barandalla *et al.* (2006) y Ruiz de Galarreta *et al.* (2007, 2011). Se detectó un número elevado de alelos específicos de una única entrada o grupo.

De estos, 13 fueron específicos de una única entrada correspondiente a un cultivar o línea de mejora: 'Fenton' (STM5136_247), 'Jesús' (SSR1_244), 'Morada' (STM5148_425), 'Entzia' (STM2005_162), 'NK-08/349' (SSR1_249), 'NK-08/362' (STM3023_198), 'Purple Peruvian' (STM2005_166), 'Violet Queen' (STM2005_168 y STM5148_471); 'Vitelotte Noir' (STM0019_236 y STM5148_429). Además, se identificaron alelos específicos de las entradas adscritas a los cultivares de carne roja 'Highland Burgundy Red' y 'Rouge de Flandes' (STM1024_151), así como de las entradas correspondientes a los cultivares de carne intensamente morada 'Purple Peruvian' y 'Vitelotte Noir' (SSR1_234).

Tabla 2.11. Polimorfismos observados en la colección mediante el análisis de marcadores SSR.

SSR	¹ NAL	² ALP	³ NPAT	⁴ NHZ	Alelos detectados (pb)	⁵ Cr	⁶ PIC
STM0019	4	3	6	15	196 (6), 205 (18), 234 (4), 236 (3)	VI	0,580
STM3009	5	4	10	9	139 (3), 143 (3), 150 (12), 156 (4), 162 (13)	VII	0,704
SSR1	8	5	13	2	234 (2), 244 (1), 245 (7), 247 (12), 249 (1), 250 (3), 253 (13), 257 (3)	VIII	0,771
STM2005	7	3	9	11	148 (1), 155 (16), 162 (1), 166 (1), 167 (9), 168 (1)	XI	0,595
STM3012	4	3	5	6	164 (20), 192 (3), 194 (7), 198 (10)	IX	0,619
STM3023	3	3	4	9	176 (19), 196 (14), 198 (1)	IV	0,517
STM5136	8	5	14	5	239 (1), 244 (9), 247 (1), 250 (10), 252 (2), 253 (8), 255 (13), 271 (5)	I	0,800
STM5148	11	5	16	0	399 (3), 412 (14), 419 (5), 425 (1), 428 (7), 429 (1), 442 (5), 447 (13), 458 (2), 467 (14), 471 (3)	V	0,839
STM1052	4	4	8	13	208 (3), 218 (8), 226 (12), 228 (6)	VII	0,699
STM1064	3	3	6	12	188 (19), 191 (5), 193 (10)	II	0,580
STM1024	4	3	5	6	141 (21), 145 (12), 149 (2), 151 (2)	VIII	0,567

¹NAL: número de alelos.

²ALP: número de alelos polimórficos.

³NPAT: número de patrones alélicos.

⁴NHZ número de homocigotos.

⁵Cr: cromosoma.

⁶PIC: Polymorphic Information Content (Contenido de Información Polimórfica).

El dendrograma obtenido tras el cálculo de los coeficientes de disimilaridad de Dice se muestra en la Figura 2.9. La matriz cofenética derivada del análisis de grupos presentó una alta correlación con la matriz de disimilaridad ($r = 0,714$). La consideración de un valor de corte para las proporciones *bootstrap* de 70% permitió la clasificación de las entradas estudiadas en cinco grupos. El primer grupo reunió un total de cinco cultivares productores de tubérculos de carne parcialmente morada procedentes de distintas regiones de Europa y Norteamérica: 'Bleu de La Manche', 'Blue Congo', 'British Columbia Blue', 'Fenton' y 'Valfi' (grupo I; $P_{boot} = 75\%$).

Los cultivares productores de tubérculos alargados, de ojos profundos y carne intensamente pigmentada 'Purple Peruvian' y 'Vitelotte Noir' conformaron el grupo II ($P_{boot} = 96\%$). Las entradas productoras de tubérculos de piel y carne roja de los cultivares 'Highland Burgundy Red' y 'Rouge de Flandes' quedaron clasificadas en el segundo grupo (grupo III; $P_{boot} = 72\%$). Los grupos III y IV quedaron integrados por entradas correspondientes a cultivares españoles: 'Kasta' y 'Jesús' (grupo IV; $P_{boot} = 97\%$) y 'Entzia' y 'Morada' (grupo V; $P_{boot} = 86\%$). No se obtuvo un soporte estadístico suficiente para la agrupación de las entradas adscritas a los cultivares 'Blue Star', 'CIP-7002/34', 'NK-08/349', 'NK-08/360', 'NK-08/362', 'Roja Ojosa', 'Rosa Roter' y 'Violet Queen' ($P_{boot} < 70\%$).

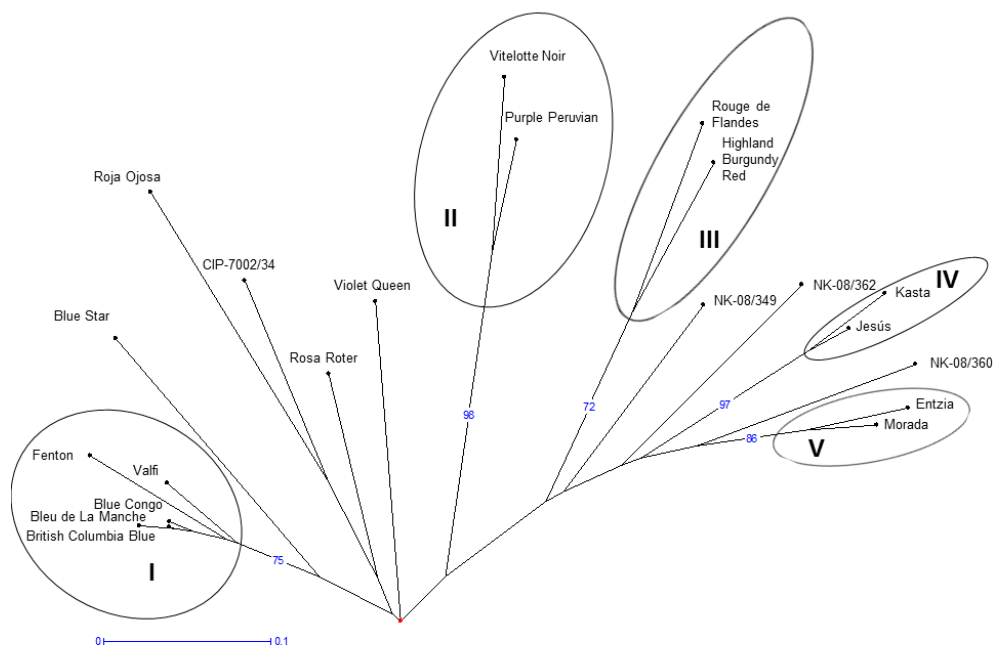


Figura 2.9. Dendrograma basado en el método *neighbor joining* realizado a partir de datos procedentes de marcadores SSR utilizando la matriz de disimilaridad de Dice. Los valores *bootstrap* ($P_{boot} > 70\%$) se incluyen en los nudos del dendrograma. Los números y letras en negrita indican los principales grupos establecidos en la colección.

2.4.2. Evaluación agronómica

Los ensayos de evaluación agronómica llevados a cabo en Arkaute durante 2012 y 2013 no mostraron diferencias significativas entre los testigos empleados en cada bloque en ninguno de los ciclos. Las medias de los dos años para cada uno de los caracteres relacionados con el rendimiento se recogen en la Tabla 2.12. Los cultivares y clones avanzados ‘Bleu de La Manche’, ‘NK-08/326’ y ‘Jesús’ alcanzaron los mayores valores de producción total (10,5, 9,12 y 8,65 kg totales respectivamente) y producción por planta (1,04, 0,924 y 0,861 kg planta⁻¹ respectivamente). Los valores más bajos para estos caracteres se obtuvieron en los cultivares ‘Rosa Roter’ (0,888 kg totales y 0,0905 kg planta⁻¹), ‘Roja Ojosa’ (1,25 kg totales y 0,124 kg planta⁻¹) y ‘Highland Burgundy Red’ (2,17 kg totales y 0,218 kg planta⁻¹). En términos de cantidad de tubérculos total y por planta, destacaron los cultivares ‘Purple Peruvian’ (242 tubérculos totales y 24,0 tubérculos planta⁻¹), ‘Highland Burgundy Red’ (149 tubérculos totales y 15,0 tubérculos planta⁻¹), ‘Violet Queen’ (145 tubérculos totales y 14,5 tubérculos planta⁻¹) y la línea de mejora ‘NK-08/362’ (105 tubérculos totales y 10,8 tubérculos planta⁻¹).

Los cultivares y clones avanzados con menor producción de tubérculos totales e individualizados por planta fueron: 'Valfi' (38,4 tubérculos totales y 3,82 tubérculos planta⁻¹), 'Blue Star' (54,7 tubérculos totales y 5,54 tubérculos planta⁻¹) y 'NK-08/360' (65,7 tubérculos totales y 6,47 tubérculos planta⁻¹). Asimismo, se identificaron algunos cultivares como 'Blue Star', 'Blue Congo' y 'Bleu de La Manche' que produjeron tubérculos de mayor tamaño (159, 136 y 122 g tubérculo⁻¹ respectivamente), mientras que otros como 'Rosa Roter', 'Roja Ojosa' y 'Highland Burgundy Red' se caracterizaron por un menor peso medio de los tubérculos (10,3, 12,7 y 15,0 g tubérculo⁻¹ respectivamente).

Tabla 2.12. Media y desviación estándar de los componentes de rendimiento de los ensayos agronómicos de 2012 y 2013 en la colección.

Cultivar/Clon avanzado	Producción total (kg)	Tubérculos	Producción planta ⁻¹ (kg)	Tubérculos planta ⁻¹	Peso medio tubérculo ⁻¹ (g)
Bleu de La Manche	10,5±3,69	94,6±26,4	1,04±0,347	9,37±2,58	122±55,0
Blue Congo	7,92±2,93	64,6±17,1	0,775±0,300	6,44±1,45	136±83,2
Blue Star	3,61±0,420	66,5±22,9	0,356±0,0549	6,55±2,38	159±36,9
British Columbia Blue	8,27±0,986	54,7±9,11	0,849±0,115	5,54±0,966	59,5±22,6
CIP-7002/34	2,19±0,523	91,1±21,4	0,215±0,0469	9,37±2,29	25,5±9,75
Entzia	7,51±2,00	90,1±17,0	0,760±0,176	9,18±1,73	80,5±10,5
Fenton	2,32±0,765	81,2±22,7	0,233±0,0698	8,11±1,42	31,3±13,1
Highland Burgundy Red	2,17±0,366	149±17,9	0,218±0,0417	15,0±1,96	15,0±3,84
Jesús	8,65±2,50	96,3±12,8	0,861±0,256	9,56±1,45	91,3±31,2
Kasta	2,46±0,541	92,2±26,1	0,239±0,0441	8,97±2,59	28,3±9,70
Morada	5,75 ±1,90	68,9±23,3	0,556±0,177	6,88±2,22	86,2±83,2
NK-08/349	5,95±1,32	97,1±37,7	0,585±0,122	9,54±3,63	75,6±48,4
NK-08/360	4,25±0,737	65,7±21,9	0,423±0,0828	6,47±2,09	67,5±21,7
NK-08/362	9,12±2,45	104±20,2	0,924±0,230	10,8±2,22	93,6±36,2
Purple Peruvian	6,61±3,11	242±72,9	0,633±0,292	24,0±7,43	32,0±22,8
Roja Ojosa	1,25±0,468	108±25,8	0,124±0,0477	10,8±2,45	12,7±7,25
Rosa Roter	0,888±0,420	94,6±31,3	0,0905±0,0453	9,27±3,03	10,3±6,58
Rouge de Flandes	2,98±0,575	97,9±18,2	0,298±0,0616	9,89±2,02	31,1±6,41
Valfi	2,38±1,13	38,4±9,72	0,242±0,116	3,82±0,942	58,5±17,3
Violet Queen	2,79±0,904	145±20,1	0,274±0,0820	14,5±2,12	20,6±9,20
Vitelotte Noir	3,27±0,862	133±26,8	0,340±0,0916	12,9±2,70	25,6±10,7

2.4.3. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica

La evaluación de la calidad industrial y organoléptica reflejó una gran variabilidad para todos los caracteres estudiados (Tabla 2.13). La pigmentación generalizada e intensa de algunos cultivares y líneas de mejora es un aspecto que caracteriza la presente evaluación y la valoración de caracteres como el color de las patatas *chips* o el oscurecimiento asociado a la cocción. Los cultivares que alcanzaron una mayor puntuación en la escala de aptitud *chips* fueron los nativos de la especie *S. tuberosum* subsp. *andigena* 'CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa'. Por el contrario, los cultivares 'Blue Congo' y 'British Columbia Blue' obtuvieron la puntuación más baja. A pesar de la importante variabilidad detectada, más del 71% de los cultivares y líneas de mejora se situaron por encima del valor 5, considerado el límite de aceptabilidad para *chips*.

La evaluación de la calidad organoléptica para cocción también mostró importantes diferencias entre genotipos. Un total de ocho cultivares presentaron una consistencia firme (38%), 10 ligeramente firme (48%) y tres ligeramente blanda (14%). De este modo, seis cultivares y líneas de mejora (29%) no se desintegraron durante el proceso: 'Highland Burgundy Red', 'Jesús', 'Kasta', 'Purple Peruvian', 'Valfi' y 'Violet Queen'. El resto lo hicieron de forma ligera o moderada. En términos de estructura, 13 se consideraron finas (62%), seis ligeramente finas (29%) y dos ligeramente bastas (9%). En cuanto a la harinosidad, 12 cultivares y líneas de mejora fueron clasificadas como no harinosas (58%), siete como ligeramente harinosas (33%) y dos como harinosas (9%). Respecto a la humedad, nueve cultivares y líneas de mejora fueron clasificadas como húmedas (43%), nueve como ligeramente húmedas (43%) y tres como secas o ligeramente secas (14%). Un total de seis cultivares y líneas de mejora presentaron un sabor pronunciado (29%), 13 ligeramente pronunciado (62%) y únicamente dos neutro (10%). Así, los cultivares 'Highland Burgundy Red', 'Valfi' y 'Violet Queen' serían aptos para ensaladas (tipo A) y otros como 'CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa' serían aptos para asado (tipo C), mientras que la mayor parte de ellos (~76%) podrían incluirse en la categoría de uso múltiple (tipo B).

Tabla 2.13. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica en la colección.

Cultivares y líneas de mejora	Chips	Desintegración	Consistencia	Harinosidad	Humedad	Estructura	Oscurecimiento	Sabor
Bleu de La Manche	3	2	2	1	2	1	3	2
Blue Congo	2	2	2	2	2	2	2	1
Blue Star	5	2	2	2	2	1	2	2
British Columbia Blue	2	2	2	1	2	1	2	1
CIP-7002/34	8	3	3	3	3	2	1	3
Entzia	7	2	2	1	1	1	2	2
Fenton	4	2	2	1	1	1	2	2
Highland Burgundy Red	7	1	1	1	1	1	2	2
Jesús	6	1	1	2	1	2	2	3
Kasta	6	1	1	2	2	2	2	2
Morada	5	2	1	1	2	1	2	2
NK-08/349	7	2	2	3	4	3	1	2
NK-08/360	6	2	2	2	2	2	1	3
NK-08/362	6	2	2	1	2	1	2	3
Purple Peruvian	7	1	1	1	1	1	3	3
Roja Ojosa	8	3	3	2	4	3	1	2
Rosa Roter	4	3	2	2	2	2	2	3
Rouge de Flandes	7	2	1	1	1	1	2	2
Valfi	3	1	1	1	1	1	2	2
Violet Queen	6	1	1	1	1	1	3	2
Vitelotte Noir	7	3	3	1	1	1	3	2

La colección estudiada mostró una variabilidad significativa para los contenidos de materia seca (MS), almidón (AL), azúcares reductores (AR) y proteína bruta (PB) ($p \leq 0,01$). El contenido de MS se situó entre 17,6 y 28,9% PF, con una media de 21,7% PF (Figura 2.10). Los cultivares con un mayor contenido de MS fueron los nativos 'CIP-7002/34' (28,9% PF) y 'Roja Ojosa' (27,8% PF), junto con la línea de mejora 'NK-08/349' (25,3% PF). Por el contrario, los cultivares 'Rouge de Flandes' (17,6% PF), 'Violet Queen' (18,1% PF) y 'Blue Star' (18,3% PF) presentaron un bajo contenido de MS. Se obtuvieron valores superiores al 20% de MS en proximadamente un 67% de la colección, mientras que un 14% contabilizó más de un 25% de MS. El rango de contenido de almidón (AL) de la colección fue desde 11,1 (cv. 'Rouge de Flandes') hasta 19,6% PF (cv. 'CIP-7002/34') (Figura 2.11). Por su estrecha correlación con el contenido de MS, los datos de AL reflejan una tendencia similar, habiéndose alcanzado los valores más elevados en los cultivares nativos 'CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa' (19,0% PF), y los más bajos en los cultivares 'Rouge de Flandes', 'Blue Star' (11,9% PF) y 'Purple Peruvian' (12,0% PF). La correlación entre los contenidos de MS y AL fue muy alta ($r = 0,909$; $p \leq 0,01$)

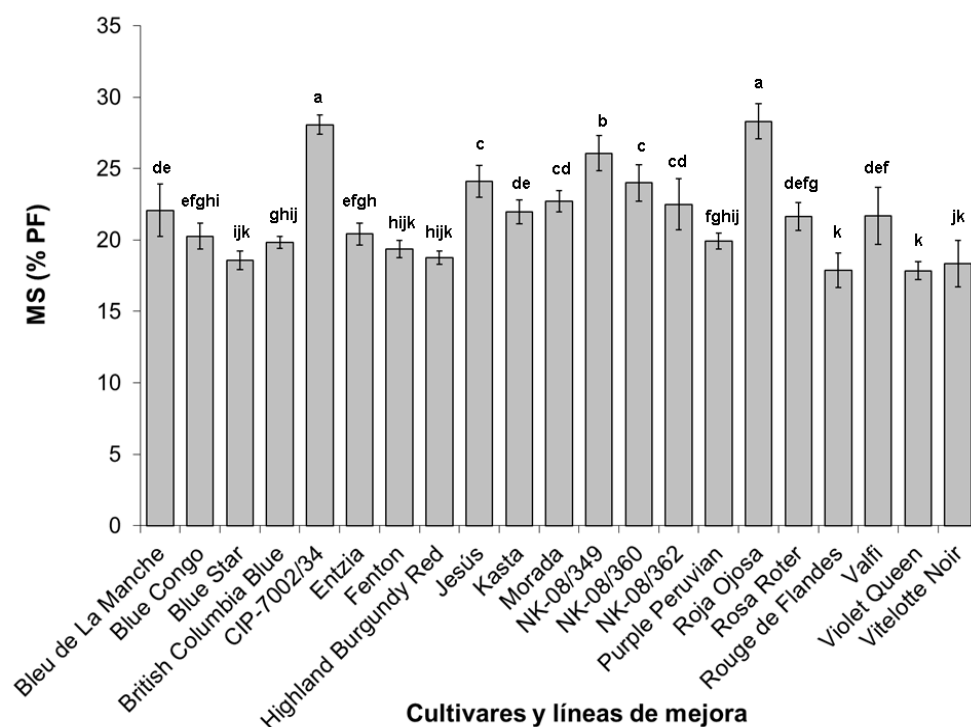


Figura 2.10. Contenido de materia seca (MS) en la colección expresada en porcentaje de patata fresca (% PF). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 1,83).

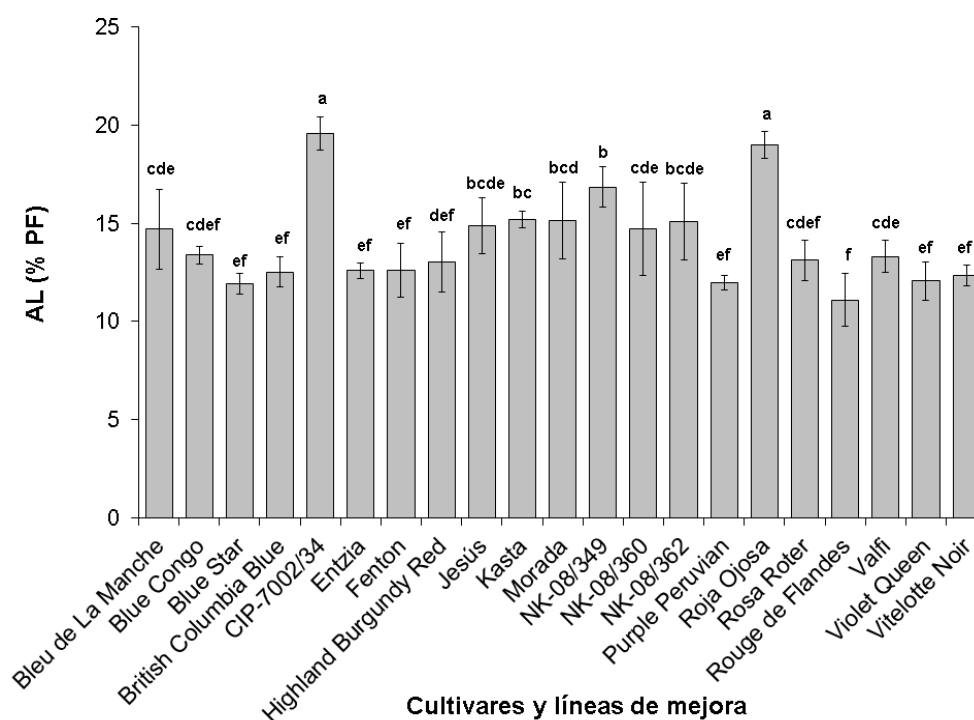


Figura 2.11. Contenido de almidón (AL) en la colección expresado en porcentaje de patata fresca (% PF) (n = 3). Concentración media y desviación estándar (SD) (n = 3) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 2,09).

La concentración de azúcares reductores (AR) en la colección se presenta en la Figura 2.12. En términos generales, la concentración de AR fue elevada, situándose entre 0,128 y 0,778% PF. Las mayores concentraciones de AR se determinaron en los cultivares ‘Kasta’ 0,778% PF, ‘British Columbia Blue’ (0,743% PF) y ‘Valfi’ (0,724% PF). Los cultivares con unos niveles más reducidos de AR fueron ‘Entzia’ (0,128% PF), ‘Roja Ojosa’ (0,133% PF) y ‘Morada’ (0,136% PF).

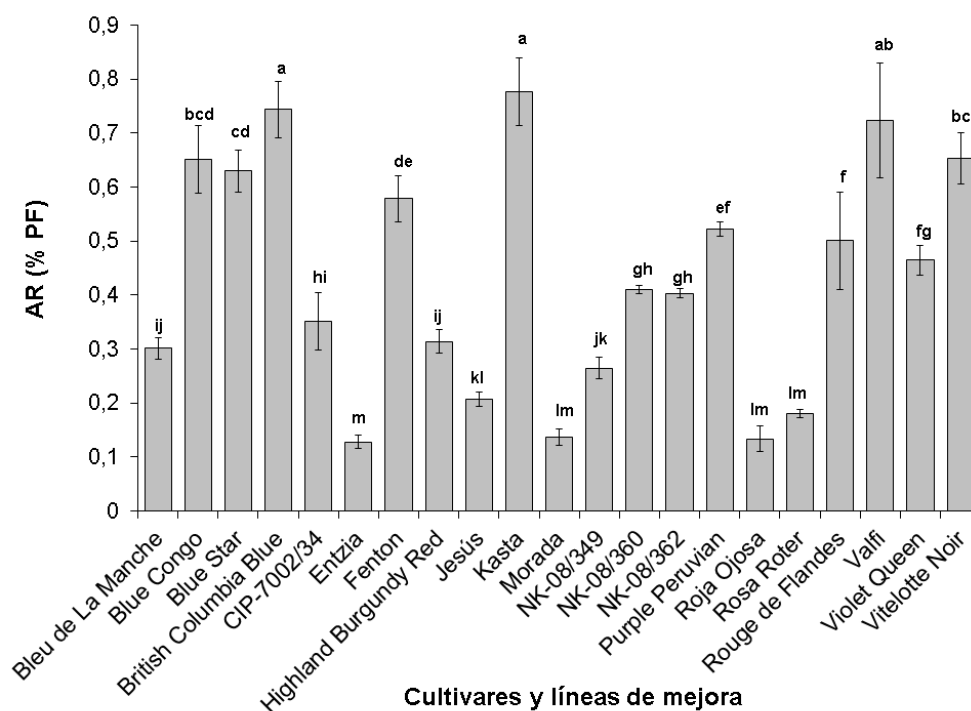


Figura 2.12. Contenido de azúcares reductores (AR) expresada en porcentaje de patata fresca (% PF) ($n = 3$). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 0,0739; $p \leq 0,05$).

La concentración de proteína bruta (PB) en la colección se presenta en la Figura 2.13. La concentración de PB osciló entre 1,51 y 3,93% PF. Las mayores concentraciones de PB se determinaron en los cultivares 'CIP-7002/34' (3,93% PF), 'Roja Ojosa' (3,16% PF) y 'Entzia' (2,71% PF). Los cultivares con menores concentraciones de PB fueron 'Blue Star' (1,51% PF), 'Bleu de La Manche' (1,54% PF) y 'Jesús' (0,136% PF).

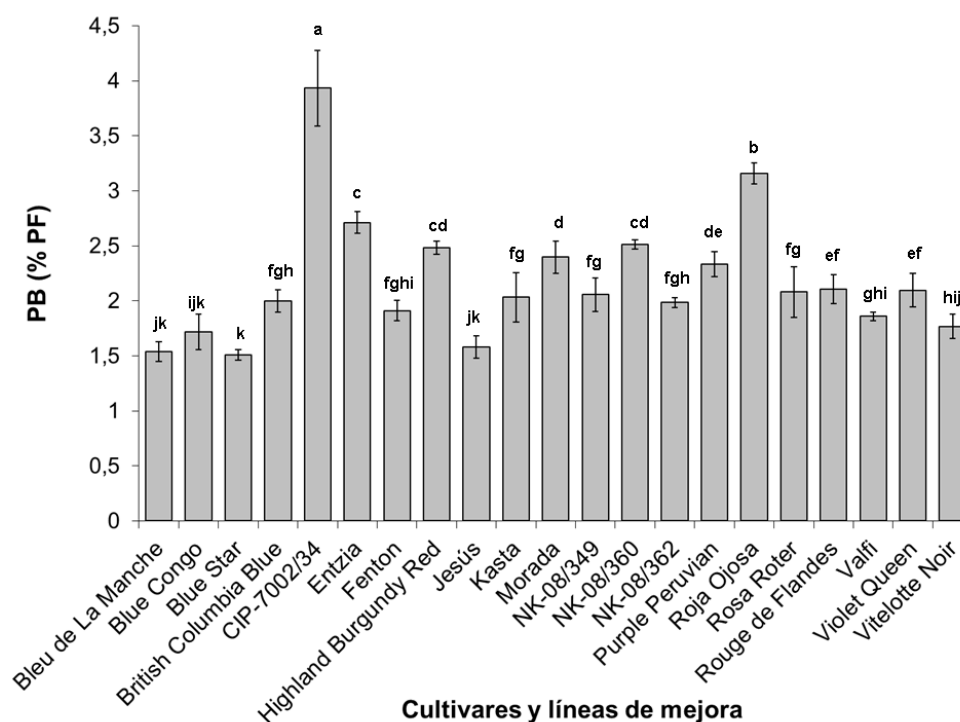


Figura 2.13. Contenido de proteína bruta (PB) en la colección expresada en porcentaje de patata fresca (% PF) (n = 3). Concentración media y desviación estándar (SD) (n = 3) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ (LSD = 0,237; $p \leq 0,05$).

2.4.4. Evaluación de resistencias

Los resultados de la evaluación de resistencias mediante marcadores moleculares se muestran en la Tabla 2.14. En todos los casos, los cultivares y líneas utilizadas como controles positivos y negativos amplificaron los fragmentos esperados. Para proceder a la evaluación de la colección con el marcador RysC3 con el fin de determinar la presencia del gen Ry_{adg} , asociado a la resistencia a PVY procedente de *S. tuberosum* subsp. *andigena*, se utilizó la línea LT-9 como control positivo.

La aplicación de este marcador permitió la identificación de cuatro cultivares ('Entzia', 'Jesús', 'Kasta' y 'Morada') y dos líneas de mejora ('NK-08/349' y 'NK-08/362') que amplificaron el fragmento de 321 pb, indicando la presencia del gen de resistencia Ry_{adg} . La resistencia a PVY (Ry_{sto}) derivada de *S. stoloniferum* se evaluó mediante el marcador GP122₅₆₄ utilizando el cultivar 'Heidrun' como control positivo. Tras la digestión con *ECORV*, el cultivar 'Roja Ojosa' amplificó el fragmento esperado de 718 pb asociado a Ry_{sto} debido a la falta del sitio de restricción, mientras que en el resto de cultivares y líneas de mejora únicamente aparecieron dos bandas de 564 y 154 pb.

La determinación de la presencia del gen *H1* de resistencia a *G. rostochiensis* (Ro 1/4) procedente de *S. tuberosum* subsp. *andigena* se realizó mediante el marcador TG689 incluyendo en el análisis el cultivar resistente 'Agrida' como control positivo. Según lo esperado, todos los cultivares y líneas de mejora de la colección amplificaron el fragmento de 279 pb del marcador de control BCH localizado en regiones altamente conservadas de la enzima hidroxilasa de β -caroteno. Un total de cinco cultivares ('Blue Star', 'Entzia', 'Jesús', 'Kasta' y 'Morada') y un clon ('NK-08/349') amplificaron el fragmento de 141 pb indicativo de la presencia de *H1*. Respecto al marcador HC vinculado a la región QRL-HC que confiere resistencia parcial *G. pallida* (Pa 2/3), se incluyó en el análisis el cultivar 'Innovator' como control positivo. Las fotografías de los geles de agarosa se incluyen en la Figura 2.1 (Anexo 2).

Tabla 2.14. Evaluación de resistencias mediante marcadores moleculares.

Cultivar/Clon avanzado	RysC3	GP122 ₅₆₄	TG689	HC
Bleu de La Manche	-	-	-	-
Blue Congo	-	-	-	-
Blue Star	-	-	+	-
British Columbia Blue	-	-	-	-
CIP-7002/34	-	-	-	-
Entzia	+	-	+	-
Fenton	-	-	-	-
Highland Burgundy Red	-	-	-	-
Jesús	+	-	+	-
Kasta	+	-	+	-
Morada	+	-	+	-
NK-08/349	+	-	+	-
NK-08/360	-	-	-	-
NK-08/362	+	-	-	-
Purple Peruvian	-	-	-	-
Roja Ojosa	-	+	-	-
Rosa Roter	-	-	-	-
Rouge de Flandes	-	-	-	-
Valfi	-	-	-	-
Violet Queen	-	-	-	-
Vitelotte Noir	-	-	-	-

+ = resultado positivo y - = resultado negativo

La evaluación fenotípica de la resistencia a nematodos de quiste (PCN) realizada para validar los resultados de los marcadores se muestra en la Tabla 2.15. Los resultados de la evaluación de las resistencias totales coincidió en ambas aproximaciones, habiéndose identificado un total de tres genotipos coincidentes resistentes a *G. rostochiensis* y ninguno a *G. pallida* en ambos casos. Este bioensayo permitió la detección de un cultivar ('Entzia') y dos clones avanzados ('NK-08/349' y 'NK-08/362') resistentes a *G. rostochiensis*. Asimismo, los cultivares, 'Blue Star', 'Jesús', 'Kasta', 'Morada' y 'Vitelotte Noir' mostraron resistencia parcial a *G. rostochiensis*. En cuanto a *G. pallida*, no se detectó ninguna resistencia total en la colección y únicamente se identificaron cuatro cultivares con resistencia parcial ('Entzia', 'Jesús', 'Kasta' y 'Morada').

Tabla 2.15. Evaluación de resistencias mediante bioensayos.

Cultivar/Clon avanzado	<i>G. rostochiensis</i> (Ro 1/4)	<i>G. pallida</i> (Pa 2/3)
Bleu de La Manche	S	S
Blue Congo	S	S
Blue Star	R	S
British Columbia Blue	S	S
CIP-7002/34	S	S
Entzia	R	MR
Fenton	S	S
Highland Burgundy Red	S	S
Jesús	MR	MR
Kasta	MR	MR
Morada	MR	MR
NK-08/349	R	S
NK-08/360	S	S
NK-08/362	R	S
Purple Peruvian	S	S
Roja Ojosa	S	S
Rosa Roter	S	S
Rouge de Flandes	S	S
Valfi	S	S
Violet Queen	S	S
Vitelotte Noir	MR	S

S = susceptible, MR = medianamente resistente y R = resistente

2.4.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

Todos los minerales cuantificados presentaron diferencias significativas ($p \leq 0,01$) (Tabla 2.16). La concentración de potasio (K) se situó entre 2,44 g kg⁻¹ PF y 5,17 g kg⁻¹ PF, destacando los cultivares y líneas de mejora 'CIP-7002/34' (5,17 g kg⁻¹ PF), 'NK-08/349' (5,17 g kg⁻¹ PF) y 'Rosa Roter' (5,17 g kg⁻¹ PF) en el límite superior y 'British Columbia Blue' (2,44 g kg⁻¹ PF), 'Blue Star' 2,52 g kg⁻¹ PF y 'Valfi' (2,76 g kg⁻¹ PF) en el límite inferior. En el caso del magnesio (Mg), las concentraciones variaron entre 0,110 g kg⁻¹ PF y 0,280 g kg⁻¹ PF, siendo más elevadas en 'NK-08/349' (0,280 g kg⁻¹ PF), 'NK-08/360' (0,277 g kg⁻¹ PF) y 'Bleu de La Manche' (0,272 g kg⁻¹ PF). Los contenidos más bajos se obtuvieron en 'Vitelotte Noir' (0,110 g kg⁻¹ PF), 'Violet Queen' (0,129 g kg⁻¹ PF) y 'Purple Peruvian' (0,143 g kg⁻¹ PF). La concentración de hierro (Fe), situada entre 0,00285 y 0,0117 g kg⁻¹ PF, destacó positivamente en 'CIP-7002/34' (0,0117 g kg⁻¹ PF), 'NK-08/360' (0,00926 g kg⁻¹ PF) y 'Bleu de La Manche' (0,00914 g kg⁻¹ PF). Por el contrario, 'Blue Star' (0,00285 g kg⁻¹ PF), 'Blue Congo' (0,00440 g kg⁻¹ PF) y 'Kasta' (0,00454 g kg⁻¹ PF). En el caso del zinc (Zn) (0,00129 y 0,00523 g kg⁻¹ PF) mostraron concentraciones más bajas. Para este elemento, destacaron en el límite superior del intervalo 'CIP-7002/34' (0,00523 g kg⁻¹ PF), 'Roja Ojosa' (0,00513 g kg⁻¹ PF) y 'Valfi' (0,00500 g kg⁻¹ PF). En el extremo inferior se incluirían los cultivares 'Blue Star' (0,00129 g kg⁻¹ PF), 'Kasta' (0,00208 g kg⁻¹ PF) y 'Rouge de Flandes' (0,00221 g kg⁻¹ PF).

Tabla 2.16. Concentración media y desviación estándar de minerales en la colección (n = 3).

Cultivar/Clon avanzado	K (g kg ⁻¹ PF)	Mg (g kg ⁻¹ PF)	Fe (g kg ⁻¹ PF)	Zn (g kg ⁻¹ PF)
Bleu de La Manche	3,94±0,492	0,272±0,0572	0,00914±0,000989	0,00423±0,000676
Blue Congo	2,67±0,433	0,155±0,0165	0,00440±0,000262	0,00413±0,000947
Blue Star	2,52±0,389	0,147±0,0340	0,00285±0,000281	0,00129±0,000286
British Columbia Blue	2,44±0,101	0,155±0,00818	0,00574±0,000201	0,00461±0,000490
CIP-7002/34	5,17±0,220	0,270±0,0207	0,0117±0,00228	0,00523±0,000406
Entzia	3,53±0,129	0,215±0,0310	0,00553±0,000612	0,00226±0,000510
Fenton	3,47±0,377	0,158±0,0263	0,00558±0,000326	0,00325±0,000750
Highland Burgundy Red	3,89±1,24	0,149±0,0136	0,00771±0,00163	0,00437±0,000235
Jesús	3,99±0,194	0,179±0,0164	0,00614±0,000578	0,00271±0,000367
Kasta	4,42±1,06	0,210±0,0102	0,00454±0,000473	0,00208±0,000105
Morada	4,04±0,635	0,189±0,0141	0,00576±0,00127	0,00417±0,000724
NK-08/349	5,17±0,925	0,280±0,0122	0,00904±0,00192	0,00355±0,000926
NK-08/360	3,10±0,621	0,277±0,0262	0,00926±0,00120	0,00385±0,000677
NK-08/362	3,42±0,178	0,248±0,0307	0,00632±0,00166	0,00356±0,000461
Purple Peruvian	2,77±0,492	0,143±0,0256	0,00523±0,00127	0,00345±0,000219
Roja Ojosa	4,50±0,427	0,243±0,0379	0,00877±0,00236	0,00513±0,000964
Rosa Roter	4,56±1,11	0,268±0,0696	0,00515±0,000305	0,00275±0,000858
Rouge de Flandes	4,36±1,07	0,177±0,0557	0,00469±0,000422	0,00221±0,000430
Valfi	2,76±0,118	0,169±0,0138	0,00649±0,00127	0,00500±0,000286
Violet Queen	3,07±0,211	0,129±0,0175	0,00498±0,00100	0,00319±0,000171
Vitelotte Noir	2,73±0,612	0,110±0,0383	0,00777±0,00183	0,00317±0,000604
Media	3,61	0,198	0,00657	0,00354
LSD (0,05)	1,07	0,0517	0,00195	0,000941

LSD: mínima diferencia significativa ($p \leq 0,05$).

Los coeficientes de correlación de Pearson (r_p) reflejaron correlaciones significativas entre los minerales Mg-K (0,539; $p \leq 0,01$), Mg-Fe (0,448; $p \leq 0,01$), K-Fe (0,341; $p \leq 0,01$) y Fe-Zn (0,568; $p \leq 0,01$). Estos resultados se muestran en la Figura 2.14.

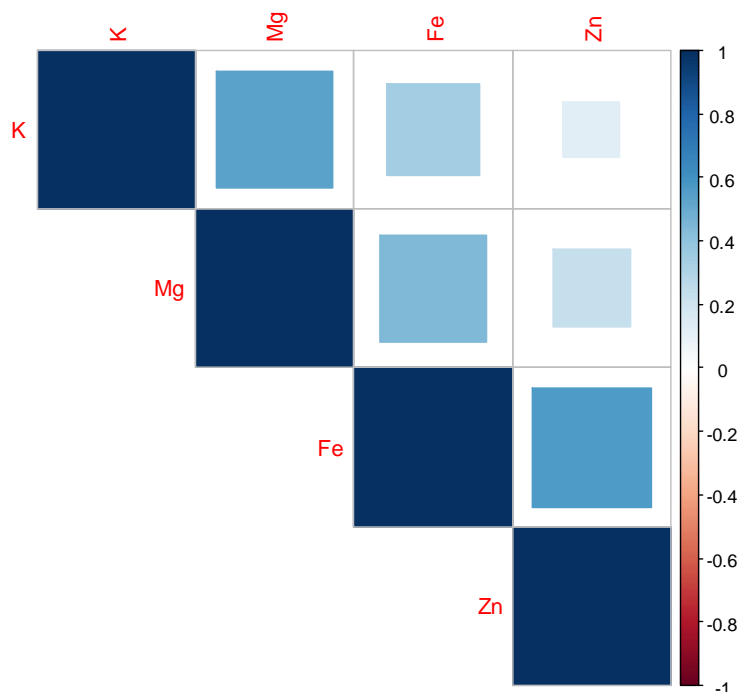


Figura 2.14. Coeficientes de correlación de Pearson entre los minerales cuantificados en la colección.

Los genotipos caracterizados mostraron diferencias significativas en términos de y vitamina C (VC), antocianinas monoméricas totales (AMT), compuestos fenólicos solubles totales (FST) y carotenoides totales (CT) ($p \leq 0,01$) (Tabla 2.17). Los valores obtenidos para el carácter VC variaron entre 0,0366 y 0,107 g VC kg⁻¹ PF. En este sentido, los cultivares ‘Blue Congo’ (0,107 g VC kg⁻¹ PF), ‘Morada’ (0,107 g VC kg⁻¹ PF) y ‘Kasta’ (0,0972 g VC kg⁻¹ PF) destacaron por su elevado contenido, mientras que ‘Rosa Roter’ (0,0366 g VC kg⁻¹ PF), ‘NK-08/349’ (0,0501 g VC kg⁻¹ PF) y ‘Highland Burgundy Red’ mostraron contenidos inferiores (0,0573 g VC kg⁻¹ PF). La concentración de AMT, con un rango de 0,000100-1,33 g CGE kg⁻¹ PF, fue más elevada en los cultivares ‘Violet Queen’ (1,33 g CGE kg⁻¹ PF), ‘Vitelotte Noir’ (0,436 g CGE kg⁻¹ PF) y ‘Purple Peruvian’ (0,408 g CGE kg⁻¹ PF). Las concentraciones más bajas se cuantificaron en la línea de mejora ‘NK-08/360’ (0,000100 g CGE kg⁻¹ PF), junto con los cultivares ‘CIP-7002/34’ (0,00513 g CGE kg⁻¹ PF) y ‘Roja Ojosa’ (0,00815 g CGE kg⁻¹ PF).

En el caso del carácter FST, las concentraciones se situaron entre 0,140 y 2,78 g GAE kg⁻¹ PF, alcanzando cifras más elevadas en los cultivares 'Violet Queen' (2,78 g GAE kg⁻¹ PF), 'Purple Peruvian' (2,15 g GAE kg⁻¹ PF) y 'Highland Burgundy Red' (2,14 g GAE kg⁻¹ PF). Las concentraciones más reducidas se obtuvieron en los genotipos 'NK-08/360' (0,140 g GAE kg⁻¹ PF), 'CIP-7002/34' (0,337 g GAE kg⁻¹ PF) y 'NK-08/349' (0,376 g GAE kg⁻¹ PF). Asimismo, se obtuvo una variabilidad importante en la concentración de CT (0,00915-0,0590 g LE kg⁻¹ PF). Las concentraciones de este carácter fueron más elevadas en los cultivares 'CIP-7002/34' (0,0588 g LE kg⁻¹ PF), 'Morada' (0,0590 g LE kg⁻¹ PF) y 'Roja Ojosa' (0,0406 g LE kg⁻¹ PF). Los cultivares 'Bleu de La Manche' (0,00915 g LE kg⁻¹ PF), 'Fenton' (0,00915 g LE kg⁻¹ PF) y 'Blue Congo' (0,00962 g LE kg⁻¹ PF) mostraron los contenidos de CT más reducidos.

CAPÍTULO 2. Resultados

Tabla 2.17. Concentración media y desviación estándar de vitamina C, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en la colección (n = 3).

Cultivar/Clon avanzado	VC (g VC kg ⁻¹ PF)	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)	CT (g LE kg ⁻¹ PF)
Bleu de La Manche	0,0831±0,00945	0,230±0,0264	0,915±0,0159	0,00915±0,00135
Blue Congo	0,107±0,0204	0,178±0,0239	1,18±0,0476	0,00962±0,00125
Blue Star	0,0907±0,00361	0,129±0,0143	1,08±0,118	0,0193±0,000700
British Columbia Blue	0,0577±0,00971	0,228±0,0316	1,12±0,0833	0,0161±0,00200
CIP-7002/34	0,0755±0,0115	0,00513±0,000821	0,337±0,0776	0,0588±0,00405
Entzia	0,0912±0,0219	0,0354±0,0100	0,400±0,0122	0,0292±0,00283
Fenton	0,0847±0,0135	0,172±0,0126	1,00±0,0913	0,00915±0,00220
Highland Burgundy Red	0,0573±0,00957	0,350±0,0103	2,14±0,0488	0,0360±0,00360
Jesús	0,0663±0,00833	0,0390±0,00466	0,662±0,0817	0,0201±0,00330
Kasta	0,0972±0,00957	0,0176±0,00568	1,27±0,0530	0,0246±0,00335
Morada	0,107±0,00612	0,0686±0,0178	0,832±0,189	0,0590±0,00425
NK-08/349	0,0501±0,0144	0,0545±0,0163	0,376±0,0275	0,0236±0,00283
NK-08/360	0,0704±0,0120	0,00100±0,0000100	0,140±0,0208	0,0194±0,00152
NK-08/362	0,0869±0,0182	0,158±0,00465	0,485±0,0252	0,0326±0,00160
Purple Peruvian	0,0926±0,00973	0,408±0,0168	2,15±0,102	0,0188±0,00113
Roja Ojosa	0,0577±0,00102	0,00815±0,00185	0,667±0,101	0,0406±0,00122
Rosa Roter	0,0366±0,0149	0,0341±0,00583	1,09±0,111	0,0341±0,00525
Rouge de Flandes	0,0677±0,00109	0,270±0,0355	1,81±0,0239	0,0349±0,00155
Valfi	0,0589±0,0179	0,124±0,0133	0,520±0,0162	0,0203±0,00223
Violet Queen	0,0671±0,0110	1,34±0,0597	2,78±0,0516	0,0351±0,00117
Vitelotte Noir	0,0931±0,0182	0,436±0,0592	1,64±0,0901	0,0282±0,00484
Media	0,0751	0,204	1,07	0,0299
LSD (0,05)	0,0181	0,0401	0,130	0,00386

LSD: mínima diferencia significativa ($p \leq 0,05$).

Los análisis estadísticos revelaron diferencias significativas entre genotipos en la capacidad antioxidante hidrofílica (CAH) ($p \leq 0,01$) (Figura 2.15). El valor más elevado de este carácter fue medido en el cultivar 'Violet Queen' ($CAH_{ABTS} = 0,00928 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$; $CAH_{DPPH} = 0,00933 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), seguido por 'Purple Peruvian' ($CAH_{ABTS} = 0,00787 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$; $CAH_{DPPH} = 0,00730 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$) y 'Vitelotte Noir' ($CAH_{ABTS} = 0,00719 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$; $CAH_{DPPH} = 0,00676 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$). Por el contrario, los clones avanzados 'NK-08/360' ($CAH_{ABTS} = 0,00141 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$; $CAH_{DPPH} = 0,00268 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$) y 'NK-08/349' ($CAH_{ABTS} = 0,00298 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$; $CAH_{DPPH} = 0,00356 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), así como el cultivar 'Entzia' ($CAH_{ABTS} = 0,00202 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$; $CAH_{DPPH} = 0,00377 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ P}$) presentaron contenidos de CAH menores.

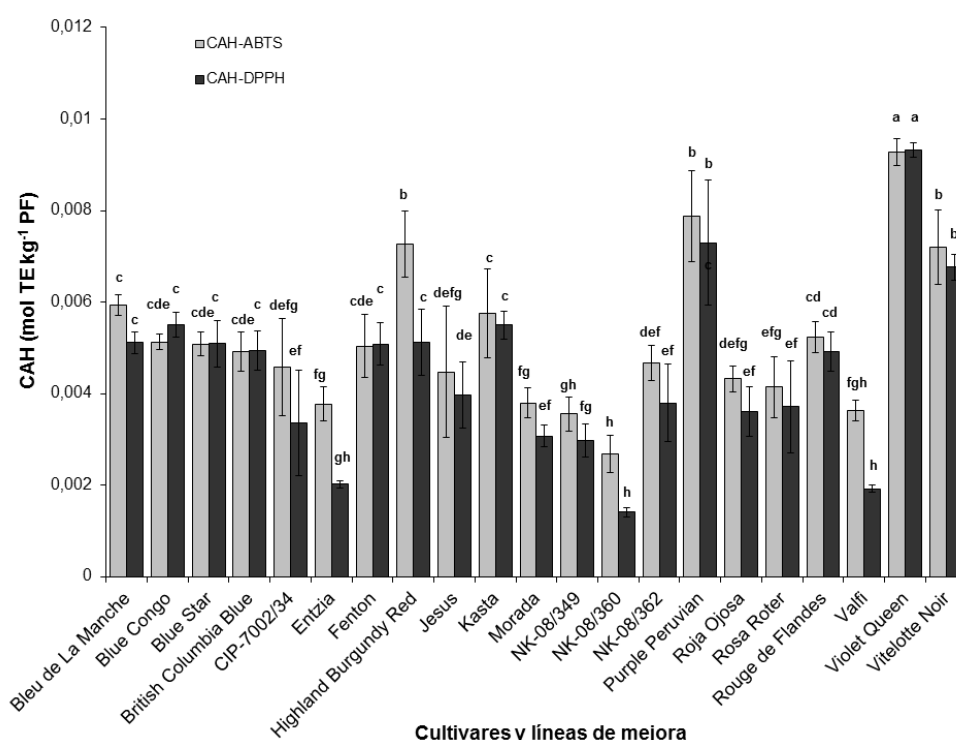


Figura 2.15. Capacidad antioxidante hidrofílica (CAH) medida mediante los métodos ABTS y DPPH expresada como mol equivalentes de trolox por kg de peso fresco ($\text{mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$). Concentración media y desviación estándar (SD) ($n = 3$) en columnas etiquetadas con la misma letra no son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$ ($LSD_{CAH-ABTS} = 0,00107$ y $LSD_{CAH-DPPH} = 0,000980$).

Los coeficientes de correlación de Pearson (r_p) reflejaron correlaciones significativas entre CAH_{ABTS} - CAH_{DPPH} ($0,887$; $p \leq 0,01$), FST - CAH_{ABTS} ($0,862$; $p \leq 0,01$), FST - CAH_{DPPH} ($0,850$; $p \leq 0,01$), AMT - FST ($0,799$; $p \leq 0,01$), AMT - CAH_{ABTS} ($0,782$; $p \leq 0,01$), AMT - CAH_{DPPH} ($0,772$; $p \leq 0,01$), VC - CAH_{DPPH} ($0,282$; $p \leq 0,05$) y C - CAH_{DPPH} ($-0,261$; $p \leq 0,05$) (Figura 2.16).

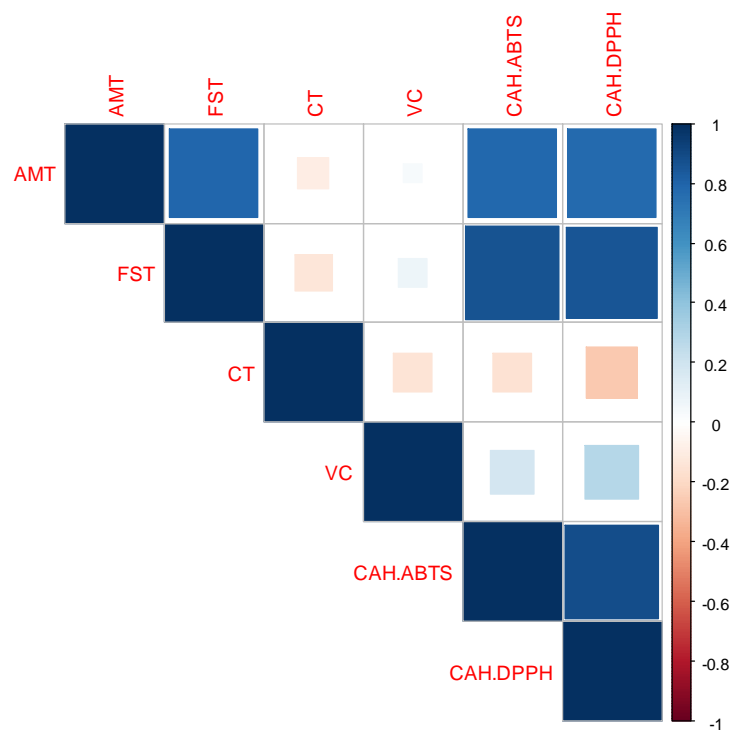


Figura 2.16. Coeficientes de correlación de Pearson entre los caracteres cuantificados en la colección.

2.5. DISCUSIÓN

2.5.1. Caracterización morfológica y molecular

La clasificación taxonómica de la patata es compleja debido a diversos factores tales como la compatibilidad sexual entre especies, que favorece las hibridaciones, la existencia de auto y alopoliploidías, reproducción sexual o asexual y plasticidad fenotípica, que tienen como consecuencia una gran similitud a nivel morfológico que dificulta su caracterización (Spooner *et al.*, 1993; 2009). La caracterización morfológica constituye la primera fase de la clasificación de recursos fitogenéticos (Smith y Smith, 1989). Según Contreras (2008), esta primera aproximación a la caracterización de recursos genéticos ha permitido catalogar más de 2000 cultivares nativos en diferentes Colecciones y Bancos de Germoplasma. La colección de 21 entradas de patata de carne pigmentada mostró una gran variabilidad en términos de caracteres morfológicos (Figura 2.8 y Tabla 2.10). Los cultivares de origen andino 'CIP-7002/34', 'Purple Peruvian', 'Roja Ojosa' y 'Rosa Roter' presentaron muchas de las características propias de *S. tuberosum* subsp. *andigena*, incluyendo hojas y folíolos de menor tamaño, tallos numerosos y gran profundidad de ojos. Su adaptación a fotoperiodos cortos se traduce en una tuberización tardía y una abundante emisión de estolones en condiciones de día largo. Otros cultivares y clones avanzados como 'Vitelotte Noir', 'NK-08/349', 'NK-08/360' y 'NK-08/362' presentaron características intermedias.

Tanto el PCA como el análisis de grupos mostraron las diferencias y similitudes entre los distintos grupos, reflejando la existencia de una amplia diversidad morfológica. El análisis de los datos procedentes de 11 marcadores SSR reflejó las relaciones a nivel genético existentes en la colección. El patrón de agrupamiento observado a partir de descriptores morfológicos fue consistente con la relación genética establecida a partir de marcadores SSR. La mayoría de las entradas asimiladas a cultivares de Norteamérica y el norte y centro de Europa, como 'Blue de La Manche', 'British Columbia Blue', 'Blue Congo', 'Valfi' y 'Fenton' fueron agrupadas conjuntamente utilizando ambas aproximaciones (Figuras 2.8 y 2.9). Tanto las entradas correspondientes a los cultivares de carne roja 'Highland Burgundy Red' y 'Rouge de Flandes', como las asociadas a cultivares productores de tubérculos alargados, con ojos profundos y carne intensamente morada, fueron clasificadas conjuntamente en ambas caracterizaciones. La elección de marcadores SSR para el genotipado de patata deriva de la simplicidad de su uso y su buena reproducibilidad. De acuerdo con Milbourne *et al.* (1997) y Ghislain *et al.* (2004), los marcadores SSR pueden ser considerados herramientas adecuadas para el análisis de distancias genéticas entre genotipos de patata.

No obstante, la diferencia entre los marcadores aplicados en diferentes estudios puede dificultar la comparación de resultados. De acuerdo con Barandalla *et al.* (2006), los valores de NAL, PIC y NPAT indican la potencia discriminatoria de marcadores SSR individuales en un estudio concreto. En este sentido, Ruiz de Galarreta *et al.* (2011) encontraron un total de 76 alelos en una colección de 105 cultivares de patata españoles. En una colección mucho más reducida de 22 cultivares de Canarias, Ruiz de Galarreta *et al.* (2007) identificaron 62 alelos mediante un grupo de 19 marcadores SSR, frente a los 61 detectados en el presente estudio. El valor medio de PIC obtenido por estos autores es de 0,589 y 0,518 respectivamente, muy por debajo de la media obtenida en la presente caracterización (0,661). Considerando el reducido número de entradas, la variabilidad genética observada es grande. Los marcadores SSR más informativos fueron SSR1, STM2005, STM5136 y STM5148. Al contrario de lo esperado, no se identificó ninguna redundancia en las entradas estudiadas a partir de los datos de marcadores SSR. Este hecho se interpretó como la no existencia de genotipos duplicados en la colección, ya que habitualmente los SSRs no son aptos para distinguir genotipos diferenciados pero genéticamente muy próximos (Zhuk *et al.*, 2008; Novaková *et al.*, 2010).

Las correlaciones obtenidas entre los valores cofenéticos resultantes de los dendrogramas y los coeficientes de correlación originales fueron elevados de acuerdo con el método de Sokal y Rohlf (1962). Los hallazgos obtenidos en base a datos morfológicos y moleculares mostraron que las entradas de los grupos I (Figura 2.8) y I-V (Figura 2.9), II (Figuras 2.8 y 2.9), III (Figuras 2.8 y Figura 2.9) y IV (Figuras 2.8 y 2.9) están relacionadas tanto a nivel morfológico como a nivel genético. A pesar de que la mayoría de las entradas españolas no fueron agrupadas de la misma forma, la mayoría de ellas formaron grupos separados en ambos análisis de grupos. La escasa variabilidad genética y fenotípica hallada dentro de distintos grupos de entradas podría ser atribuida a un *pedigree* estrechamente relacionado (Larkin y Scowcroft, 1981). Los caracteres morfológicos con una mayor importancia en esta agrupación fueron pubescencia de la base y extremo del brote (5 y 9), color verde de las hojas (18) y coloración antociánica en la parte superior de la nervadura de las hojas (19). El presente estudio nos permitió distinguir al menos tres grupos de entradas de carne pigmentada, con perfiles genéticos y caracteres morfológicos diferenciados asumiendo un valor de corte para las proporciones *bootstrap* de $\geq 70\%$ (Hillis y Bull, 1993). El primer grupo comprendería los genotipos adscritos a cultivares de ciclo intermedio de carne parcialmente morada (Figuras 2.8 y 2.9). El segundo grupo incluiría las entradas vinculadas a cultivares de maduración tardía, escasa producción, tubérculos alargados, de ojos profundos e intensa coloración morada. El tercer conjunto agruparía las entradas de los cultivares de carne roja, los cuales son muy diferentes de otros grupos desde un punto de vista morfológico debido a sus hojas pequeñas, tallos con pigmentación antociánica roja y flores pequeñas de color blanco.

Por último, el cuarto grupo quedaría constituido por los cultivares antiguos españoles de maduración extremadamente tardía, tubérculos de piel rosada y carne mayoritariamente blanca 'Jesús' y 'Kasta'. La mayoría de las entradas de cultivares y clones avanzados mostraron una estrecha relación tanto desde una aproximación genética como morfológica. Se requieren estudios más detallados para examinar la diversidad genética a niveles taxonómicos inferiores. A pesar de la complejidad de la herencia tetrasómica, los cultivares tetraploides con carne intensamente pigmentada deben ser considerados para la mejora de patata, ya que están bien adaptadas a las condiciones de fotoperiodo, muestran elevados niveles de compuestos bioactivos y no presentan algunas características no deseadas que se encuentran en las especies silvestres y en múltiples cultivares nativos de patata (Visser *et al.*, 2009; Lindhout *et al.*, 2011). Sin embargo, la falta de información sobre la mayoría de estos cultivares, que por lo general se cultivan como productos exóticos con propósito comercial, unida a la escasez del material dificulta su inclusión en programas de mejora genética. La caracterización de un pequeño conjunto de 21 entradas de patata correspondientes tanto a cultivares locales y antiguos como a líneas de mejora con elevada pigmentación por medio de descriptores morfológicos y marcadores SSR ha sido útil para apoyar el proceso de selección de parentales. El estudio de la variabilidad genética y morfológica de la colección arrojó algunos resultados interesantes desde el punto de vista de las relaciones entre distintos genotipos (o grupos de genotipos) y enfoques de la caracterización.

2.5.2. Evaluación agronómica

Los resultados obtenidos en lo referente a la evaluación agronómica mostraron que los cultivares estudiados son significativamente menos productivos que los testigos comerciales en términos de producción total, producción por planta y peso medio del tubérculo. No obstante, algunos cultivares y clones avanzados como 'Bleu de La Manche', 'NK-08/349', 'NK-08/360' y 'NK-08/362' presentaron valores aceptables de estos caracteres agronómicos. Un número de tubérculos total y por planta significativamente más alto que los testigos fue obtenido a partir de los cultivares 'Purple Peruvian' y 'Rouge de Flandes'.

Sin embargo, la mayoría de los tubérculos producidos por estos cultivares fueron de pequeño tamaño. En general, todos los cultivares y clones avanzados de la colección se caracterizaron por presentar producciones relativamente bajas y ciclos largos. Habitualmente se considera que un ciclo vegetativo largo reduce el rendimiento de las plantas al retrasar la tuberización, dilatándola en el tiempo e incrementando su exposición a condiciones meteorológicas desfavorables y a agentes patógenos. De los datos mostrados se desprende que los cultivares nativos 'CIP-7002/34', 'Roja Ojosa' y 'Rosa Roter' fueron menos productivos y produjeron tubérculos de menor tamaño que el resto.

Estos resultados confirman que la adaptación de este tipo de material andino a condiciones de fotoperiodo corto (en torno a 12 horas de luz) dificulta su traslado a condiciones de día largo (superior a 14 horas). En estos cultivares, la mayor duración de las noches induce a la tuberización precoz (Ewing y Struik, 1992). No obstante, existen diferencias a nivel de genotipo que determinan la relación entre el fotoperiodo y tuberización (Ellisseche, 1999).

2.5.3. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica

Se identificaron algunos cultivares y líneas de mejora con buena calidad organoléptica y aptos para procesado industrial, considerando el color de *chips* como un carácter fundamental en la definición de la calidad de fritura tipo *chips* (Work *et al.*, 1981). La concentración de materia seca y almidón es uno de los factores decisivos en la calidad de la patata. La síntesis, transporte y acumulación de sólidos solubles constituye un carácter cuantitativo, controlado por factores genéticos y modulado por el ambiente (Bryan, 2011). Además de las condiciones de cultivo, la temperatura de almacenamiento influye en su contenido, existiendo una tendencia al aumento de la concentración de MS a mayores temperaturas de conservación (Singh *et al.*, 2008).

Las concentraciones de materia seca obtenidas en la colección se encuentran en un rango coincidente con el 13-37% expuesto por Liu *et al.* (2009). La mayoría de los cultivares comerciales contienen aproximadamente entre el 18 y el 26% de materia seca (Burton, 1989). En este sentido, Jansen *et al.* (2001) y Jansen y Flamme (2006) observaron concentraciones de MS un 3,8% inferiores en cultivares coloreados. Los cultivares destinados a cocción deben tener un contenido moderado de MS (17-20%) para evitar la desintegración de los tubérculos durante la cocción. Por otro lado, los cultivares destinados a fritura requieren un elevado contenido de MS (20-24%) con el fin de reducir la absorción de aceite (Rousselle-Bougeois y Rouselle, 1998).

Sin embargo, algunos cultivares y clones avanzados de la colección mostraron concentraciones de MS elevadas. La mayoría de estos genotipos pertenecían a la especie *S. tuberosum* subsp. *andigena* (cv. 'CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa'), o bien procedían de cruzamientos *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* x *S. tuberosum* subsp. *andigena* (clones 'NK-08/349', 'NK-08/360' y 'NK-08/362'). De Haan (2009) estimó algunos valores de MS extremadamente elevados en cultivares nativos, llegando incluso a superar el 38%. En la misma línea, Bonierbale *et al.* (2004) y López-Pardo (2013) obtuvieron mayores contenidos de materia seca en cultivares nativos que en cultivares tradicionales de la especie *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*.

Otros autores como Ortiz *et al.* (1997) y Buso *et al.* (2000) afirman que los genotipos derivados de hibridaciones entre cultivares diploides y tetraploides tienden a contener elevadas concentraciones de materia seca y almidón. La concentración de almidón (AL) osciló entre el 60 y el 70%, con una media de aproximadamente 65%, equiparable al 65-75% referido por Burton (1989) y una alta correlación con el contenido de MS. Se detectaron elevadas concentraciones tanto de MS (> 22%) como de AL (> 15%) en los cultivares españoles 'Jesús', 'Kasta', 'Morada', así como en las líneas 'NK-08/349', 'NK-08/360' y 'NK-08/362'. En el caso de los azúcares reductores, en torno a un 62% de la colección mostró concentraciones de AR inferiores al 0,5% y en un 30% de los genotipos se obtuvieron concentraciones de AR inferiores al 0,25%.

A pesar de que los valores fueron en general superiores a los reportados en cultivares comerciales, ninguno superó el límite de 0,50% en base a peso fresco propuesto por Gottschalk y Ezekiel (2006) para tubérculos destinados a transformación. Estos azúcares se originan por la hidrólisis de la sacarosa en glucosa y fructosa asociada a la actividad de la enzima invertasa, la cual se ve favorecida si los tubérculos se almacenan a baja temperatura (Presey, 1969). Una concentración de AR por debajo del 0,20% se considera óptima para el consumo, siendo preferibles contenidos en torno 0,15% preferibles para la industria del frito (Martínez, 1991). Aunque en ocasiones puede superar el 10% en base fresca, se considera que un nivel de azúcares libres por encima del 5% invalida los tubérculos para el consumo humano (Liu *et al.*, 2009). La proteína de la patata presenta un elevado valor nutricional, ya que contiene altos niveles de aminoácidos esenciales, tales como lisina, metionina, treonina y triptófano (OCDE, 2002). La utilización del método Kjeldahl para la determinación de proteína en patata ha sido abordada por distintos autores (Desborough, 1975; Synder y Desborough, 1978). Los valores de PB obtenidos en la colección fueron comparables con los reportados por López-Pardo (2013), aunque a diferencia de los datos obtenidos en dicho estudio, en este caso las concentraciones más elevadas se obtuvieron en dos cultivares del grupo *andigena* ('CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa'). De acuerdo con la USDA (2007), la patata posee en torno a un 1,87% de proteína en base fresca. Las concentraciones de proteína bruta (PB) obtenidas fueron muy elevadas, superando el 2% en aproximadamente un 57% de la colección.

2.5.4. Evaluación de resistencias

El principal objetivo de la mejora es la selección de genotipos que acumulen caracteres deseables desde un punto de vista agronómico y cualitativo (Jansky, 2009). Para realizar dicha selección, es necesario analizar todos los genotipos obtenidos, lo cual supone una tarea lenta y laboriosa.

La utilización de marcadores moleculares ligados a genes que controlan los caracteres de interés permite mejorar la precisión de la selección y acelerar el proceso de evaluación de las progenies, reduciendo costes y evitando la influencia del ambiente, que puede llegar a enmascarar algunas de las características de los genotipos evaluados (Barone, 2004; Bertrand *et al.*, 2008). En el caso concreto de la evaluación de la resistencia a patógenos, el uso de marcadores de ADN constituye una alternativa los métodos convencionales de evaluación fenotípica a través de bioensayos de inoculación mecánica en condiciones controladas (Collard *et al.*, 2005; Jena y Mackill, 2008). El desarrollo de marcadores y protocolos que permitan la realización de reacciones multiplex de PCR y métodos de diagnóstico de tipo DArT permitiría evaluar conjuntamente distintos marcadores y alelos, optimizando el proceso de la selección asistida por marcadores (MAS) (Witek *et al.*, 2006; Jing *et al.*, 2009). La aplicación de marcadores moleculares en patata para asistir el proceso de selección ha sido implementada y se han validado numerosos marcadores asociados a numerosos caracteres, desde aspectos relacionados con la calidad de los tubérculos (Li *et al.*, 2013) hasta la resistencia a patógenos como *P. infestans* (Colton *et al.*, 2006; Sliwka *et al.*, 2010). Asimismo, la SAM también ha sido utilizada para la selección de genotipos resistentes a virus (Vales *et al.*, 2010; Tiwari *et al.*, 2012). De acuerdo con lo expuesto por Kasai *et al.* (2000), el marcador RysC3 cosegrega con el gen Ry_{adg} y supone una herramienta de diagnóstico muy útil para detectar la extrema resistencia a PVY. Esta afirmación ha sido corroborada por Witek *et al.* (2006); Sagredo *et al.* (2009) y Fulladolsa *et al.* (2015).

Del mismo modo, Valkonen *et al.* (2007) no encontraron amplificación del marcador GP122₅₆₄ asociado al gen Ry_{sto} en ningún genotipo susceptible a PVY. Dado que López-Pardo (2013) también obtuvo una alta correlación entre la presencia de amplificación y la resistencia al virus en ambos marcadores, las discordancias halladas por Ottoman *et al.* (2009) entre los resultados del marcador RysC3 y los procedentes de bioensayos probablemente se deban a fallos de inoculación, errores en el diagnóstico ELISA, en el desarrollo de la PCR, recombinaciones en el marcador o aspectos relacionados con la ejecución del bioensayo. En la colección evaluada en el presente capítulo, se detectaron un total de cuatro genotipos positivos para el marcador RysC3 (cvs. 'Entzia', 'Jesús', 'Kasta', 'Morada' y clones 'NK-08/349' y 'NK-08/362') y uno más para el marcador GP122₅₆₄ (cv. 'Roja Ojosa'). Los nematodos de quiste (PCN) comprenden dos especies (*G. rostochiensis* y *G. pallida*) y un total de ocho patotipos (Ro1-Ro5 en *G. rostochiensis* y Pa1-Pa3 en *G. pallida*). Las plantas infectadas muestran crecimiento retardado y producción reducida en comparación con las plantas sanas, llegando a reducir su producción entre un 20 y un 70%, con una media superior al 30% (Oerke *et al.*, 1994). El control de este patógeno de cuarentena puede realizarse a través de rotaciones de cultivo, desinfección del suelo y utilización de cultivares resistentes (Asano *et al.*, 2012).

En la colección evaluada se detectaron un total de seis cultivares y clones avanzados positivos para el marcador TG689 asociado a la resistencia de *G. rostochiensis* (Ro 1/4) (cvs. 'Blue Star' y 'Entzia', 'Jesús', 'Kasta', 'Morada' y el clon 'NK-08/349') y ninguno en el caso del marcador HC-QRL, relacionado con la resistencia a *G. pallida*. Milczarek *et al.* (2011) afirmaron que este marcador es una herramienta útil para identificar clones resistentes en determinadas progenies. No obstante y a tenor de los resultados obtenidos por Galek *et al.* (2011) y López-Pardo (2013), la selección en este caso debe incluir también un criterio fenotípico. La falta de correlación entre marcadores moleculares y presencia o ausencia de resistencia puede deberse a la variación natural a la que están sometidos estos genes o a variaciones alélicas que limitan su efecto (Finkers-Tomczak *et al.*, 2001).

En este sentido, la evaluación de la colección por medio de bioensayos en invernadero arrojó unos resultados de ocho entradas parcial o completamente resistentes a *G. rostochiensis* (cvs. 'Blue Star' y 'Entzia', 'Jesús', 'Kasta', 'Morada', 'Vitelotte Noir', y los clones 'NK-08/349' y 'NK-08/362') y una a *G. pallida* (cvs. 'Jesús', 'Kasta', 'Morada' y 'Entzia'). La correlación obtenida por medio de ambas aproximaciones fue de en torno al 90% en el caso de *G. rostochiensis* ($p \leq 0,01$) nula en el caso de *G. pallida*, no habiéndose detectado amplificación en los cuatro únicos genotipos que mostraron resistencia parcial. El hecho de que todos estos cultivares procedan de cruzamientos entre *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* y *S. tuberosum* subsp. *andigena* y algunos investigadores como Howard *et al.* (1970) y Fuller y Howard (1974) hayan identificado fuentes de resistencia a *G. pallida* en *S. tuberosum* subsp. *andigena* sugiere que esta puede estar asociada a las resistencias parciales detectadas en la colección.

2.5.5. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

2.5.5.1. Minerales

La dieta humana debe incluir al menos 22 elementos minerales para un adecuado desarrollo de las funciones y procesos vitales (White y Broadley, 2005). El aporte de minerales a la dieta humana por parte de la patata es significativo, particularmente en el caso de K, Fe, Mg y Zn, tanto por su contribución absoluta como por la frecuencia y cantidad de producto consumido. Entre los numerosos factores que afectan a la composición mineral de la patata destacan la localidad de cultivo, la fase de desarrollo, el tipo y el pH del suelo, la materia orgánica, la fertilización y el manejo del cultivo (Navarre *et al.*, 2016). Sin embargo, las diferencias entre genotipos también son significativas (Randhawa *et al.*, 1984; True *et al.*, 1979a). En consonancia con esta afirmación, la concentración de minerales obtenida en la colección mostró una importante variabilidad.

Del mismo modo que en el caso de autores precedentes (Navarre *et al.*, 2016), el mineral más abundante de los cuantificados en este trabajo fue el K. Estos datos concuerdan con la bibliografía consultada, ya que las concentraciones reportadas por diversos autores establecen un rango de 3,55 a 8,2 g kg⁻¹ PF de K (Sánchez-Castillo, 1998; Casañas *et al.*, 2002; Rivero *et al.*, 2003). Rastovski y van Es (1987), Woolfe (1987) y Brown *et al.* (2013) reportaron concentraciones de 1-3% en base seca.

Considerando una concentración media de materia seca próxima al 20%, la cifra en base fresca se situaría entre 1 y 6 g kg⁻¹ PF. Un aporte elevado de K en la dieta parece reducir el riesgo de sufrir hipocalcemia, osteoporosis, hipertensión, accidentes cardiovasculares, patologías del riñón y asma (Larsson *et al.*, 2008; Swain *et al.*, 2008). En cuanto al Mg, los niveles medidos en la colección oscilaron desde 0,0910 (cv. 'Purple Peruvian') hasta 0,277 g kg⁻¹ PF (clon 'NK-08/349'). Estos valores son comparables a los observados por Casañas *et al.* (2002) y Rivero *et al.* (2003), que oscilaron entre 0,142 y 0,359 g kg⁻¹ PF. Asumiendo el mismo factor de conversión de base seca a base fresca, los niveles de Mg obtenidos por Rastovski y van Es (1987) y Brown *et al.* (2012) oscilarían aproximadamente entre 0,14 y 1,3 g kg⁻¹ PF.

Con la finalidad de establecer una comparación y a pesar de haber sido expresadas en base fresca, las concentraciones de Fe obtenidas en este experimento alcanzaron valores superiores a los reportados por Burgos *et al.* (2007) en un grupo de 37 cultivares nativos (0,009-0,037 g kg⁻¹ PF). Asimismo, la mayoría de los valores determinados en este estudio se encuentran en el intervalo de los publicados por Andre *et al.* (2007a) en una colección de 74 cultivares nativos andinos, aunque los valores más elevados observados por dichos autores triplica el valor más alto obtenido en el presente trabajo. En el caso del Zn, el rango de concentraciones de la colección concuerda con el obtenido por Andre *et al.* (2007a) y Burgos *et al.* (2007) y Dugo *et al.* (2004) en una serie de cultivares nativos, situado entre 0,0050 y 0,046 g kg⁻¹ PF. Asumiendo un contenido de materia seca del 20%, los valores de Fe (0,0034-0,0124 g kg⁻¹ PF) y Zn (0,0024-0,0036 g kg⁻¹ PF) obtenidos en esta evaluación son similares a los expuestos por Brown *et al.* (2010, 2011).

2.5.5.2. *Vitamina C*

A pesar de que se observaron diferencias significativas entre cultivares, las concentraciones de vitamina C obtenidas fueron significativamente inferiores a las reportadas por otros autores, tales como Dale *et al.* (2003), Han *et al.* (2004) y Love *et al.* (2004), quienes encontraron valores de vitamina C entre 0,115 y 0,420 g kg⁻¹ PF en distintas colecciones de cultivares y clones avanzados de carne amarilla y blanca procedentes de Europa y América del Norte.

Por otro lado, Jiménez *et al.* (2009) indicaron concentraciones de vitamina C moderadas comparables a las obtenidas en la colección de 21 accesiones en un grupo de siete cultivares andinos (0,0754-0,286 g kg⁻¹ PF). En la misma línea, Lachman *et al.* (2003) obtuvo valores de concentración de ácido ascórbico situados entre 0,0661 y 0,265 g kg⁻¹ PF en una muestra de tres cultivares comerciales cultivados en distintas condiciones ambientales. De acuerdo con lo dispuesto por la EFSA (2013), una porción comestible de patata (100 g de tubérculos pelados) contiene en torno al 14% de la ingesta diaria recomendada de vitamina C. Aunque en términos generales la biodisponibilidad del Fe es menor que la de otros minerales (Dilworth *et al.*, 2007), resulta especialmente interesante el caso del cultivar 'CIP-7002/34' que mostró una concentración de VC elevada, a la vez que un alto contenido de Fe, lo cual podría favorecer la biodisponibilidad de este último (Cook y Reddy, 2001; Fairweather-Trait, 1983; Reddy *et al.*, 2000). Sin embargo y considerando las elevadas pérdidas asociadas a la degradación de esta vitamina durante el procesado térmico, que ascienden hasta el 25 o 40% del total, estos cultivares y clones avanzados deben ser considerados una fuente relativamente pobre de ácido ascórbico.

Diversos estudios han demostrado que la concentración de vitamina C es altamente dependiente de numerosos factores que pueden alterar rápidamente sus niveles, incluyendo las condiciones de cultivo, los daños y el almacenamiento (Keijbets y Ebbenhorst-Seller, 1990; Tosun y Yücecan, 2008; Skrabule *et al.*, 2013). A pesar de que algunos autores han observado un ligero aumento de la concentración de vitamina C tras un periodo corto de almacenamiento en frío (Tudela *et al.*, 2002), la mayor parte de los trabajos realizados hasta la fecha indican que existe un efecto negativo del almacenamiento sobre la concentración de ácido ascórbico. En este sentido, Oba *et al.* (2010) observaron un fuerte efecto de la temperatura de almacenamiento en el contenido de ácido ascórbico de los tubérculos, que disminuyó entre un 46 y un 57% tras un mes de almacenamiento a 4°C. Dale *et al.* (2003) reportaron una disminución de en torno al 35-55% en 33 cultivares de patata tras cuatro meses de almacenamiento a baja temperatura, lo que concuerda con los hallazgos de Mazza (1983) y Linneman *et al.* (1985). Además del efecto genotípico, el efecto del almacenamiento en frío podría explicar por qué los valores obtenidos en este experimento fueron significativamente menores que los publicados por otros autores.

2.5.5.3. *Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante*

Como señalan numerosos autores, la concentración de antocianinas difiere de forma significativa entre distintos genotipos de carne pigmentada (Brown, 2005; Lachman *et al.*, 2009; Ieri *et al.*, 2009). En consonancia con esta afirmación, los valores de antocianinas monoméricas totales (AMT) observados en la colección de 21 cultivares y clones avanzados presentaron diferencias significativas.

Los resultados de AMT obtenidos fueron similares a la mayoría de los datos publicados en tubérculos de carne total o parcialmente morada o roja. Reyes *et al.* (2005) obtuvieron valores de AMT situados entre 0,210 y 0,550 g CGE kg⁻¹ PF en tubérculos de carne roja y entre 0,110 y 1,75 g CGE kg⁻¹ PF en tubérculos de carne morada. En realidad, 1,75 g CGE kg⁻¹ PF es un valor extremadamente elevado que no ha sido alcanzado en ninguna otra ocasión de acuerdo con la bibliografía consultada. No obstante, es importante destacar que de acuerdo con los estudios de Lewis *et al.* (1998) y Jansen y Flamme (2006), la piel de la patata contiene mayores concentraciones de antocianinas y la caracterización llevada a cabo por Reyes *et al.* (2005) utilizó como material de partida tubérculos sin pelar. Por otra parte, Brown *et al.* (2005a) reportaron valores de AMT situados entre 0,150 y 0,400 g CGE kg⁻¹ PF en 18 clones y cultivares de carne pigmentada. Jansen y Flamme (2006) también midieron valores de TMA desde 0 hasta 0,800 g CGE kg⁻¹ PF en 31 entradas de patata productoras de tubérculos de color variable. Por su parte, Hamouz *et al.* (2011) midieron contenidos de TMA en un rango de 0,0615 a 0,574 g CGE kg⁻¹ PF. Las concentraciones obtenidas por Lachman *et al.* (2009) fueron considerablemente menores, entre 0,0000700 y 0,0743 g CGE kg⁻¹ PF.

Los valores más elevados obtenidos por estos autores son aproximadamente 2,8, 1,5, 2,3 y 18 veces menores que la concentración de AMT del cultivar 'Violet Queen' respectivamente. Concretamente, el valor de AMT de este cultivar es comparable al obtenido de AMT en bayas de diferentes especies del género *Vaccinium*, las cuales son consideradas una de las fuentes naturales de antocianinas más importantes desde un punto de vista cuantitativo, oscilando entre 1,38 y 3,85 g CGE kg⁻¹ PF. Sin embargo, es importante tener en cuenta que el consumo diario de patatas es generalmente mucho mayor que el consumo diario de arándanos (FAO, 2012). Los valores de compuestos fenólicos solubles totales (FST) mostraron una importante variabilidad en la colección de 21 cultivares y clones caracterizada, lo que parece indicar un importante efecto genotípico asociado a la concentración de este grupo de fitoquímicos. Estas diferencias se tradujeron en una variación mayor a un orden de magnitud (20 veces) a lo largo de la colección.

En consonancia con estos resultados, Andre *et al.* (2007a) hallaron una variabilidad próxima a un orden de magnitud (10 veces) en un grupo de 74 cultivares nativos de la región andina. A pesar de que los datos publicados varían en gran medida, aquellos medidos a través de la aplicación del método Folin-Ciocalteu presentan habitualmente un rango de valores más estrecho, entre 0,02000 y 1,00 g GAE kg⁻¹ PF (Lachman *et al.*, 2003, 2009; Hu *et al.*, 2012; Aziz *et al.*, 2013; Murniece *et al.*, 2013), debido a las limitaciones que impone este método en comparación con el principio utilizado en el presente trabajo, vinculadas a la interacción de antioxidantes no fenólicos tales como el ácido ascórbico, glucosa, fructosa, sulfitos, aminoácidos aromáticos y proteínas (Medina, 2011ab).

No obstante, los resultados obtenidos concuerdan con algunos trabajos previos que describieron elevadas concentraciones de FST en tubérculos coloreados. Por ejemplo, Madiwale (2012) cuantificó concentraciones de FST entre 0,250 y 2,87 g GAE kg⁻¹ PF, mientras que Stushnoff *et al.* (2008) observaron valores situados entre 0,900 y 4,00 g GAE kg⁻¹ PF en una colección de clones avanzados del Programa de Mejora Genética de Colorado. Por su parte, Hamouz *et al.* (2010) obtuvieron valores de FST desde 2,90 hasta 11,1 g GAE kg⁻¹ PS. Considerando un contenido de materia seca medio en torno a un 20%, estos resultados se traducirían en un rango de 0,580-2,22 g GAE kg⁻¹ PF. Los valores más elevados obtenidos en la presente evaluación, correspondientes a los cultivares 'Violet Queen' y 'Purple Peruvian', son comparables a algunos publicados en arándanos de la especie *Vaccinium corymbosum* L. (Zheng y Wang, 2002; You *et al.*, 2010).

Los valores de AMT, FST y CAH presentaron correlaciones positivas significativas. Esta correlación entre compuestos fenólicos y capacidad antioxidante ha sido observada por numerosos autores (Andre *et al.* 2007a; Hamouz *et al.*, 2006; Reddivari *et al.*, 2007). Las concentraciones de CAH obtenidas fueron superiores a las que pueden encontrarse habitualmente en genotipos de carne blanca o amarilla (Cevallos-Casals y Cisneros-Zevallos, 2003; Wu *et al.*, 2004), siendo similares a las cuantificadas por Brown *et al.* (2005a) en líneas de mejora pigmentadas (0,00250-0,0142 mol TE kg⁻¹ PF). Teow *et al.* (2007) también publicaron contenidos equiparables en boniato (*Ipomea batatas* (L.) Lam.).

En relación con la concentración de carotenoides, los valores estimados situados entre 0,00910 y 0,0588 g LE kg⁻¹ PF son del orden de los obtenidos por Lachman *et al.* (2003) y Kotíková *et al.* (2007) mediante la misma técnica espectrofotométrica (0,000200-0,0250 g LE kg⁻¹ PF y 0,000580-0,0209 g LE kg⁻¹ PF respectivamente). En comparación con los valores obtenidos por Murniece *et al.* (2013), situadas entre 0 y 0,00354 g LE kg⁻¹ PF, las concentraciones de CT de la colección caracterizada fueron significativamente mayores. El carácter lipofílico de la mayoría de los carotenoides podría explicar la ausencia de correlaciones significativas entre CT y CAH (Rodríguez-Amaya, 2001). Con la excepción del cultivar 'Violet Queen', las mayores concentraciones de CT fueron detectadas en tubérculos con una coloración parcial amarilla visualmente perceptible, siendo este el caso de los cultivares 'CIP-7007/34', 'Roja Ojosa', 'Morada', y 'NK-08/349'. De acuerdo con lo expuesto por Kotíková *et al.* (2007), los tubérculos con pigmentación antocianica intensa poseen generalmente una menor capacidad para sintetizar y acumular carotenoides.

CAPÍTULO 3. ANÁLISIS GENÉTICO DEL CONTENIDO DE MINERALES, COMPUESTOS BIOACTIVOS Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE

- Tierno R y Ruiz de Galarreta JI. 2016. Heritability of target bioactive compounds in purple and red fleshed tetraploid potatoes. *Crop Pasture Sci.* doi: 10.1071/CP16255.

3.1. INTRODUCCIÓN

3.1.1. Estudios de genética cuantitativa en patata

Paralelamente al desarrollo de distintos programas de mejora centrados en la calidad, se han implementado algunos trabajos con el objetivo de cuantificar el componente genético de algunos caracteres relacionados con la resistencia a plagas y enfermedades (Trognitz, 1998) y la concentración de almidón (Öztürk y Yildirim, 2014), azúcares (Grassert *et al.*, 1984; Pereira *et al.*, 1994), minerales (Brown *et al.*, 2013, 2014), glicoalcaloides (Ross *et al.*, 1978; Sanford y Sinden, 1972; Sanford *et al.*, 1995) y compuestos bioactivos (Haynes *et al.*, 1996; 2009b, 2010). Estos dos últimos agrupan un amplio conjunto de caracteres cuantitativos con una gran variabilidad que no han constituido tradicionalmente un objetivo principal en los programas de mejora genética de patata. Sin embargo, la importancia de los minerales para el correcto desempeño de las funciones fisiológicas los convierte en caracteres particularmente interesantes desde el punto de vista del estudio de la genética cuantitativa (Subramanian, 2012). Asimismo, la actividad biológica de fitoquímicos como los compuestos fenólicos y los carotenoides ha sido ligada a una reducción del riesgo de sufrir enfermedades crónicas degenerativas asociadas a la oxidación de LDL en placas de ateroma, oxidación del ADN, cáncer, inflamación oxidación y envejecimiento celular, entre otros procesos (Espín *et al.*, 2007). Durante el último siglo, el conocimiento acerca de la herencia de los caracteres en patata ha sido abordado desde la genética cuantitativa.

3.1.2. Genética de la absorción y acumulación de minerales

La concentración de minerales de los tubérculos varía en función de distintos factores relacionados con el *status* mineral del suelo, la disponibilidad de minerales y el manejo del cultivo (Augustin, 1975; Ereifej *et al.*, 1998; Khoshgoftarmanesh *et al.*, 2010; Rusinovci *et al.*, 2012). El estadio de desarrollo de los tubérculos también afecta a la concentración de estos elementos de acuerdo con los hallazgos de Stephan-Beckmann (1997ab). No obstante, estudios recientes muestran una variabilidad genética significativa para la concentración de minerales en tubérculos de patata (Bamberg *et al.*, 1998; Ekin, 2011; Haynes *et al.*, 2012; Lefevre *et al.*, 2012; Luis *et al.*, 2011; Öztürk *et al.*, 2011). La genética relativa a la fisiología de la absorción, acumulación, distribución y movilización de los minerales ha sido revisada detalladamente por Subramanian (2012). En el caso de los minerales contemplados en el presente trabajo, este autor identificó decenas de QTLs repartidos a lo largo de los 12 cromosomas, lo que refleja la gran cantidad de genes implicados en el control de la concentración de minerales.

El QTL conocido con mayor efecto en la concentración de potasio (K) se localiza en el cromosoma V. Algunos de los genes candidato vinculados a los QTLs con un mayor efecto en la concentración de K incluyen diversos canales iónicos y transportadores de K (*CNGC*, *KORC*, *AKT*, *HAK*, *KUP*, *HKT*, *SKOR*, *KT* y *KCO*), transportadores vacuolares, intercambiadores de cationes (*CHX*, *CCX*, *NHX*, *KEA* y canales tipo *KIR*). Los QTLs identificados con influencia en la concentración de magnesio (Mg) se ubican mayoritariamente en los cromosomas I, III, V y VI, vinculados a genes candidato asociados a proteínas y factores de transcripción como *MRS2* y *MHX*.

Los genes candidato asociados con los QTLs identificados para la acumulación de hierro (Fe) envuelven numerosas familias génicas, incluyendo oxido-reductasa férrica (*FRO*), proteínas relacionadas con transportadores regulados por zinc (*ZRT*)-*IRT* (*ZIP*), proteínas implicadas extrusión de tóxicos (*MATE*), nicotianamina sintasa (*NAS*), transportadores de metales (*YSL* y *NRAMP*), transportadores de hierro vacuolar (*VIT*), transportadores de oligopéptidos (*OPT*) y genes regulados por hierro/ferroportina (*IREG/FPN*), proteínas de transporte de hierro (*ITP*) y proteínas de almacenamiento (ferritina). En el caso del zinc (Zn), los genes candidato incluyen miembros de las familias *ZIP*, facilitadores inducidos por zinc (*ZIF*), facilitadores de la difusión de cationes (*CDF*), *MHX*, *NAS*, *YSL*, *OPT*, *NRAMP* y *VIT*.

3.1.3. Genética de la síntesis y acumulación de compuestos bioactivos

La concentración de compuestos bioactivos de los tubérculos varía en función de numerosos factores ambientales relacionados, tanto con las condiciones de cultivo como con el tratamiento al que sean sometidos tras la cosecha (Evers y Deuber, 2012; Ezekiel *et al.*, 2000, 2013). Sin embargo, el componente genético es el factor más importante en el control de la producción y acumulación de compuestos fenólicos y carotenoides (Toledo y Burlingame, 2006). En el caso de caracteres relacionados con la concentración de fitoquímicos, los primeros trabajos versaron sobre la herencia del color de la piel y la carne (Salaman, 1911; Lunden, 1937; Dodds y Long, 1955). El conocimiento preciso de las rutas metabólicas y la aplicación de la biología molecular unida al desarrollo de mapas genómicos ha contribuido de manera importante al conocimiento acerca del control genético de los caracteres. La concentración de fenoles está influenciada por la actividad de numerosos genes que controlan la expresión de enzimas y factores de transcripción relacionados con las rutas biosintéticas de los compuestos fenólicos. La expresión de genes de las familias *PAL* y *C4H*, del núcleo de la ruta de los fenilpropanoides, *HQT*, *HCT* y *C3H* de la ruta del ácido clorogénico, y *UFGT*, *CHS*, *CHI*, *F3H*, *DFR* y *ANS* de la ruta de los flavonoides se correlaciona con la concentración de compuestos fenólicos en los tubérculos (Andre *et al.*, 2009b; Stushnoff *et al.*, 2010; Payyavula *et al.*, 2012).

En este sentido, se han llevado a cabo algunos experimentos con el fin de determinar el control genético de la producción y acumulación de antocianinas. Se han identificado numerosos genes relacionados con la pigmentación basada en antocianinas, incluyendo los loci *D*, *P*, *E*, *R* y *F* en el modelo genético del grupo *Tuberosum*, y *R/R^{ow}*, *P*, *B*, *I*, *F*, *Y* y *PSC* en el modelo genético de especies cultivadas diploides (Lunden, 1937; Dodds y Long, 1955; Van Eck *et al.*, 1993, 1994). El color morado o rojo de la carne en tubérculos de patata está vinculado al locus *Pf*, estrechamente ligado a *I*, un locus relacionado con la pigmentación de la piel ubicado en el cromosoma X (De Jong, 1987, 1991). El ortólogo de petunia *AN2*, que codifica un regulador de la producción de antocianinas *R2R3MYB* localizado en la misma región del cromosoma X que *Pf* e *I* (De Jong *et al.*, 2004), un gen de la familia *CHI* de la ruta biosintética de las antocianinas ubicado en el cromosoma V y el homólogo de petunia *AN1*, que codifica un factor de transcripción *bHLH* del cromosoma IX han sido propuestos como genes que subyacen a la coloración roja o morada de los tubérculos (Zhang *et al.*, 2009).

Otros genes de la patata identificados como necesarios para la producción de antocianinas, como el locus *R*, que cosegrega con dihidroflavonol 4-reductasa (De Jong *et al.*, 2003) y el locus *P*, que codifica una flavonoide 3',5'-hidroxilasa (Jung *et al.*, 2005). El carácter carne amarilla en tubérculos de patata es el resultado de un alelo dominante de β -caroteno hidroxilasa denominado *bch* por Brown *et al.* (2006) o *Chy2* por Wolters *et al.* (2010). La acumulación de diferentes carotenoides está íntimamente ligada a la expresión de algunos genes que regulan la ruta biosintética de los carotenoides (Römer y Fraser, 2005). Por ejemplo, la expresión de genes de las familias *CHY*, *LCYe* y *ZEP*, que codifican enzimas β -caroteno hidroxilasa, licopeno ϵ -ciclaza y zeaxantina epoxidasa respectivamente, está altamente correlacionada con el contenido total de carotenoides en patata (Directo *et al.*, 2007a; Payyavula *et al.*, 2012). La expresión de otros genes, como dioxigenasas de carotenoides (*CCDs*), fitoeno sintasa (*PSY*), caroteno cis-trans isomerasa (*CRTISO*) y licopeno β -ciclaza (*LCYb*) puede afectar tanto a la biosíntesis de carotenoides como al balance entre carotenoides individuales (Directo *et al.*, 2007a; Campbell *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2011).

En esta línea, Cuesta-Subía (2013) identificó algunos QTLs vinculados probablemente a genes relacionados con la biosíntesis de carotenoides tales como como *CCD* o *CHY*. A lo largo de las últimas dos décadas, se han utilizado distintas técnicas de manipulación genética para diversificar el perfil de carotenoides e incrementar sus concentraciones de forma significativa (Ducreux *et al.*, 2005; Lu *et al.*, 2006; Bub *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2012). De este modo, se han desarrollado líneas de mejora con elevadas concentraciones de carotenoides que expresan genes bacteriales que codifican las enzimas fitoeno sintasa (*CrtB*), fitoeno desaturasa/caroteno isomerasa (*CrtI*), licopeno β -ciclaza (*CrtY*) y 1-deoxi-D-xilulosa 5-fosfato sintasa (*DXS*) a través de técnicas de ingeniería genética (Directo *et al.*, 2007b).

Recientemente, se han desarrollado diferentes iniciativas de mejora destinadas a incrementar el contenido de minerales y fitoquímicos de cultivos alimenticios, incluyendo programas de mejora para incrementar la concentración de Fe y Zn (Subramanian, 2012) y carotenoides de los tubérculos de patata (Römer *et al.*, 2002; Ducreux *et al.*, 2005). Sin embargo, el control genético que subyace a la mayoría de estos caracteres es complejo y tanto el ambiente como las interacciones genotipo · ambiente deben ser consideradas. La estabilidad y la heredabilidad en sentido amplio de diferentes variables relacionadas con el contenido de compuestos bioactivos han sido estudiadas en diferentes especies cultivadas (Connor *et al.*, 2002; Connor *et al.*, 2005ab; Fernández-Santos y Simon, 2006; Haynes *et al.*, 2009b).

3.1.4. Introducción a los diseños North Carolina (NCD)

Los diseños de cruzamientos de tipo North Carolina fueron introducidos en 1952 como una alternativa al dialelo completo que permite la estimación aptitudes combinatorias con una menor inversión de trabajo (Comstock y Robinson, 1948, 1952). Se trata de modelos de análisis genético de una generación F2 heterogénea producida por cruzamientos aleatorios o de una variedad o población de polinización abierta. Existen tres tipos básicos de diseños NCD cuyo desarrollo tuvo como objetivo aportar a los mejoradores información acerca de caracteres de interés en poblaciones de referencia (Hallauer *et al.*, 2010). La estimación del grado de dominancia (\bar{a}) de forma precisa es particularmente importante (Nduwumuremyi *et al.*, 2013). En este sentido, los NCDs permiten la estimación de dos componentes cruciales para la definición de iniciativas de mejora apropiadas, la varianza genética aditiva (σ^2_A) y la varianza genética dominante (σ^2_D) (Hallauer *et al.*, 2010; Acquaah, 2012).

3.1.5. Aplicación de diseños genéticos NCDs en patata

La aplicación de diseños genéticos en patata ha resultado exitosa para el estudio de la herencia de distintos caracteres cualitativos y cuantitativos en poblaciones de referencia diploides (Vallejo *et al.*, 1994b). Tanto Herriot y Haynes (1984) como Christ *et al.* (2002) estudiaron la heredabilidad de la resistencia al tizón temprano (*Alternaria solani* Sorauer) en poblaciones híbridas procedentes de cruzamientos *Solanum phureja* subsp. *phureja* (Juz & Buk.) x *Solanum stenotomum* (Juz & Buk.). La herencia de la resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans* Mont de Bary) ha sido analizada en poblaciones híbridas diploides *S. phureja* x *S. stenotomum* (Haynes y Christ, 2006) y en poblaciones procedentes de cruzamientos interespecíficos de *S. phureja* (Orozco-Orozco *et al.*, 2013). Asimismo, Burkhart *et al.*, (2007) y Haynes *et al.*, (2009a) estudiaron el control genético de las resistencias a podredumbre seca radicular (*Fusarium* spp.) y sarna común (*Streptomyces* spp.) en poblaciones híbridas diploides.

Mendoza y Haynes (1976, 1977) estudiaron el control genético de la respuesta al fotoperiodo y la iniciación de la tuberización en clones diploides y haploides de diferentes grupos taxonómicos. Entre los trabajos desarrollados para calcular la heredabilidad de caracteres relacionados con la calidad, destacan los estudios desarrollados por Ruttencutter *et al.* (1979), Haynes *et al.* (1989), Haynes (2001) y Rodríguez-Caicedo *et al.* (2011) relativos a la herencia de la gravedad específica y el contenido de proteína total en poblaciones diploides de *S. phureja* ssp. *phureja* x *S. stenotomum* y *S. phureja* respectivamente. Landeo y Hanneman Jr. (1982) estimaron la variación genética cuantitativa de distintos caracteres asociados a la morfología de las plantas y los tubérculos en una población derivada de cruzamientos entre haploides de los grupos *Andígena*, *Phureja* y *Stenotomum* de acuerdo con un modelo jerárquico (NCD I).

Thompson *et al.* (1980) y Haynes (1996) estudiaron algunos caracteres relacionados con la respuesta al fotoperiodo, la duración de la dormancia y la materia seca en tubérculos procedentes de poblaciones híbridas diploides siguiendo un diseño NCD de tipo factorial. Posteriormente, Haynes (2000) estimó los componentes aditivo y dominante de la intensidad de color amarillo a partir de una F2 híbrida de *S. phureja* subsp. *phureja* x *S. stenotomum* de acuerdo con un diseño NCD II. La utilización de diseños genéticos en patata tetraploide para la estimación de los componentes aditivo y dominante de la varianza es particularmente difícil en el caso de caracteres cuantitativos como consecuencia de la herencia tetrasómica (Muthoni *et al.*, 2015). En el caso de autotetraploides, la varianza dominante asociada a interacciones intralocus incluye varianzas debidas a efectos digénicos, trigénicos y cuatrigénicos (Le Clerg, 1966). Además, la realización de un número suficiente de cruzamientos de acuerdo con un diseño específico y la obtención de suficiente semilla constituyen un trabajo arduo y complejo que se ve lastrado a menudo por problemas de androesterilidad e incompatibilidad. Para salvar estas dificultades, se han desarrollado métodos biométricos con la finalidad de realizar análisis genéticos de caracteres cuantitativos.

En otros casos, la única posibilidad es dividir la variación genética en componentes debidos a la GCA y a la SCA (Bradshaw y Mackay, 1994). El análisis de la aptitud combinatoria tanto a nivel diploide como a nivel tetraploide se ha popularizado en gran medida ya que no es necesario asumir una población de partida obtenida a partir de cruzamientos aleatorios (Bradshaw, 2007b) y aporta una información especialmente valiosa para el establecimiento de programas de mejora (Bradshaw *et al.*, 2003). La aplicación de diseños genéticos para el cálculo de GCA y SCA en patata tetraploide ha sido abordada por parte de numerosos autores (Killick y Malcolmson, 1973; Tai, 1974; Rashid y Carpena, 1997; Gopal, 1998a; Valluru *et al.*, 2004).

Gopal *et al.* (2008) compararon dos modelos de diseño genético (*topcross* y *polycross*) para la estimación de GCA de los caracteres rendimiento, resistencia al tizón tardío y aspecto general. Phillips *et al.* (1979) utilizaron un diseño de tipo dialelo incompleto para obtener las GCA y SCA relativas a la resistencia a nematodos de quiste (*Globodera pallida* Stone). Bradshaw *et al.* (1995) partieron de una población tetraploide generada mediante un diseño de tipo dialelo con el objetivo de obtener la aptitud combinatoria para la resistencia cuantitativa a *P. infestans* y *G. pallida*. El carácter rendimiento y su aptitud combinatoria han sido estudiados en distintas condiciones de acuerdo con distintos modelos genéticos, tanto en material tetraploide (Plaisted *et al.*, 1962; Tai, 1976; Dorozhkin *et al.*, 1979; Killick, 1977; Gaur *et al.*, 1983, 1985; Bradshaw *et al.*, 2000; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2006), como en poblaciones procedentes de cruzamientos 4x-2x (Ortiz *et al.*, 1988). Gopal (1998b) y Mondal y Hossain (2006) utilizaron diseños factoriales de tipo *line x tester* para evaluar la GCA y SCA de numerosos caracteres relacionados con la morfología de plantas y tubérculos.

Un análisis detallado de la morfología del tubérculo en términos de aptitud combinatoria a partir de una población tetraploide generada de acuerdo con un diseño NCD II fue implementado por Ortiz y Golmirzaie (2004). Algunos diseños genéticos han sido llevados a cabo en patata tetraploide para estimar la heredabilidad de caracteres como la resistencia a *Alternaria solani* Sorauer (Mendoza *et al.*, 1986), la iniciación de la tuberización (Mendoza y Haynes, 1977), la supervivencia de las plántulas, el rendimiento, la uniformidad de los tubérculos (Ortiz y Golmirzaie, 2003), la morfología de los tubérculos (Bisognin *et al.*, 2012) la concentración de ácido ascórbico (Sinden *et al.*, 1978), la materia seca (Cunningham y Stevenson, 1963) y la concentración de azúcares reductores (Zhan, 1993).

No obstante y de acuerdo con los modelos originales, se considera habitualmente que no existe ningún método adecuado para estimar la heredabilidad en sentido estricto (h^2), que se calcula a partir del ratio entre varianza genética aditiva y varianza fenotípica, en una población tetraploide asociada a cuatro componentes de covarianza (Haynes, 1990). La complejidad de la meiosis en organismos autotetraploides, revisada en profundidad por Mather (1935, 1936), se concreta en la existencia de tres tipos de segregación descritos: segregación de cromosomas (Muller, 1914; Haldane, 1930), segregación aleatoria de cromátidas (Haldane, 1930; Geiringer, 1949) y segregación de locus individuales (Geiringer, 1949).

En este sentido y a pesar de que los diseños de tipo NCD fueron desarrollados inicialmente para especies diploides, estos pueden ser generalizarse a especies tetraploides polisómicas asumiendo un coeficiente de doble-reducción (α) próximo a 0 y meiosis regular (Dudley y Moll, 1969; Haynes y Douches, 1993; Dabholkar, 1999).

De acuerdo con estas asunciones y considerando la ubicación de los loci con mayor efecto en el rendimiento (Tai y De Jong, 1997; Buso *et al.*, 1999), Ortiz y Golmirzaie (2003) utilizaron distintas poblaciones de patata tetraploide generadas a partir de diseños NCD (NCD I y NCD II) para estimar los componentes de la varianza y la heredabilidad del carácter cuantitativo rendimiento. Aproximaciones similares han sido adoptadas para el estudio de la herencia de caracteres cuantitativos en otras especies poliploides como el arándano (Connor *et al.*, 2002), boniato (Templeton-Somers y Collins, 1986; Kim *et al.*, 1996; Mwanga *et al.*, 2002) y la yuca (Njoku, 2015).

3.2. OBJETIVOS

Este capítulo se divide en dos partes bien diferenciadas que responden a dos objetivos que requieren una aproximación metodológica específica. El primer objetivo de este trabajo fue la determinación del rango de concentraciones de determinados minerales esenciales (K, Mg, Fe y Zn), fitoquímicos y otras variables relacionadas (antocianinas monoméricas totales, compuestos fenólicos solubles totales, carotenoides totales y capacidad antioxidante hidrofílica) en cultivares y clones avanzados de patata con diferente pigmentación y cuantificar el componente genético de la variación total de los caracteres. La heredabilidad en sentido amplio (H^2), que constituye la proporción de la variabilidad total explicada por el componente genético e incluye los efectos aditivo, dominante y epistático (Falcone y Mackay, 1996), así como la estabilidad de los distintos caracteres se estimaron a partir de los componentes de la varianza obtenidos del análisis integrado de datos procedentes de múltiples ambientes según el modelo para especies propagadas clonalmente propuesto por Holland *et al.* (2003).

En segundo lugar, se procedió a implementar un análisis en profundidad de una población de referencia tetraploide generada a partir de un diseño de cruzamientos NCD II mediante dos aproximaciones estadísticas. Por una parte, se estimaron de los componentes aditivo y dominante de la varianza, así como la heredabilidad en sentido estricto (h^2). Por otra parte y dado el interés derivado de los cruzamientos realizados desde el punto de vista de la concentración de los compuestos estudiados, se estimaron las aptitudes combinatorias generales y específicas (GCA y SCA) de los parentales y cruzamientos con la finalidad de identificar parentales y familias de interés para la mejora.

El objetivo general de este capítulo fue el análisis genético cuantitativo del contenido de algunos minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante hidrofílica. Los objetivos específicos se describen a continuación:

1. Cuantificación del componente genético, interacciones genotipo · ambiente (GEI) y estabilidad de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante hidrofílica.
2. Estimación de los componentes de la varianza y heredabilidad en sentido estricto de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante hidrofílica en una población de referencia tetraploide generada mediante un diseño NCD II.
3. Determinación de la aptitudes combinatoria general y específica de los genotipos utilizados como parentales en el programa de cruzamientos .

3.3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1. Materiales

3.3.1.1. Material vegetal

La relación de cultivares y clones avanzados incluidas en este experimento se presentan en la sección Materiales y Métodos del Capítulo 2 (apartado 2.3.1.1, Tabla 2.1).

3.3.1.2. Útiles de laboratorio

- Cajas, rejillas y papel de filtro
- Cubetas de espectrofotómetro (Brand)
- Material de laboratorio: probetas, erlenmeyer, vasos de precipitados, etc.
- Micropipetas (Finnpipete)
- Placas Petri de policarbonato 90 x 60 mm (Senna)
- Tubos de plástico de 25 y 50 ml (Falcon, LABOLAN)
- Tubos de vidrio de borosilicato (Duran 3.3, VIDRASA)

3.3.1.3. Útiles de invernadero

- Bateas, cajas, pinceles, tarros de vidrio, semilleros y tiestos
- Etiquetas y sobres variados
- Turba (Turba rubia: negra: 50: 50 v/v, pH = 6-6,5, 85% material orgánica, 1,7 % N, 0,2 % P, 1% Ca y 0,2 % K) (Traysubstrat, Klassman)
- Disolución nutritiva (pH = 5,8, CE ($\mu\text{s cm}^{-1}$), N = 180 mg l⁻¹, N = 40 mg l⁻¹, P = 300 mg l⁻¹, K = 200 mg l⁻¹, Ca = 3 mg l⁻¹, Fe = 50 mg l⁻¹, Mg = 0,1 mg l⁻¹, Zn = 0,1 mg l⁻¹, Cu = 0,05 mg l⁻¹, Mo = 1 mg l⁻¹ y B = 0,3 mg l⁻¹).

3.3.1.4. Reactivos

- ABTS (ácido 2,2'-azino-bis-3-etilbenzotiazolin-6-sulfónico) > 98% (Merck)
- Acetato de sodio (CH₃COONa) (PanReac)
- Acetona (C₃H₆O) (PanReac)
- Ácido clorhídrico (HCl) (PanReac)
- Ácido gálico (C₆H₂(OH)₃COOH) (Merck)
- Ácido nítrico (HNO₃) (PanReac)
- Ácido perclórico (HClO₄) (PanReac)
- Cloruro de potasio (KCl) (PanReac)
- DPPH (2,2-difenil-1-picrilhidrazilo) (Merck)
- Etanol (C₂H₆O) (PanReac)
- Hidróxido de sodio (NaOH) (PanReac)

- Metanol (CH₃OH) (PanReac)
- Persulfato de potasio (K₂S₂O₈) (PanReac)
- Sal Fast Blue (C₁₄H₁₂N₄O₂Cl₂ · ZnCl₂) (Merck)

3.3.1.5. Material informático

Los programas informáticos utilizados para el tratamiento estadístico de los datos procedentes del análisis genético fueron:

- Excel 2010 (Microsoft Office 2010)
- R ver. 3.3.1 (R Core Team, 2013), incluyendo los siguientes paquetes: *agricolae* (de Mendiburu, 2009), *car* (Fox y Weisberg, 2011), *corrplot* (Wei, 2016), *ggplot2* (Wickham y Chang, 2016), *lme4* (Bates *et al.*, 2015), *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2016), *heritability* (Kruijer *et al.*, 2015) y *stats* (R Core Team, 2013). El código del análisis del modelo NCD II se adaptó a partir del modelo propuesto por Vilma para el análisis genético de patata (2010).
- GEA-R (Genotype x Environment Analysis with R for Windows) (Pacheco *et al.*, 2015).

3.3.2. Métodos

3.3.2.1. Heredabilidad en sentido amplio de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

3.3.2.1.1. Experimentos de campo

Los 21 genotipos de la colección evaluada fueron cultivados en tres localidades situadas en la provincia de Álava (Arkaute finca ecológica: 42° 51' 50" N, 2° 37' 30" W, Arkute finca convencional: 42° 50' 60" N, 2° 37' 15" W e Iturrieta: 42° 47' 46" N, 2° 20' 40" W) en 2014 y 2015 (Tabla 3.1), siguiendo un diseño en bloques completos a azar con tres repeticiones. De acuerdo con el diseño propuesto, un total de seis ambientes (tres localidades x dos ciclos de cultivo) fueron considerados para los análisis genéticos de los caracteres relacionados con el contenido de minerales y compuestos bioactivos (Haynes *et al.*, 1996, 2010; Ssewuru, 2012). En el caso de los minerales, únicamente se incluyeron datos de dos localidades durante un año (Arkaute ECO e Iturrieta ITU) y una localidad durante dos años (Arkaute CON), constituyendo un total de cuatro ambientes.

Tabla 3.1. Información relativa a los ambientes considerados en el experimento: localidad (Loc), identificación de la finca (IDF), año, suelo (S), fechas de plantación (F_{PL}) y cosecha (F_{CO}), fertilización (F), sistema de riego (I) y cultivo precedente (CUL_P).

Loc	IDF	Año	S ¹	F_{PL}	F_{CO} (días)	F (N, P, K) (kg ha ⁻¹)	I ²	CUL_P
Arkaute	ECO	2014	ArcL	12/05/2014	10/10/2014 (151)	-	S	Avena-titarro
Arkaute	ECO	2015	ArcL	20/05/2015	11/10/2015 (144)	-	A	Veza
Arkaute	CON	2014	ArcL	22/06/2014	25/10/2014 (126)	96, 180, 222	A	Cebada
Arkaute	CON	2015	ArcL	21/05/2015	29/09/2015 (130)	64, 120, 142	A	Trébol-ryegrass
Iturrieta	ITU	2014	AreL	04/07/2014	16/10/2014 (104)	120, 225, 267	A	Centeno
Iturrieta	ITU	2015	AreL	01/06/2015	17/09/2015 (108)	96, 180, 222	A	Avena

¹ ArcL = Arcillo-limoso; AreL = Areno-limoso

² S = Secano; A = Aspersión.

Cada una de las parcelas consistía de 10 plantas por genotipo, con un marco de plantación de 20 cm entre plantas dentro de cada línea, 50 cm entre líneas y 1 m entre parcelas dentro de cada línea. Durante la cosecha, se recolectó un único tubérculo por planta en cada una de las repeticiones de acuerdo con la metodología propuesta por Burgos *et al.* (2007). Las fincas incluidas en los ensayos se muestran en la Figura 3.1.

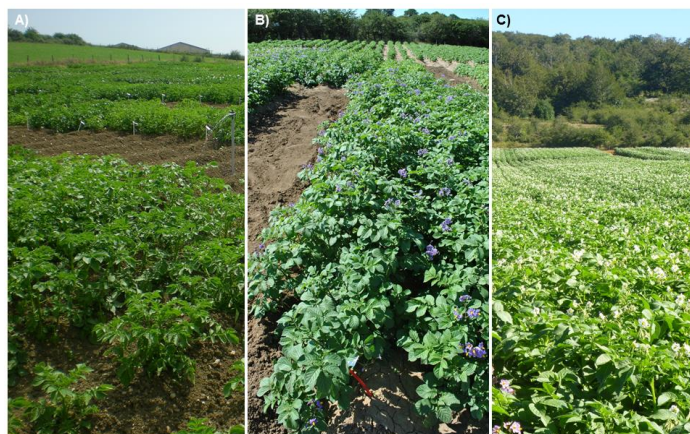


Figura 3.1. Aspecto de los ensayos de heredabilidad en sentido amplio y estabilidad: A) Arkaute convencional (CON) (42° 51' 5" N, 2° 37' 30" O), B) Arkaute ecológico (ECO) (42° 50' 60" N, 2° 37' 15" O) y C) Iturrieta (ITU) (42° 47' 46" N, 2° 20' 40" O).

3.3.2.1.2. Determinaciones analíticas

Los procesos de preparación de muestras, extracción y cuantificación de potasio (K), magnesio (Mg), hierro (Fe), zinc (Zn), antocianinas monoméricas totales (AMT), fenoles solubles totales (FST), carotenoides totales (CT) y capacidad antioxidante hidrofílica (CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) se describen detalladamente en la sección Materiales y Métodos del Capítulo 2 (apartados 2.3.2.5.1, 2.3.2.5.2 y 2.3.2.5.4).

3.3.2.1.3. Análisis estadístico

Los caracteres estudiados fueron analizados mediante los procedimientos asociados a los modelos lineales generalizados y mixtos asumiendo efectos aleatorios de acuerdo con la metodología de análisis estadística propuesta por Haynes (1996, 2010) y Brown (2010, 2011, 2012, 2013, 2014). El modelo para los datos fenotípicos se obtuvo de Holland *et al.* (2003) con algunas modificaciones:

$$Y_{ijkl} = \mu + E_i + G_j + (GE)_{ij} + rk(E)_i + \varepsilon_{ijk} + w_{(ijk)l}$$

Donde Y_{ijkl} es el rendimiento (o la concentración del carácter de interés), μ es la media general, E_i el efecto del ambiente i , G_j el efecto del genotipo j , $(GE)_{ij}$ el efecto de la interacción entre el genotipo j y el ambiente i , $rk(E)_i$ sería el efecto del bloque k en el ambiente i , ε_{ijk} sería el error experimental y $w_{(ijk)l}$ sería el efecto de la planta l del genotipo j en el ambiente i y el bloque k .

Las estimaciones de los modelos mixtos fueron utilizadas para calcular la heredabilidad en sentido amplio en base a la media clonal como el cociente entre varianza genotípica y la varianza fenotípica según la ecuación de Nyquist (1991):

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{(\sigma_G^2 + \frac{\sigma_{GE}^2}{e} + \frac{\sigma_{ERROR}^2}{re})}$$

Donde H^2 es la heredabilidad en sentido amplio, σ_G^2 es la varianza genotípica, σ_{GE}^2 es la varianza de la interacción GEI, σ_{ERROR}^2 es la varianza del error, r es el número de repeticiones y e es número de ambientes. Los intervalos de confianza superior e inferior se computaron a partir de los cuadrados medios de los modelos lineales generalizados (Knapp *et al.*, 1985):

$$CI_s = [(MS_G - MS_{GE})F_{(\frac{1-\alpha}{2}, df_2, df_1)}]^{-1}$$

$$CI_i = [(MS_G - MS_{GE})F_{(\frac{\alpha}{2}, df_2, df_1)}]^{-1}$$

Donde MS_G son los cuadrados medios para el factor genotipo y MS_{GE} son los cuadrados medios para la interacción GEI.

La estimación de los mejores predictores lineales insesgados o BLUPs (Best Linear Unbiased Predictors) y las raíces cuadradas de la predicción estimada de la varianza del error de los efectos aleatorios fueron estimados a partir de los modelos mixtos de acuerdo con el método expuesto por Littell *et al.* (2006). El carácter insesgado de los BLUPs implica que el valor medio de la estimación es igual a la media del valor estimado (Robinson, 1991). Estos pueden ser utilizados para estimar los valores de mejora esperados (EBVs) de las progenies (Slater *et al.*, 2014).

La GEI fue dividida en componentes de la varianza de estabilidad (σ^2_i) asignables a cada genotipo (Shukla, 1972; Kang, 1993; Kang y Mangari, 1995). De acuerdo con la metodología propuesta por Haynes (1996, 2010), un índice ambiental fue construido mediante la sustracción de la media general de todos los ambientes de la media de cada ambiente. La heterogeneidad resultante de dicho índice ambiental fue sustraída de la interacción genotipo · ambiente y el resultado fue dividido en componentes individuales (s^2_i) asignables a cada uno de los genotipos (Kang y Gauch Jr., 1996; Magari y Kang, 2003). Asimismo se implementó un análisis de tipo AMMI para la evaluación de la interacción GEI (Crossa, 1990). Como en los anteriores análisis, cada combinación de localidad y año o ciclo de cultivo se consideró un ambiente.

El modelo utilizado se presenta en la siguiente ecuación:

$$Y_{ge} = \mu + \alpha_g + \beta_e + \sum_{n=1}^N \lambda_n \gamma_{gn} \eta_{en} + \theta_{ge} + \xi_{ij}$$

Donde Y_{ge} es el rendimiento (o la concentración del carácter de interés) de un genotipo g en un ambiente e , μ es la media general, α_g es la desviación estándar del genotipo g , β_e es la desviación estándar del ambiente e , N es el número de componentes principales de interacción (IPCA) retenidos en el modelo, λ_n es el eigenvvalor del IPCA n , γ_{gn} y η_{en} son las puntuaciones del IPCA n para el genotipo g y el ambiente e , θ_{ge} es la GEI residual no contabilizada por los IPCA y ξ_{ij} es el error experimental.

Para un examen gráfico de las relaciones entre genotipos, ambientes y GEI se representó el primero componente principal de la interacción GEI (IPCA1) frente a las medias genotípicas y ambientales, así como el IPCA1 frente a IPCA2 (Zobel *et al.*, 1988). Para la cuantificación de los índices de estabilidad se utilizaron las aproximaciones de Purchase *et al.* (2000) y Sabaghnia *et al.* (2008):

$$ASV = \sqrt{\frac{IPCA1\ SS}{IPCA2\ SS} (IPCA1)^2 + (IPCA2)^2}$$

Donde ASV es el Valor de Estabilidad AMMI (AMMI Stability Value), $IPCA1\ SS$ es la suma de cuadrados de IPCA1, $IPCA2\ SS$ es la suma de cuadrados de IPCA2, $IPCA1$ es la puntuación de IPCA1 e $IPCA2$ es la puntuación de IPCA2.

$$YSI_i = rASV_i + RY_i$$

Donde YSI_i es el Índice de Estabilidad del Rendimiento (Yield Stability Index), $rASV_i$ es el *ranking* de ASV y RY_i rango de Y a través de los distintos ambientes (Farshadfar, 2008).

3.3.2.2. Análisis genético de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante mediante un diseño NCD II

3.3.2.2.1. Cruzamientos

Los cultivares y clones avanzados utilizados para realizar este experimento fueron extraídos aleatoriamente de la colección (Capítulo 2, sección Materiales y Métodos, apartado 2.3.1, Tabla 2.1). Se emplearon seis genotipos como parentales masculinos en cruzamientos realizados con seis parentales femeninos divididos en dos grupos (*sets*) de tres masculinos y tres femeninos cada uno siguiendo un diseño NCD II (Figura 3.2). Los genitores utilizados se muestran en la Tabla 3.2. No se incluyeron cruzamientos recíprocos en este experimento.

Las semillas obtenidas se sembraron en 2013 en bandejas de cultivo y un total de 45 plántulas procedentes de cada una de las familias se trasplantaron en macetas individuales, constituyendo la población de referencia o F1. Un tubérculo de cada una de las plantas fue cosechado y reservado para su posterior siembra durante 2014.

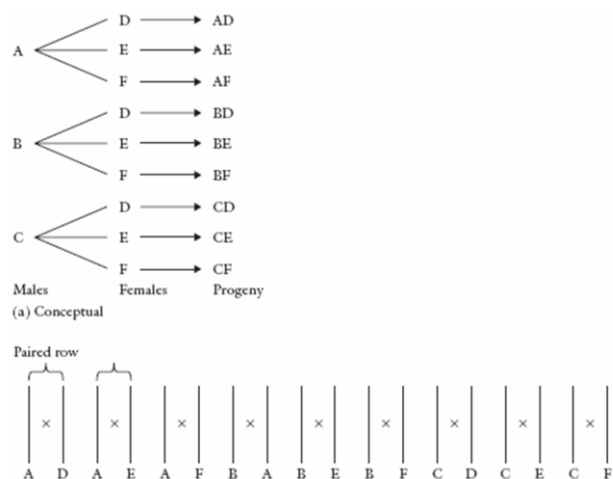


Figura 3.2. Esquema de un diseño NCD II (Fuente: Acquaah, 2012)

Tabla 3.2. Parentales utilizados en los cruzamientos según un diseño de tipo NCD II, divididos en dos sets.

Parentales	Set 1	Set 2
Femenino	Fenton	Blue Star
Femenino	NK-08/349	CIP-7002/34
Femenino	Purple Peruvian	Rouge de Flandes
Masculino	Bleu de La Manche	Blue Congo
Masculino	Jesús	British Columbia Blue
Masculino	Morada	Entzia

3.3.2.2.2. Diseño experimental

Los 45 tubérculos fueron divididos en tres grupos de 15 tubérculos cada uno y sembrados en Mayo de 2014 en macetas individuales en invernadero siguiendo en bloques al azar con un máximo de tres repeticiones. La división de parentales en dos grupos o sets incrementa la precisión de los ensayos (Ortiz y Golmirzaie, 2003). Las repeticiones se dispusieron anidadas dentro de los sets con la finalidad de lograr un mayor control sobre el error experimental (Hallauer *et al.*, 2010). Al finalizar el ciclo, los tubérculos producidos por cada uno de los genotipos de la población de referencia fueron cosechados individualmente. Después de seleccionar y reservar un único tubérculo sano y de tamaño adecuado de cada uno de los genotipos de la F1 para su siembra durante el ciclo de cultivo 2015, el resto la producción (~4-8 tubérculos) fue utilizado para el análisis de caracteres relacionados con la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.

El único tubérculo de cada uno de los genotipos de la población de referencia conservado desde 2014 fue sembrado en Mayo de 2015 en macetas individuales siguiendo el diseño experimental utilizado durante el ciclo de cultivo anterior. Al finalizar el ciclo, los tubérculos fueron cosechados y divididos en dos grupos de la misma forma que al finalizar el ciclo de cultivo precedente (un único tubérculo sano para su conservación y el resto para el análisis de caracteres relacionados con la concentración de compuestos bioactivos).

3.3.2.2.3. Determinaciones analíticas

Los procesos de preparación de muestras, extracción y cuantificación de antocianinas monoméricas totales (AMT), fenoles solubles totales (FST), carotenoides totales (CT) y capacidad antioxidante hidrofílica (CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) se describen detalladamente en la sección Materiales y Métodos del Capítulo 2 (apartado 2.3.2.5.4).

3.3.2.2.4. Tratamiento estadístico y análisis de datos

3.3.2.2.4.1. Componentes de la varianza y heredabilidad

En el diseño factorial o NCD II, cada uno de los parentales masculinos se cruza con todos los parentales femeninos, dando lugar a un análisis de varianza de doble vía en el cual la variación puede ser dividida en diferencias entre parentales y la interacción entre ambos (Hill *et al.*, 1998). En este caso y dado que se utilizaron diferentes grupos (*sets*) de parentales, el análisis de varianza incluyó una fuente de variación adicional asociada al grupo. Sin embargo, las estimaciones de los cuadrados medios esperados de los parentales y su interacción son iguales en el caso de los componentes de la varianza y covarianza. El análisis de varianza del modelo NCD II en especies poliploides polisómicas asumiendo varianzas de orden superior (σ^2_T y σ^2_Q) nulas (Wricke y Weber, 1986) se muestra en la Tabla 3.3.

Para obtener las estimaciones de los componentes de la varianza, los cuadrados medios observados en el ANOVA fueron igualados a los cuadrados medios esperados, los cuales son funciones lineales de los componentes de la varianza desconocidos (Searle, 1971). Las covarianzas de las familias y sus asociaciones con los componentes de la varianza se recogen en la Tabla 3.4. La estimación de h^2 se realizó a partir de los componentes aditivo y dominante de la varianza (Wricke y Weber, 1986). La implementación de los análisis de varianza y el cálculo de estimadores se basó en los códigos propuestos por Vilma (2010) con algunas modificaciones propias relativas a la estimación de los componentes de la varianza y la heredabilidad de acuerdo con los modelos propuestos por Wricke y Weber (1986) y Hallauer *et al.* (2010).

Tabla 3.3. ANOVA combinado para el diseño factorial en múltiples ambientes (NCD II).

Fuente de variación	gl	MS	MS esperados
Ambientes (E)	e-1	M1	
Sets (S)	s-1	M2	
S · E	(e-1)(s-1)	M3	
Rep/S · E	(r-1)es	M4	
Parentales femeninos (F)/S	(f-1)s	M5	$\sigma_e^2 + r\sigma_{mf/SE}^2 + r m\sigma_{f/SE}^2 + e r\sigma_{mf/S}^2 + e r m\sigma_{f/S}^2$
Parentales masculinos (M)/S	(m-1)s	M5	$\sigma_e^2 + r\sigma_{mf/SE}^2 + r f\sigma_{m/SE}^2 + e r\sigma_{mf/S}^2 + e r f\sigma_{m/S}^2$
F · M/S	(m-1)(f-1)s	M7	$\sigma_e^2 + r\sigma_{mf/SE}^2 + e r\sigma_{mf/S}^2$
F/S · E	(f-1)s(e-1)	M8	$\sigma_e^2 + r\sigma_{mf/SE}^2 + r m\sigma_{f/SE}^2$
M/S · E	(m-1)s(e-1)	M9	$\sigma_e^2 + r\sigma_{mf/SE}^2 + r f\sigma_{m/SE}^2$
F · M/S · E	(m-1)(f-1)s(e-1)	M10	$\sigma_e^2 + r\sigma_{mf/SE}^2$
Error	es(r-1)/(mf-1)	M11	σ_e^2
Total	es(rmf-1)		

e = ambientes, f = parentales femeninos, gl = grados de libertad, m = parentales masculinos, r = repeticiones y s = sets.

Tabla 3.4. Asociaciones entre los componentes de la varianza en un diseño factorial (NCD II).

Asociaciones entre las covarianzas y las varianzas genéticas
Componente aditivo (σ_A^2) = $2(\sigma_{m/S}^2 + \sigma_{f/S}^2) - (2/3)\sigma_{fm/S}^2$
Componente dominante (σ_D^2) = $6\sigma_{fm/S}^2$
Componente aditivo · ambiente (σ_{AE}^2) = $2(\sigma_{m/SE}^2 + \sigma_{f/SE}^2) - (2/3)\sigma_{fm/SE}^2$
Componente dominante ambiente (σ_{DE}^2) = $6\sigma_{fm/SE}^2$
Heredabilidad en sentido estricto (h^2) = $\sigma_A^2 / (\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AE}^2/E + \sigma_{DE}^2/E + \sigma_e^2/rE)$
Error estándar de h^2 = $4SE((\sigma_A^2) / (\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AE}^2/E + \sigma_{DE}^2/E + \sigma_e^2/rE)) / (r(mf/2))$

El cálculo de las correlaciones se basó en el método propuesto por Kwon y Torrie (1964) y Falconer y Mackay (1996) de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$r_G = \frac{Cov_A(X, Y)}{\sqrt{V_A(X) \cdot V_A(Y)}} = \frac{(fm) \cdot Cov_A(X, Y)}{4 \sqrt{[f\sigma_f^2(X) + m\sigma_m^2(X)] \cdot [f\sigma_f^2(XY) + m\sigma_m^2(Y)]}}$$

Donde r_G es el coeficiente de correlación genética, $Cov_A(X, Y)$ es la varianza genética aditiva entre los caracteres X e Y , $\sigma_f^2(X)$ y $\sigma_f^2(Y)$ son las varianzas de los parentales femeninos para los caracteres X e Y , $\sigma_m^2(X)$ y $\sigma_m^2(Y)$ son las varianzas de los parentales masculinos para los caracteres X e Y , f es el número de parentales femeninos y m es el número de parentales masculinos (Connor *et al.* 2005ab). La covarianza entre las medias de las familias se utilizó como estimador de la varianza genética aditiva (Dieters, 1996). Habitualmente se considera que entre 15 y 20 familias constituyen un número aceptable para la estimación de este parámetro (Waldron, 2003). La significación estadística de r_G se calculó según el método de Reeve (1955) y Robertson (1959).

3.3.2.2.4.2. Aptitudes combinatorias (GCA y SCA)

La obtención de las medias de las diferentes familias se realizó a partir de un análisis combinado de los dos ambientes utilizando el procedimiento REML (Corbeil y Searle, 2012). Previo a la ejecución de los ANOVA combinados se comprobó la homocedasticidad entre ambientes ($p \leq 0.05$) mediante la aplicación de la prueba F_{\max} de Hartley (Hartley, 1952).

La información genética fue determinada en base a las medias familiares (Acquaah, 2012). Se realizaron ANOVA de los grupos individuales y combinados considerando los parentales como factores con efectos fijos y el factor ambiente con efecto aleatorio. Los análisis de varianza de los sets individuales (Sets 1 y 2) fueron implementados para obtener información relativa a las aptitudes combinatorias (GCA y SCA) específica de cada uno de los grupos y la contribución de los componentes de la suma de cuadrados de los tratamientos a la acción génica que subyace a la expresión de los caracteres estudiados (Hallauer y Miranda, 1988).

Los modelos lineales se adaptaron a partir de los propuestos por Sseruwu (2012).

Modelo lineal utilizado para el análisis de sets individualizados:

$$Y_{ijkpq} = \mu + (E)_q + rk(E)_q + g_i + g_j + h_{ij} + (Eg)_{iq} + (Eg)_{jq} + (Eh)_{ijq} + e_{ijkq}$$

Donde Y_{ijkpq} denota el valor de rendimiento (o de la concentración del carácter de interés) de la familia procedente del cruzamiento entre el parental femenino i y el parental j , en la repetición k , dentro del grupo p y en el ambiente q . Donde E_q = efecto del ambiente q ; $rk(E)_q$ = repetición k dentro del ambiente q ; g_i = efecto común de GCA a todas las familias F1 derivadas de un parental i parental femenino (GCA_f); g_j = efecto común de GCA a todas las familias F1 derivadas de un parental j parental masculino (GCA_m); h_{ij} = efecto específico de SCA a las familias F1 derivadas del parental femenino i y el parental masculino j ; $(Eg)_{iq}$ = interacción entre GCA_f y el ambiente q ; $(Eg)_{jq}$ = interacción entre GCA_m y el ambiente q ; $(Eh)_{ijq}$ = interacción entre SCA y el ambiente q ; e_{ijkq} = error experimental.

Modelo lineal utilizado para el análisis de los dos sets combinados:

$$Y_{ijkpq} = \mu + S_p + g_i(S_p) + g_j(S_p) + h_{ij}(S_p) + E_q + rk(SE)_{pq} + (SE)_{pq} + (E_g)_{iq}(S_p) + (E_g)_{jq}(S_p) + (E_h)_{ijk}(S_p) + e_{ijkpq}$$

Donde Y_{ijkpq} denota el valor de rendimiento (o de la concentración del carácter de interés) de la familia procedente del cruzamiento entre el parental femenino i y el parental masculino j , en el bloque k , dentro del grupo p y en el ambiente q . Los términos se definen a continuación: μ = media general; S_p = efecto medio del grupo p ; $g_i(S_p)$ = efecto común de GCA a todas las familias F1 derivadas de un parental i parental femenino (GCA_f) dentro del grupo p ; $g_j(S_p)$ = efecto común de GCA a todas las familias F1 derivadas de un parental j parental masculino (GCA_m) dentro del grupo p ; $h_{ij}(S_p)$ = efecto específico de SCA a las familias F1 derivadas del parental femenino i y el parental masculino j dentro del grupo p ; E_q = efecto medio del sitio q ; $rk(SE)_{pq}$ = efecto de la repetición k dentro del grupo p y el ambiente q ; $(SE)_{pq}$ = interacción entre los efectos de ambientes y grupos; $(E_g)_{jq}(S_p)$ y $(E_g)_{iq}(S_p)$ = la interacción entre ambientes y las GCA de los parentales femeninos (i) y masculinos (j) en cada caso dentro de cada grupo p ; $(E_h)_{ijk}(S_p)$ = interacción entre ambientes (q) y la SCA dentro de cada grupo (p); y e_{ijkpq} = error experimental.

Los efectos asociados a los parentales femenino y masculino constituyen estimaciones independientes de los efectos de la GCA, mientras que sus interacciones representan los efectos de la SCA (Sprague y Tatum, 1942). Los efectos de la GCA asociados a los parentales femeninos se denotan como GCA_f y aquellos debidos a los parentales masculinos se denotan como GCA_m. Los errores estándar de los efectos de las GCA_f, GCA_m y SCA de los cruzamientos fueron calculados de acuerdo con el método propuesto por Cox y Frey (1984):

$$SE_{GCA_m} = \sqrt{MS_{me} \frac{(m-1)}{mfre}}$$

$$SE_{GCA_f} = \sqrt{MS_{fe} \frac{(f-1)}{mfre}}$$

$$SE_{SCA} = \sqrt{MS_{fme} \frac{(f-1)(m-1)}{mfre}}$$

Donde MS_{fe} y MS_{me} son los cuadrados medios (MS) para los parentales femeninos y masculinos · ambiente respectivamente, MS_{fme} son los cuadrados medios de la interacción entre parentales femeninos y parentales masculinos en cada ambiente, f es el número de parentales femeninos, m es el número de parentales masculinos, r es el número de repeticiones en cada ambiente y e es el número de ambientes.

3.4. RESULTADOS

3.4.1. Heredabilidad en sentido amplio de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

Las fluctuaciones de temperatura entre los meses de Mayo y Octubre en el periodo 2014-2015 fueron mayores en la localidad de Iturrieta (Figura 3.3). Tanto la temperatura media mensual como las medias mensuales de las máximas y las mínimas fueron mayores en Arkaute durante los dos ciclos de cultivo (CON y ECO). El año 2014 fue cálido y seco en Arkaute e Iturrieta. En comparación con el periodo de referencia (1971-2000), la precipitación total durante el periodo de cultivo fue entre un 21 y un 30% menor en Arkaute e Iturrieta respectivamente. En Arkaute, el periodo de cultivo de 2015 también fue muy cálido y seco, habiendo recibido un 21% menos de precipitación respecto a los valores normales. El ciclo de 2015 fue cálido y húmedo en Iturrieta. Durante este periodo, las precipitaciones superaron en un 30% los valores habituales (EUSKALMET, 2016).

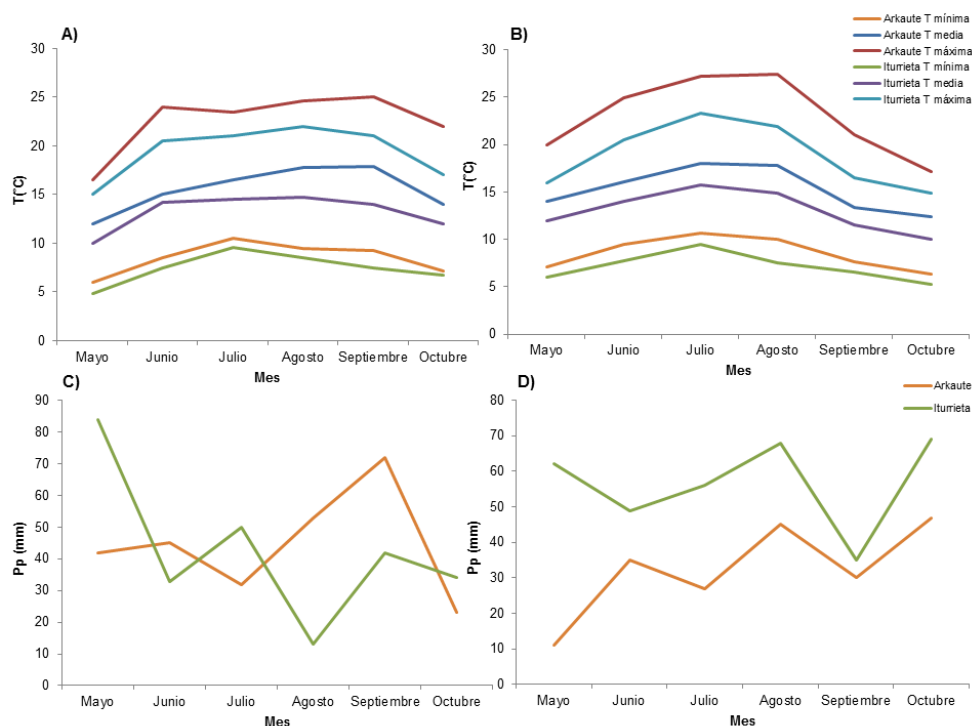


Figura 3.3. Datos relativos a las observaciones meteorológicas: A) Temperatura media, temperatura máxima media y temperatura mínima media (°C) durante el año 2014 en Arkaute e Iturrieta, B) Temperatura media, temperatura máxima media y temperatura mínima media (°C) durante el año 2015 en Arkaute e Iturrieta, C) Precipitación total mensual (mm) durante 2014 en Arkaute e Iturrieta y D) Precipitación total mensual (mm) durante 2015 en Arkaute e Iturrieta.

3.4.1.1. Minerales

Como se muestra en la Tabla 3.5, los genotipos y los ambientes fueron fuentes de variación significativas para todos los parámetros evaluados ($p \leq 0,01$). También se observó una interacción GEI significativa para los minerales K, Mg, Fe y Zn ($p \leq 0,01$). Excepto para el Zn, no existieron diferencias significativas entre repeticiones dentro de ambientes ($p \leq 0,05$). La heterogeneidad asociada al índice ambiental contabilizó el 36 (K), 55 (Mg), 62 (Fe) y 48% (Zn) de la suma de cuadrados de la GEI respectivamente.

La partición de la varianza total en componentes individualizados mostró que tanto los componentes asociados al genotipo, como al ambiente y a la GEI fueron significativos ($p \leq 0,01$). En este sentido, el componente asociado a la interacción GEI presentó una contribución mayor a la varianza total que los componentes relativos al genotipo y al ambiente.

La heredabilidad en sentido amplio estimada para los minerales K, Mg, Fe y Zn a partir de los datos procedentes de cuatro ambientes de cultivo y sus respectivos intervalos de confianza fue de 0,595 (0,0198-0,773) para el K, 0,452 (-0,297-0,699) para el Mg, 0,203 (-0,663-0,615) para el Fe y 0,363 (-0,409-0,673) para el Zn.

Tabla 3.5. Cuadrados medios, estimaciones de la varianza, heredabilidad en sentido amplio e intervalos de confianza al 95% para los minerales K, Mg, Fe y Zn.

Fuentes de variación	gl	MS			
		K	Mg	Fe	Zn
Total	250	3,72	0,00754	0,0000406	0,0000105
Genotipo (G)	20	11,1**	0,0238**	0,0000634**	0,00000968**
Ambiente (E)	3	33,3**	0,0236**	0,000205**	0,0000196**
Rep (E)	6	1,32 ^{ns}	0,00226 ^{ns}	0,00000736 ^{ns}	0,00000271*
G · E	60	5,61**	0,0154**	0,0000542**	0,00000701**
Heterogeneidad	20	6,01*	0,0252**	0,000100*	0,0000100*
Residual G · E	40	5,40**	0,0104**	0,000100**	0,00000500**
Error	180	1,64	0,00251	0,00000822	0,00000117
Componentes de la varianza					
σ^2_G		0,460**	0,000706**	0,000000767**	0,000000222**
σ^2_E		0,439**	0,000125**	0,00000235**	0,000000183**
$\sigma^2_{Rep(E)}$		0,00000100 ^{ns}	0,0000184 ^{ns}	0,000000020 ^{ns}	0,000000477*
$\sigma^2_{G \cdot E}$		1,33**	0,00431**	0,0000154**	0,00000195**
σ^2_{Error}		1,64	0,00251	0,00000822	0,00000117
Heredabilidad¹					
H^2		0,595	0,452	0,203	0,363
Cl_s		0,773	0,699	0,615	0,673
Cl_i		0,0198	-0,297	-0,663	-0,409

¹ H^2 : heredabilidad en sentido amplio, Cl_s y Cl_i : límites superior e inferior del intervalo de confianza de H^2 (95%).

^{ns} no significativo, * Significativo a $p \leq 0,05$ y ** Significativo a $p \leq 0,01$.

Las concentraciones medias de K (2,64-6,02 g kg⁻¹ PF), Mg (0,125-0,305 g kg⁻¹ PF), Fe (0,00481-0,0131 g kg⁻¹ PF) y Zn (0,00234-0,00513 g kg⁻¹ PF) destacaron positivamente en los genotipos 'NK-08/362' (6,37 g kg⁻¹ PF), 'Kasta' (6,02 g kg⁻¹ PF) y 'CIP-7002/34' (5,93 g kg⁻¹ PF) en el caso del K, 'NK-08/349' (0,305 g kg⁻¹ PF), 'Entzia' (0,296 g kg⁻¹ PF) y 'Blue Congo' en el caso del Mg, 'NK-08/362' (0,0131 g kg⁻¹ PF), 'CIP-7002/34' (0,0125 g kg⁻¹ PF) y 'Entzia' (0,0121 g kg⁻¹ PF) en el caso del Fe y 'Blue Congo' (0,00534 g kg⁻¹ PF), 'NK-08/362' (0,00528 g kg⁻¹ PF) y 'Entzia' (0,00492 g kg⁻¹ PF) en el caso del Zn (Tabla 3.6). Entre las concentraciones más bajas obtenidas destacaron los cultivares 'Vitelotte Noir' (2,64 g kg⁻¹ PF), 'Rosa Roter' (2,89 g kg⁻¹ PF) y 'Roja Ojosa' (3,48 g kg⁻¹ PF) para el K, 'Purple Peruvian' (0,125 g kg⁻¹ PF), 'Vitelotte Noir' (0,141 g kg⁻¹ PF) y 'Rosa Roter' (0,161 g kg⁻¹ PF) para el Mg, 'Rosa Roter' (0,00481 g kg⁻¹ PF), 'Purple Peruvian' (0,00544 g kg⁻¹ PF) y 'Rouge de Flandes' (0,00646 g kg⁻¹ PF) para el Fe y 'Purple Peruvian' (0,00234 g kg⁻¹ PF), 'Rosa Roter' (0,00237 g kg⁻¹ PF) y 'Rouge de Flandes' (0,00309 g kg⁻¹ PF) para el Zn.

Los detalles acerca de la variabilidad de las medias genotípicas del contenido de K, Mg, Fe y Zn en los distintos ambientes se recogen en la Tabla 3.1 (Anexo 3). En el caso de los minerales Mg, Fe y Zn, la media ambiental fue significativamente mayor en el ambiente ECO₂₀₁₅ (Mg = 0,228, Fe = 0,110 y Zn = 0,00457 g kg⁻¹ PF), seguido por ITU₂₀₁₅ (Mg = 0,217, Fe = 0,102 y Zn = 0,00433 g kg⁻¹ PF), CON₂₀₁₅ (Mg = 0,198, Fe = 0,00760 y Zn = 0,00354 g kg⁻¹ PF) y CON₂₀₁₄ (Mg = 0,184, Fe = 0,00657 y Zn = 0,00346 g kg⁻¹ PF), siendo mayor en el ambiente ITU₂₀₁₅ en el caso del K (5,10 g kg⁻¹ PF), seguido por ECO₂₀₁₅ (5,03 g kg⁻¹ PF), CON₂₀₁₄ (4,11 g kg⁻¹ PF) y CON₂₀₁₄ (3,61 g kg⁻¹ PF).

No obstante, algunos genotipos mostraron concentraciones inferiores o superiores a las esperadas en base a la media ambiental. Tal es el caso del K en los cultivares 'Rosa Roter' (2,69 g kg⁻¹ PF en ITU₂₀₁₅ y 4,50 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₅) y 'Roja Ojosa' (1,46 g kg⁻¹ PF en ITU₂₀₁₅ y 4,46 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₅), del Mg en las clones avanzados 'NK-08/360' (0,135 g kg⁻¹ PF en ECO₂₀₁₅ y 0,327 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₄) y 'NK-08/362' (0,130 g kg⁻¹ PF en ECO₂₀₁₅ y 0,202 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₄), del Fe en el cultivar 'CIP-7002/34' (0,00674 g kg⁻¹ PF en ECO₂₀₁₅ y 0,0117 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₄) y en la línea de mejora 'NK-08/360' (0,00625 g kg⁻¹ PF en ECO₂₀₁₅ y 0,00926 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₄) y del Zn en los cultivares 'CIP-7002/34' (0,00471 g kg⁻¹ PF en ECO₂₀₁₅ y 0,00566 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₄) y 'Fenton' (0,00312 g kg⁻¹ PF en ECO₂₀₁₅ y 0,00502 g kg⁻¹ PF en CON₂₀₁₄).

Considerando un nivel de significación de $p \leq 0,05$ o inferior, la partición de las sumas de cuadrados de la interacción GEI en componentes individuales de la varianza (σ^2_i) reflejó que 10 de los 21 genotipos fueron inestables para la concentración de K (48%) (Tabla 3.6).

Cuando el efecto lineal del índice ambiental fue corregido (s^2_i), solo seis (29%) de ellos fueron clasificados como inestables para K (cvs. 'CIP-7002/34', 'Jesús', 'Morada', 'Purple Peruvian', 'Valfi' y la línea de mejora 'NK-08/362'; $p \leq 0,01$). Un total de 14 (67%) y 11 genotipos (52%) respectivamente fueron considerados inestables para Mg antes y después de corregir la heterogeneidad ambiental. Un total de 14 (67%) y 10 inestabilidades (48%) fueron halladas para los caracteres Fe y Zn respectivamente tras la eliminación de la heterogeneidad ambiental. Entre los genotipos estables y con alta concentración de minerales destacaron 'Kasta' y 'Blue Congo' para el K (6,02 y 5,27 g kg⁻¹ PF), 'NK-08/349' y 'NK-08/360' para el Mg (0,305 y 0,235 g kg⁻¹ PF), 'Bleu de La Manche' y 'British Columbia Blue' (0,0103 y 0,00762 g kg⁻¹ PF) y 'Blue Congo' y 'CIP-7002/34' (0,00534 y 0,00480 g kg⁻¹ PF).

Tabla 3.6. BLUPs (media) de la concentración de minerales en la colección evaluada en cuatro ambientes y su estabilidad antes (σ^2_i) y después de corregir la heterogeneidad ambiental (s^2_i).

Genotipo	K	σ^2_i	s^2_i	Mg	σ^2_i	s^2_i	Fe	σ^2_i	s^2_i	Zn	σ^2_i	s^2_i
Bleu de La Manche	3,99	ns	ns	0,231	ns	ns	0,0103	**	ns	0,00474	*	*
Blue Congo	5,27	*	ns	0,262	**	**	0,00949	**	**	0,00534	ns	ns
Blue Star	3,76	ns	ns	0,188	**	**	0,00781	**	**	0,00309	**	*
British Columbia Blue	3,81	ns	ns	0,190	**	**	0,00762	ns	ns	0,00347	**	ns
CIP-7002/34	5,93	ns	**	0,188	**	**	0,0125	**	**	0,00480	**	ns
Entzia	4,51	**	ns	0,296	**	**	0,0121	**	**	0,00492	**	**
Fenton	3,81	ns	ns	0,230	**	ns	0,0108	**	**	0,00446	**	**
Highland Burgundy Red	4,84	ns	ns	0,189	**	**	0,00929	*	*	0,00455	**	**
Jesús	5,07	ns	**	0,222	ns	ns	0,00894	**	**	0,00376	ns	ns
Kasta	6,02	**	ns	0,193	ns	ns	0,00666	*	*	0,00412	**	**
Morada	4,41	ns	**	0,220	*	**	0,00648	ns	ns	0,00386	ns	ns
NK-08/349	4,74	*	ns	0,305	**	ns	0,00971	*	*	0,00513	**	*
NK-08/360	4,93	*	ns	0,235	**	ns	0,00991	**	**	0,00357	*	ns
NK-08/362	6,37	*	**	0,210	**	**	0,0131	**	**	0,00528	**	**
Purple Peruvian	4,04	**	**	0,125	ns	ns	0,00544	ns	ns	0,00234	*	ns
Roja Ojosa	3,48	**	ns	0,167	**	*	0,00730	*	ns	0,00407	**	**
Rosa Roter	2,89	*	ns	0,161	**	**	0,00481	ns	ns	0,00237	ns	ns
Rouge de Flandes	4,86	**	ns	0,193	ns	ns	0,00646	*	*	0,00309	*	*
Valfi	4,23	ns	**	0,208	ns	ns	0,00695	ns	ns	0,00405	**	ns
Violet Queen	4,16	ns	ns	0,189	*	**	0,00722	*	**	0,00338	ns	ns
Vitelotte Noir	2,64	ns	ns	0,141	ns	ns	0,00777	*	**	0,00308	ns	ns
Media	4,46			0,207			0,00860			0,00397		

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$.

La Figura 3.4 muestra gráficamente un ejemplo de representación de los tipos de interacción GEI derivadas de la Tabla 3.6 para el Fe. La ausencia de interacción GEI (σ^2_{ij}) se caracteriza por un estrecho paralelismo entre la línea que une las medias de los ambientes y la línea que une las medias de un genotipo en distintos ambientes. La GEI viene determinada por la desviación de dicha correlación. Los datos representados corresponden a los siguientes genotipos, que abarcaron todas las interacciones posibles: 'British Columbia Blue' (σ^2_{ij} y s^2_{ij} no significativos), 'Rosa Roter' (σ^2_{ij} ; $p \leq 0,05$ y s^2_{ij} no significativo), 'Bleu de La Manche' (σ^2_{ij} ; $p \leq 0,01$ y s^2_{ij} no significativo), 'Highland Burgundy Red' (σ^2_{ij} ; $p \leq 0,05$ y s^2_{ij} ; $p \leq 0,05$), 'Jesús' (σ^2_{ij} ; $p \leq 0,05$ y s^2_{ij} ; $p \leq 0,01$), 'NK-08/360' (σ^2_{ij} ; $p \leq 0,01$ y s^2_{ij} ; $p \leq 0,05$) y 'Blue Congo' (σ^2_{ij} y s^2_{ij} ; $p \leq 0,01$).

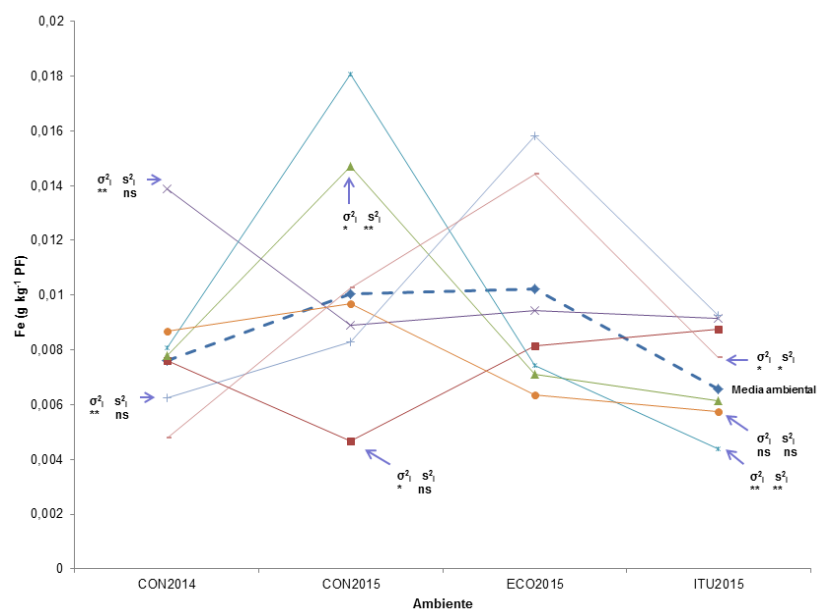


Figura 3.4. Representación gráfica que ejemplifica los tipos de interacción GEI en cuatro ambientes derivada de la Tabla 3.6 para el mineral Fe (^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$).

El análisis AMMI para la concentración de K, Mg, Fe y Zn se recoge en la Tabla 3.7. Los tratamientos acumularon la mayor parte de la variabilidad observada: 51% para el Fe, 64% para el Zn, 70% para el K y 78% para el Mg. Dentro de estos, las sumas de cuadrados de la GEI contabilizó un porcentaje superior a la de genotipos y ambientes respecto a la suma de cuadrados total, situándose entre un 16% (Zn) y un 49% (Mg). Los IPCA 1 y 2 fueron significativos en todos los minerales evaluados ($p \leq 0,01$), constituyendo en cada caso un 53 y un 34% de la suma de cuadrados de la GEI (GEI SS) respectivamente para el K, un 59 y un 29% de la GEI SS para el Mg, un 59 y un 35% de la GEI SS para el Fe, así como un 47% de la GEI SS para el Zn.

CAPÍTULO 3. Resultados

Tabla 3.7. Análisis AMMI para la concentración de minerales en la colección de genotipos evaluados en seis ambientes.

Fuentes de variación	gl	MS	K % Total SS ¹	% GEI SS ²	MS	Mg % Total SS	% GEI SS	MS	Fe % Total SS	% GEI SS	MS	Zn % Total SS	% GEI SS
Total	250	3,72			0,00754			0,0000406			0,0000105		
Rep (E)	6	1,32 ^{ns}			0,00226 ^{ns}			0,00000736 ^{ns}			0,00000271 ^{ns}		
Tratamientos	83	7,93**	70,1		0,0177**	77,7		0,0000619**	50,6		0,0000674**	63,8	
Genotipo (G)	20	11,1**	23,9		0,0238**	25,2		0,0000634**	12,5		0,0000968**	7,40	
Ambiente (E)	3	33,3**	10,8		0,0236**	3,75		0,000205**	6,06		0,0000196*	6,72	
G · E	60	5,61**	36,2		0,0154**	48,9		0,0000542**	32,0		0,00000701**	16,1	
IPCA1 ³	22	8,15**		53,3	0,0249**		59,3	0,0000870**		58,9	0,00000900**		47,0
IPCA2	20	5,77**		34,3	0,0136**		29,4	0,0000560**		34,5	0,00000900**		47,0
Residual	18	2,31 ^{ns}		12,4	0,00558 ^{ns}		10,9	0,0000130 ^{ns}		7,20	0,00000300 ^{ns}		12,8
Error	180	1,64			0,00251			0,00000822			0,00000117		

¹ % Total SS: % suma de cuadrados total.

² % GEI: % suma de cuadrados de la interacción G · E.

³ IPCA: Interaction Principal Component Analysis.

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$.

La Figura 3.5 representa la puntuación del IPCA2 frente a la media de genotipos y ambientes de los minerales K (A), Mg (B), Fe (C) y Zn (D) en la colección. Los genotipos y ambientes situados a la derecha de la línea vertical mostraron concentraciones más elevadas de minerales. Adicionalmente, los genotipos ubicados en las proximidades de la línea horizontal fueron más estables a través de los ensayos realizados en seis ambientes. En la figura se aprecian de forma gráfica algunos genotipos estables pero por debajo de la media para los minerales K (cv. 'British Columbia Blue'), Mg (cv. 'Vitelotte Noir'), Fe (cv. 'Rosa Roter') y Zn (cv. 'Violet Queen'). Entre los cultivares más estables y superiores a la media destacan 'Blue Congo' (K y Zn), 'Kasta' (Mg), 'Bleu de La Manche' (Fe).

En el gráfico AMMI que representa los dos ejes significativos ($p \leq 0,01$) IPCA1 frente a IPCA2 (Figura 3.6), los genotipos y los ambientes se dispersaron generalmente en torno al centro, indicando la existencia de fuertes interacciones entre genotipos y ambientes en respuesta a factores bióticos y abióticos que subyacen la puntuación de los ejes IPCA. Los genotipos y ambientes cuyas coordenadas se encuentran próximas presentan un patrón de interacción similar, mientras que aquellos distantes muestran patrones distintos. A diferencia de los más dispersos, los genotipos próximos al centro no son sensibles a las fuerzas interactivas asociadas al ambiente.

En este sentido, algunos ejemplos de genotipos menos sensibles a este tipo de interacción fueron 'British Columbia Blue' (K), 'Valfi' (Mg y Fe) y 'Vitelotte Noir' (Zn). La longitud del vector asociado al ambiente está positivamente correlacionada con la fuerza de la interacción que ejerce dicho ambiente sobre los genotipos. Por último, los genotipos que se clasificaron en un mismo cuadrante que un ambiente determinado presentaron interacciones positivas con dicho ambiente, mientras que aquellos que se ubicaron en cuadrantes opuestos mostraron interacciones negativas.

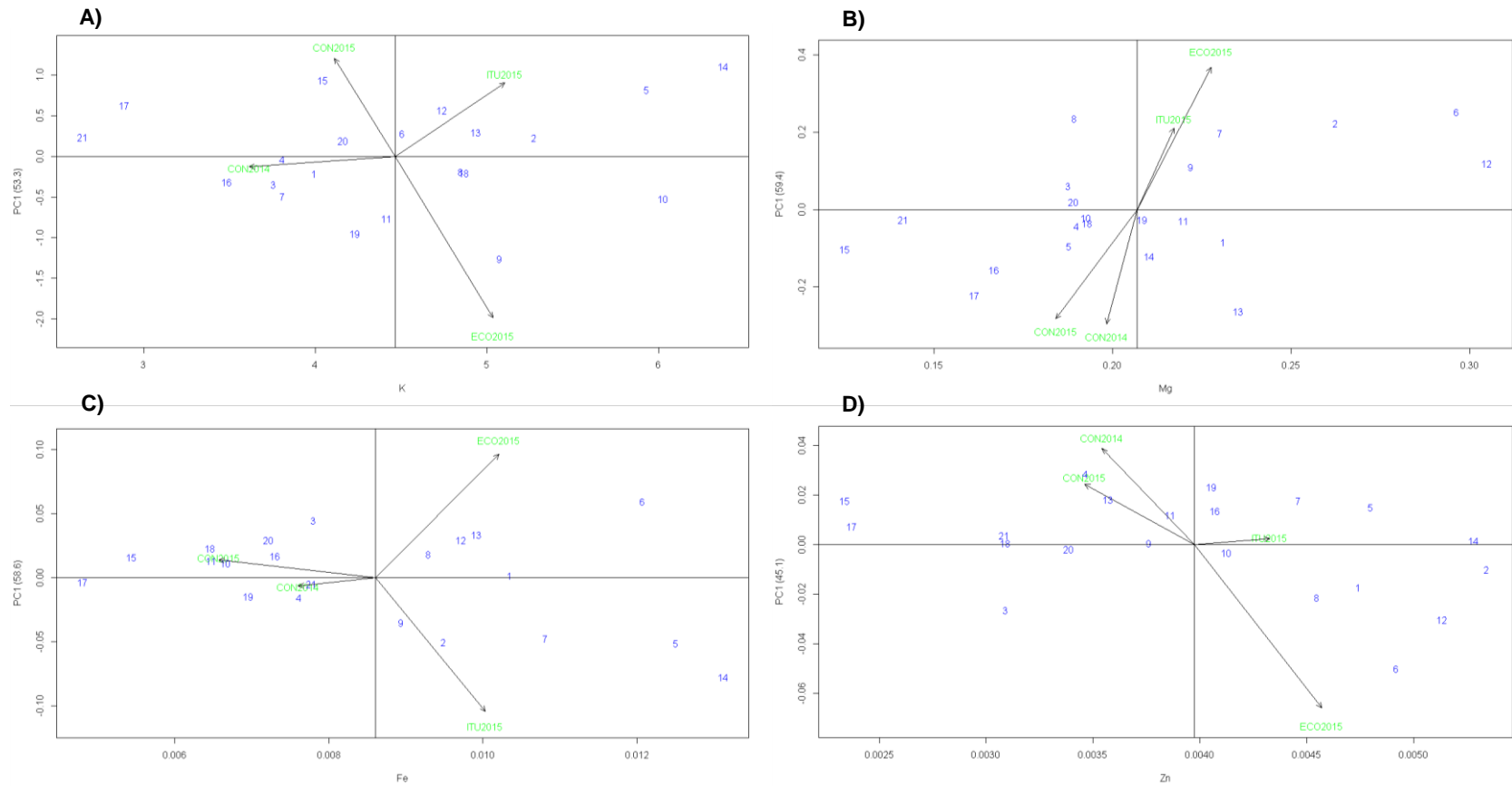


Figura 3.5. Puntuación del IPCA1 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) K, B) Mg, C) Fe y D) Zn.

Clave de los genotipos: 1 = 'Bleu de La Manche', 2 = 'Blue Congo', 3 = 'Blue Star', 4 = 'British Columbia Blue', 5 = 'CIP-7002/34', 6 = 'Entzia', 7 = 'Fenton', 8 = 'Highland Burgundy Red', 9 = 'Jesús', 10 = 'Kasta', 11 = 'Morada', 12 = 'NK-08/349', 13 = 'NK-08/360', 14 = 'NK-08/362', 15 = 'Purple Peruvian', 16 = 'Rouge de Flandes', 17 = 'Roja Ojosa', 18 = 'Rosa Roter', 19 = 'Valfi', 20 = 'Violet Queen' y 21 = 'Vitelotte Noir'.

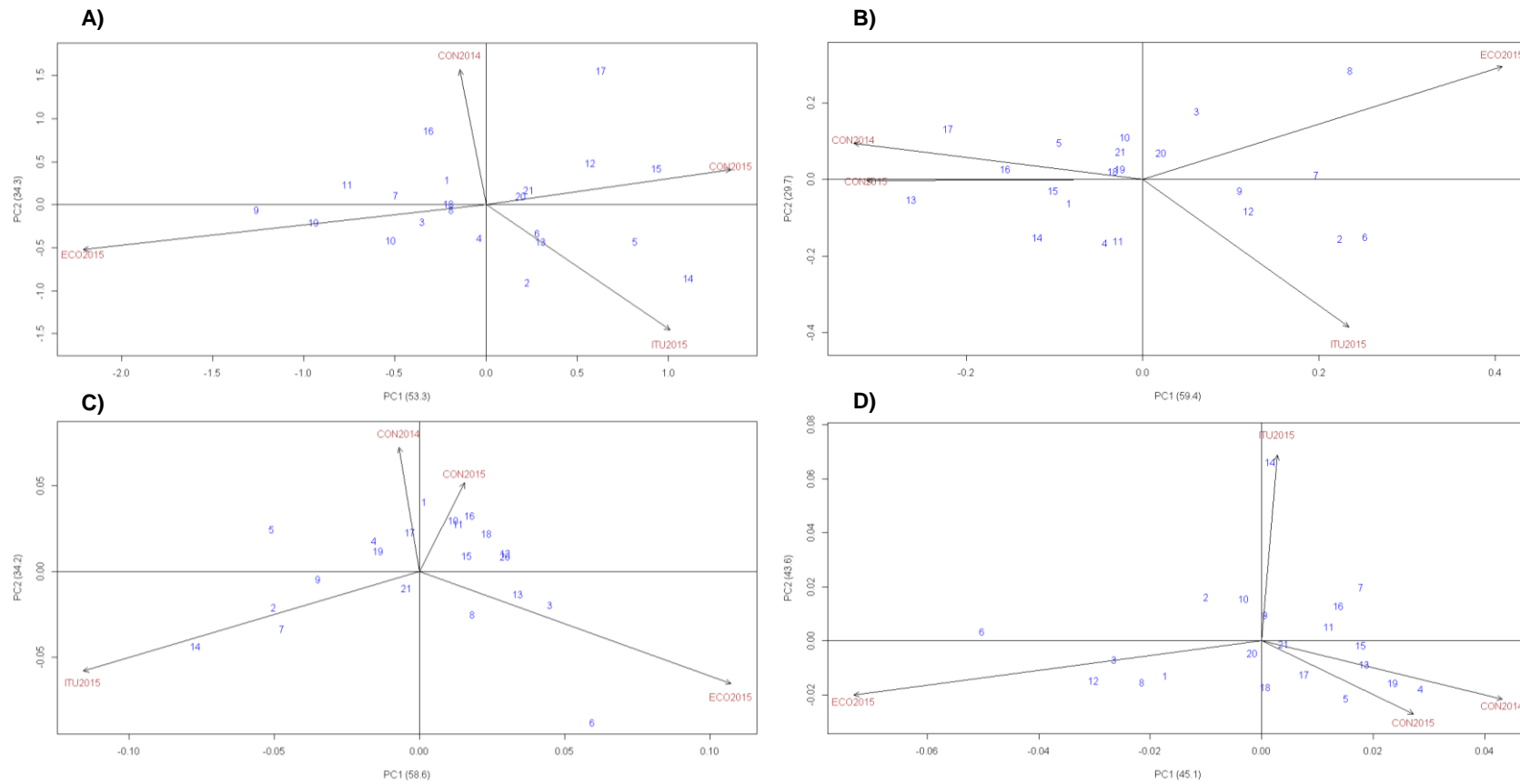


Figura 3.6. Puntuación del IPCA2 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) K, B) Mg, C) Fe y D) Zn.

Clave de los genotipos: 1 = 'Bleu de La Manche', 2 = 'Blue Congo', 3 = 'Blue Star', 4 = 'British Columbia Blue', 5 = 'CIP-7002/34', 6 = 'Entzia', 7 = 'Fenton', 8 = 'Highland Burgundy Red', 9 = 'Jesús', 10 = 'Kasta', 11 = 'Morada', 12 = 'NK-08/349', 13 = 'NK-08/360', 14 = 'NK-08/362', 15 = 'Purple Peruvian', 16 = 'Rouge de Flandes', 17 = 'Roja Ojosa', 18 = 'Rosa Roter', 19 = 'Valfi', 20 = 'Violet Queen' y 21 = 'Vitelotte Noir'

A pesar de que la Figura 3.7 aporta una información útil acerca de los patrones de interacción de los genotipos y los ambientes y su estabilidad, el modelo AMMI no aporta una información integrada de la estabilidad basada en las puntuaciones obtenidas en IPCA1 e IPCA2. Para establecer un *ranking* en términos de estabilidad basado en el análisis AMMI se calcularon los parámetros ASV e YSI (Tabla 3.8). En base al índice ASV, los genotipos más estables fueron: 'Highland Burgundy Red' (0,245), 'Rouge de Flandes' (0,257) y 'Violet Queen' (0,260) para el K, 'Valfi' (0,0466), 'Rouge de Flandes' (0,0529) y 'Violet Queen' (0,0761) para el Mg, 'Vitelotte Noir' (0,0114), 'Valfi' (0,0223) y 'Rosa Roter' (0,0231) para el Fe y 'Vitelotte Noir' (0,00403), 'Violet Queen' (0,00477) y 'Jesús' (0,00961) para el Zn.

Por el contrario, los genotipos más inestables fueron: 'Rosa Roter' (1,74), 'NK-08/362' (1,62) y 'Jesús' (1,57) para el K, 'Highland Burgundy Red' (0,438), 'Entzia' (0,388) y 'NK-08/360' (0,376) para el Mg, 'Entzia' (0,118), 'NK-08/362' (0,110) y 'CIP-7002/34' (0,0710) para el Fe y 'NK-08/362' (0,0663), 'Entzia' (0,0512) y 'Blue Star' (0,0341) para el Zn. Considerando la combinación de rendimiento y la estabilidad, los genotipos superiores fueron 'NK-08/362', 'Kasta' y 'CIP-7002/34' (K), 'NK-08/349', 'Entzia' y 'Blue Congo' (Mg), 'NK-08/362', 'CIP-7002/34' y 'Entzia' (Fe) y 'Blue Congo', 'NK-08/362' y 'NK-08/349' (Zn).

La Tabla 3.9 muestra esta misma información para los ambientes evaluados. Según el índice ASV, el ambiente CON₂₀₁₅ (0,630, 0,0631 y 0,0413) fue clasificado como el ambiente más estable para la concentración de los minerales Mg, Fe y Zn respectivamente, seguido de ITU₂₀₁₅ (0,636), CON₂₀₁₄ (0,667) y CON₂₀₁₅ (0,882) en el caso del Mg, CON₂₀₁₄ (0,0814), ECO₂₀₁₅ (0,198) e ITU₂₀₁₅ (0,210) en el caso del Fe y CON₂₀₁₄ (0,0507), ITU₂₀₁₅ (0,0765) y ECO₂₀₁₅ (0,0791). En el caso del K, el ambiente más estable fue CON₂₀₁₄ (1,75), seguido de CON₂₀₁₅ (2,13), ITU₂₀₁₅ (2,26) y ECO₂₀₁₅ (3,48). El *ranking* final combinado de estabilidad y rendimiento basado en el índice YSI situó a los ambientes ITU₂₀₁₅ y ECO₂₀₁₅ en las primeras posiciones para los minerales Mg, Fe y Zn, quedando ITU₂₀₁₅ y CON₂₀₁₅ en la cabeza del *ranking* para el K. El ambiente CON₂₀₁₄ fue el menos estable para Mg, Fe y Zn, quedando ECO₂₀₁₅ en el último puesto en el caso del K.

Tabla 3.8. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de genotipos para contenido de los minerales K, Mg, Fe y Zn: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI).

Genotipo	K					Mg					Fe					Zn				
	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI
Bleu de La Manche	3,99	0,395	21	6	15	0,231	0,134	11	6	5	0,0103	0,0407	18	13	5	0,00474	0,0218	18	12	6
Blue Congo	5,27	0,947	17	13	4	0,262	0,352	21	18	3	0,00949	0,0690	25	17	8	0,00534	0,0193	11	10	1
Blue Star	3,81	0,391	22	5	17	0,190	0,177	24	11	13	0,00762	0,0271	18	5	13	0,00347	0,0341	34	19	15
British Columbia Blue	3,76	0,476	25	7	18	0,188	0,199	30	13	17	0,00781	0,0621	27	16	11	0,00309	0,0279	33	16	17
CIP-7002/34	5,93	1,11	19	16	3	0,188	0,165	25	9	16	0,0125	0,0710	21	19	2	0,00480	0,0263	18	13	5
Entzia	4,51	0,48	18	8	10	0,296	0,388	22	20	2	0,0121	0,1180	24	21	3	0,00492	0,0512	24	20	4
Fenton	3,81	0,624	26	10	16	0,230	0,279	22	16	6	0,0108	0,0704	22	18	4	0,00446	0,0269	23	15	8
Highland Burgundy Red	4,84	0,245	9	1	8	0,189	0,438	35	21	14	0,00929	0,0347	17	8	9	0,00455	0,0266	21	14	7
Jesús	5,07	1,57	24	19	5	0,222	0,158	15	8	7	0,00894	0,0461	24	14	10	0,00376	0,00961	16	3	13
Kasta	6,02	0,770	13	11	2	0,193	0,115	17	5	12	0,00666	0,0335	24	7	17	0,00412	0,0160	15	6	9
Morada	4,41	0,979	26	15	11	0,220	0,165	18	10	8	0,00648	0,0327	24	6	18	0,00386	0,0133	16	4	12
NK-08/349	4,74	0,862	21	12	9	0,305	0,188	13	12	1	0,00971	0,0401	19	12	7	0,00513	0,0341	21	18	3
NK-08/360	4,93	0,570	15	9	6	0,235	0,376	23	19	4	0,00991	0,0462	21	15	6	0,00357	0,0206	25	11	14
NK-08/362	6,37	1,62	21	20	1	0,210	0,228	24	15	9	0,0131	0,110	21	20	1	0,00528	0,0663	23	21	2
Purple Peruvian	4,04	1,24	32	18	14	0,215	0,148	28	7	21	0,00544	0,0232	24	4	20	0,00234	0,0181	29	8	21
Roja Ojosa	3,48	0,948	33	14	19	0,167	0,223	32	14	18	0,00730	0,0394	24	10	14	0,00407	0,0191	19	9	10
Rosa Roter	2,89	1,74	41	21	20	0,161	0,340	36	17	19	0,00481	0,0231	24	3	21	0,00237	0,0145	15	5	20
Rouge de Flandes	4,86	0,257	9	2	7	0,193	0,0529	13	2	11	0,00646	0,0374	28	9	19	0,00309	0,0171	25	7	18
Valfi	4,23	1,20	29	17	12	0,208	0,0466	11	1	10	0,00695	0,0223	18	2	16	0,00405	0,0284	28	17	11
Violet Queen	4,16	0,260	16	3	13	0,189	0,0761	18	3	15	0,00722	0,0395	26	11	15	0,00338	0,00477	18	2	16
Vitelotte Noir	2,64	0,339	25	4	21	0,141	0,0817	24	4	20	0,00777	0,0114	13	1	12	0,00308	0,00403	20	1	19

CAPÍTULO 3. Resultados

Tabla 3.9. Valor AMMI medio estimado y ranking de ambientes para contenido de los minerales K, Mg, Fe y Zn: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI).

Ambiente	K					Mg					Fe					Zn				
	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI
CON ₂₀₁₄	3,61	1,75	4	1	3	0,198	0,667	3	3	4	0,00760	0,0814	3	2	4	0,00354	0,0507	3	2	4
CON ₂₀₁₅	4,11	2,13	3	2	2	0,184	0,630	4	1	3	0,00657	0,0631	4	1	3	0,00346	0,0413	4	1	3
ECO ₂₀₁₅	5,03	3,48	2	4	4	0,228	0,882	1	4	2	0,0102	0,198	2	3	2	0,00457	0,0791	1	4	2
ITU ₂₀₁₅	5,10	2,26	1	3	1	0,218	0,636	2	2	1	0,0100	0,210	1	4	1	0,00433	0,0765	2	3	1

Los coeficientes de correlación de Pearson (r_p) se muestran en la Figura 3.7. Estos fueron positivas y significativas ($p \leq 0,01$) entre todos los minerales evaluados: K-Mg (0,271), K-Fe (0,307), K-Zn (0,229), Mg-Fe (0,330), Mg-Zn (0,421) y Fe-Zn (0,520).

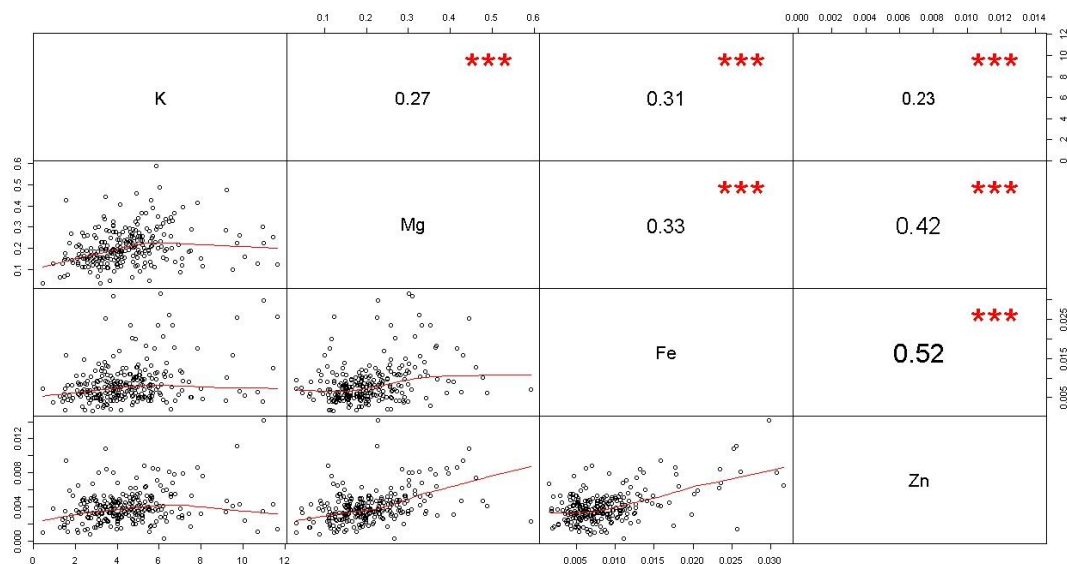


Figura 3.7. Coeficientes de correlación de Pearson entre los minerales evaluados en la colección.

3.4.1.2. Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

Como muestra la Tabla 3.10, se determinó la existencia de diferencias significativas entre genotipos y ambientes para todos los caracteres evaluados ($p \leq 0,01$). Se registraron interacciones GEI significativas para los caracteres AMT, FST, CT y CAH ($p \leq 0,01$). La mayor parte de la variabilidad fue atribuida al genotipo. La partición de la varianza total en componentes individualizados mostró que tanto los componentes asociados al genotipo, como al ambiente y a la GEI fueron significativos ($p \leq 0,01$).

La heterogeneidad asociada al índice ambiental contabilizó el 91% (AMT), 83% (FST), 70% (CT), 90% (CAH_{ABTS}) y 88% (CAH_{DPPH}) respecto a la suma de cuadrados de la interacción en cada caso. La H^2 estimada para los caracteres AMT, FST, CT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} a partir de los datos procedentes de seis ambientes de cultivo y sus respectivos intervalos de confianza fue de 0,947 (0,832-0,981) para el AMT, 0,917 (0,852-0,952) para FST, 0,950 (0,911-0,975) para CT, 0,887 (0,799-0,945) para el CAH_{ABTS} y 0,850 (0,734-0,927) para CAH_{DPPH}.

Tabla 3.10. Cuadrados medios, estimaciones de los parámetros de la varianza, heredabilidad en sentido amplio e intervalos de confianza al 95% para los caracteres relacionados con el contenido de AMT, FST, CT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}.

Fuente de variación	gl	AMT	FST	MS CT	CAH _{ABTS}	CAH _{DPPH}
Total	376	0,0834	0,448	0,000274	0,0000558	0,0000501
Genotipo (G)	20	1,26**	4,98**	0,00341**	0,000553**	0,000440**
Ambiente (E)	5	0,183**	3,06**	0,00151**	0,000504**	0,000437**
Rep (E)	10	0,00314 ^{ns}	0,0857 ^{ns}	0,0000517 ^{ns}	0,00000846*	0,0000103*
G · E	100	0,0479**	0,413**	0,000171**	0,0000625**	0,0000659**
Heterogeneidad	20	0,219**	1,71**	0,000600**	0,000280**	0,0000300**
Residual G · E	80	0,00520 ^{ns}	0,0871 ^{ns}	0,000100 ^{ns}	0,00000875 ^{ns}	0,00000100 ^{ns}
Error	240	0,00222	0,0476	0,0000405	0,00000425	0,00000480
Componentes de la varianza						
σ^2_G		0,0152**	0,254**	0,000180**	0,0000273**	0,00000625**
σ^2_E		0,00214**	0,0418**	0,0000211**	0,00000693**	0,00000456**
$\sigma^2_{Rep(E)}$		0,0000216 ^{ns}	0,00250 ^{ns}	0,000000560 ^{ns}	0,000000264*	0,000000116**
$\sigma^2_{G \cdot E}$		0,0152**	0,122**	0,0000435**	0,0000195**	0,00000581**
σ^2_{Error}		0,00222	0,0476	0,0000405	0,00000425	0,00000480
Heredabilidad¹						
H ²		0,947	0,917	0,950	0,887	0,850
Cl _s		0,981	0,952	0,975	0,945	0,927
Cl _i		0,832	0,852	0,911	0,799	0,734

¹ H²: heredabilidad en sentido amplio, Cl_s y Cl_i: límites superior e inferior del intervalo de confianza de H² (95%).

^{ns} no significativo, * Significativo a p ≤ 0,05 y ** Significativo a p ≤ 0,01.

Las concentraciones medias de AMT (0,0413-1,28 g CGE kg⁻¹ PF) fueron mayores en los cultivares ‘Violet Queen’ (1,28 g CGE kg⁻¹ PF), ‘Purple Peruvian’ (0,319 g CGE kg⁻¹ PF) y ‘Vitelotte Noir’ (0,309 g CGE kg⁻¹ PF), mientras que los valores más bajos se obtuvieron en los genotipos ‘Kasta’ (0,0413 g CGE kg⁻¹ PF), ‘NK-08/360’ (0,0419 g CGE kg⁻¹ PF) y ‘Morada’ (0,0432 g CGE kg⁻¹ PF) (Tabla 3.11). Al igual que en el caso de AMT, las concentraciones de FST (0,424-2,67 g GAE kg⁻¹ PF) más elevadas se determinaron en los cultivares intensamente pigmentados ‘Violet Queen’ (2,67 g GAE kg⁻¹ PF), ‘Vitelotte Noir’ (1,73 g GAE kg⁻¹ PF) y ‘Purple Peruvian’ (1,36 g GAE kg⁻¹ PF), mientras que las más bajas se obtuvieron en los genotipos ‘NK-08/360’ (0,424 g GAE kg⁻¹ PF), ‘CIP-7002/34’ (0,500 g GAE kg⁻¹ PF) y ‘Morada’ (0,513 g GAE kg⁻¹ PF). Las concentraciones de CT (0,0123-0,0698 g LE kg⁻¹ PF) fueron mayores en los cultivares ‘CIP-7002/34’ (0,0698 g LE kg⁻¹ PF), ‘Morada’ (0,0528 g LE kg⁻¹ PF) y ‘Roja Ojosa’ (0,0378 g LE kg⁻¹ PF). Las concentraciones más bajas se cuantificaron en las línea de mejora ‘NK-08/362’ (0,0123 g LE kg⁻¹ PF) y ‘NK-08/360’ (0,0174 g LE kg⁻¹ PF), junto con el cultivar ‘Blue Congo’ (0,0164 g LE kg⁻¹ PF). En el caso del carácter CAH_{ABTS} (0,00223-0,0279 mol TE kg⁻¹ PF) y CAH_{DPPH} (0,00215-0,0204 mol TE kg⁻¹ PF), los cultivares ‘Violet Queen’ (CAH_{ABTS} = 0,0279 mol TE kg⁻¹ PF y CAH_{DPPH} = 0,0204 mol TE kg⁻¹ PF), ‘Purple Peruvian’ (CAH_{ABTS} = 0,0156 mol TE kg⁻¹ PF y CAH_{DPPH} = 0,0140 mol TE kg⁻¹ PF) y ‘Vitelotte Noir’ (CAH_{ABTS} = 0,0130 mol TE kg⁻¹ PF y CAH_{DPPH} = 0,0110 mol TE kg⁻¹ PF) destacaron por sus elevadas concentraciones.

Por el contrario, los cultivares ‘Jesús’ ($CAH_{ABTS} = 0,00223 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ y $CAH_{DPPH} = 0,00215 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), ‘Morada’ ($CAH_{ABTS} = 0,00359 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ y $CAH_{DPPH} = 0,00328 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$) y ‘Rosa Roter’ ($CAH_{ABTS} = 0,00446 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ y $CAH_{DPPH} = 0,00355 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$) mostraron concentraciones bajas de CAH.

Los detalles acerca de la variabilidad de las medias genotípicas del contenido de AMT, FST, CT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} en los distintos ambientes se recogen en la Tabla 3.2 (Anexo 3). En el caso de AMT, la media ambiental fue significativamente mayor en el ambiente ITU_{2015} ($0,258 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$), seguido por ECO_{2015} ($0,226 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$), ITU_{2014} ($0,206 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$), ECO_{2014} ($AMT = 0,151 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$), CON_{2015} ($AMT = 0,134 \text{ g CGE kg}^{-1}$) y CON_{2014} ($AMT = 0,128 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$). Para el carácter FST, la media ambiental fue más elevada en el ambiente ECO_{2015} ($1,24 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$), seguido por ITU_{2015} ($1,10 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$), ITU_{2014} ($0,903 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$), ECO_{2014} ($0,836 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$), CON_{2015} ($0,723 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$) y CON_{2014} ($0,673 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$). La media ambiental para CT se presenta a continuación en orden decreciente: CON_{2014} ($0,0315 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$), ECO_{2014} ($0,0309 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$), CON_{2015} ($0,0293 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$), ECO_{2015} ($0,0281 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$), ITU_{2015} ($0,0217 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$) y ITU_{2014} ($0,0199 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$). En el caso de la CAH_{ABTS} , la media ambiental fue superior en ECO_{2015} ($0,0115 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), seguido por ITU_{2015} ($0,00978 \text{ mol TE kg}^{-1}$), ITU_{2014} ($0,00888 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), ECO_{2014} ($0,00699 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), CON_{2014} ($0,00542 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$) y CON_{2015} ($0,00395 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$). Por último, la media ambiental de CAH_{DPPH} siguió el siguiente orden de mayor a menor: ITU_{2015} ($0,0102 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), ECO_{2015} ($0,00835 \text{ mol TE kg}^{-1}$), CON_{2015} ($0,00742 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), ITU_{2014} ($0,00569 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$), CON_{2014} ($0,00426 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$) y CON_{2015} ($0,00317 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$).

Sin embargo, determinados genotipos mostraron concentraciones inferiores o superiores a las esperadas en base a la media ambiental. Tal es el caso de AMT en los cultivares ‘Bleu de La Manche’ ($0,155 \text{ g kg}^{-1} \text{ PF}$ en ITU_{2015} y $0,192 \text{ g kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2014}) y ‘Vitelotte Noir’ ($0,356 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ITU_{2015} y $0,386 \text{ g CGE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2014}), de FST en el cultivar ‘Jesús’ ($0,339 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ECO_{2015} y $0,714 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2014}) y en la línea de mejora ‘NK-08/360’ ($0,262 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ECO_{2015} y $0,556 \text{ g GAE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2014}), del CT en el cultivar ‘Blue Congo’ ($0,00969 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2014} y $0,0142 \text{ g LE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ITU_{2014}) y en la línea de mejora ‘NK-08/362’ ($0,00989 \text{ g kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2014} y $0,0112 \text{ g kg}^{-1} \text{ PF}$ en ITU_{2014}), de CAH_{ABTS} en los genotipos ‘Jesús’ ($0,000540 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ECO_{2015} y $0,00395 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2015}) y ‘NK-08/360’ ($0,00355 \text{ g kg}^{-1} \text{ PF}$ en ECO_{2015} y $0,00450 \text{ g kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2015}) y de CAH_{DPPH} en ‘CIP-7002/34’ ($0,00219 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ITU_{2015} y $0,00351 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2015}) y ‘NK-08/360’ ($0,00198 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ en ITU_{2015} y $0,00370 \text{ mol TE kg}^{-1} \text{ PF}$ en CON_{2015}).

De acuerdo con la Tabla 3.11, considerando un nivel de significación de $p \leq 0,05$ o inferior, la partición de las sumas de cuadrados de la GEI en componentes individuales de la varianza (σ^2_i) mostró que ocho de los 21 genotipos fueron inestables para AMT (38%). Tras la corrección del efecto lineal del índice ambiental (s^2_i), únicamente cuatro de ellos (19%) fueron clasificados como inestables para AMT (cvs. 'Highland Burgundy Red', 'Purple Peruvian', 'Vitelotte Noir' y 'Violet Queen'). A pesar de que inicialmente se identificaron 16 genotipos inestables para FST (76%), finalmente, con la excepción de seis genotipos (29%) (cvs. 'Bleu de La Manche', 'Fenton', 'NK-08/362', 'Purple Peruvian', 'Rouge de Flandes' y 'Violet Queen'), todos los demás cultivares y clones avanzados fueron considerados estables para FST tras la corrección de la heterogeneidad ambiental. Un total de siete genotipos inestables fueron hallados para el carácter CT (33%), quedando reducida esta cifra a cuatro (19%) después de la eliminación de la heterogeneidad ambiental (cvs. 'Blue Star', 'Entzia', 'Morada' y 'Roja Ojosa'). Un número de 16 (76%) y 15 genotipos (71%) fueron inestables para CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} respectivamente antes de eliminar el efecto lineal del índice ambiental. Tras dicha corrección, el número de inestabilidades quedó reducido a nueve (43%) y ocho (38%) respectivamente.

Tabla 3.11. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de la colección evaluada en seis ambientes y su estabilidad antes (σ^2_i) y después de corregir la heterogeneidad ambiental (s^2_i).

Genotipo	AMT	σ^2_i	s^2_i	FST	σ^2_i	s^2_i	CT	σ^2_i	s^2_i	CAH _{ABTS}	σ^2_i	s^2_i	CAH _{DPPH}	σ^2_i	s^2_i
Bleu de La Manche	0,152	**	ns	1,16	*	*	0,0205	**	ns	0,00692	ns	ns	0,00557	ns	ns
Blue Congo	0,135	*	ns	0,851	**	ns	0,0164	ns	ns	0,00690	ns	*	0,00571	ns	*
Blue Star	0,104	ns	ns	0,713	ns	ns	0,0234	ns	*	0,00523	*	ns	0,00407	ns	ns
British Columbia Blue	0,167	ns	ns	1,06	*	ns	0,0211	ns	ns	0,00771	ns	ns	0,0064	ns	ns
CIP-7002/34	0,0714	ns	ns	0,500	*	ns	0,0698	**	ns	0,00499	**	ns	0,00393	**	ns
Entzia	0,0649	ns	ns	0,784	ns	ns	0,0201	*	*	0,00504	**	ns	0,00392	**	ns
Fenton	0,153	ns	ns	0,866	ns	*	0,0210	ns	ns	0,00624	*	**	0,00504	*	**
Highland Burgundy Red	0,222	**	**	1,21	ns	ns	0,0343	ns	ns	0,00996	**	*	0,00834	**	*
Jesús	0,0624	ns	ns	0,587	**	ns	0,0191	ns	ns	0,00223	**	*	0,00215	**	ns
Kasta	0,0413	ns	ns	0,776	ns	ns	0,0221	ns	ns	0,00535	**	ns	0,00418	**	ns
Morada	0,0432	ns	ns	0,513	**	ns	0,0528	**	*	0,00359	**	ns	0,00328	**	ns
NK-08/349	0,0516	ns	ns	0,538	*	ns	0,0255	ns	ns	0,00482	**	ns	0,00378	**	ns
NK-08/360	0,0419	ns	ns	0,424	**	ns	0,0174	ns	ns	0,00502	**	ns	0,00388	**	ns
NK-08/362	0,151	ns	ns	0,772	**	**	0,0123	**	ns	0,00608	ns	ns	0,00482	ns	ns
Purple Peruvian	0,319	**	**	1,36	*	**	0,0200	ns	ns	0,0156	**	*	0,0140	**	**
Roja Ojosa	0,0742	*	ns	0,551	*	ns	0,0378	**	*	0,00689	**	**	0,00554	**	**
Rosa Roter	0,0958	ns	ns	0,524	**	ns	0,0248	ns	ns	0,00446	**	ns	0,00355	**	ns
Rouge de Flandes	0,195	*	ns	1,08	**	**	0,0193	ns	ns	0,00913	**	**	0,00809	**	*
Valfi	0,124	ns	ns	0,498	**	ns	0,0205	ns	ns	0,00583	ns	ns	0,00475	ns	ns
Violet Queen	1,28	**	**	2,67	**	**	0,0232	ns	ns	0,0279	**	**	0,0204	**	**
Vitelotte Noir	0,309	**	**	1,73	**	ns	0,0432	**	ns	0,0130	**	**	0,0110	**	**
Media	0,186			0,913			0,0269			0,00775			0,00652		

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$.

El análisis AMMI para la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante se recoge en la Tabla 3.12. En todos los casos los tratamientos acumularon más del 90% de la variabilidad observada: 98% para AMT, 93% para FST, 90% para el CT, 95% para CAH_{ABTS} y 94% para el CAH_{DPPH}. Dentro de estos, el componente genético contabilizó un porcentaje superior al de ambientes (~3-12%) y GEI respecto a la suma de cuadrados total (~15-35%), situándose entre un 47% (CAH_{DPPH}) y un 80% (AMT). Los IPCA 1 y 2 fueron significativos en todos los caracteres evaluados ($p \leq 0,01$), constituyendo en cada caso en torno a un 95 y un 3% de la suma de GEI SS respectivamente para AMT, un 85 y un 9% de la GEI SS para el FST, un 76 y un 12% de la GEI SS para el CT, un 91 y un 4% de la GEI SS para CAH_{ABTS} y un 90 y un 4% de la GEI SS para CAH_{DPPH}.

Tabla 3.12. Análisis AMMI para la concentración de AMT, FST, CT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} en la colección de genotipos evaluados en seis ambientes.

Fuentes de variación	gl	AMT		FST		CT				
		MS	% Total SS ¹	% GEI SS ²	MS	% Total SS	% GEI SS	MS	% Total SS	% GEI SS
Total	376	0,0834			0,448			0,000274		
Rep (E)	6	0,00314 ^{ns}			0,0857 ^{ns}			0,0000517 ^{ns}		
Tratamientos	125	0,246**	98,2		1,25**	92,8		0,0000619**	90,0	
Genotipo (G)	20	1,26**	80,4		4,98**	59,1		0,00341**	66,1	
Ambiente (E)	5	0,183**	2,92		3,06**	9,09		0,00151**	7,32	
G · E	100	0,0479**	15,3		0,413**	24,5		0,000171**	16,6	
IPCA1 ³	24	0,189**		94,7	1,46**		84,5	0,000540**		75,8
IPCA2	22	0,00587**		2,70	0,164**		8,72	0,0000940**		12,1
Residual	54	0,00243 ^{ns}		2,74	0,0502 ^{ns}		6,57	0,0000383 ^{ns}		12,1
Error	180	0,00222			0,0476			0,0000405		

Tabla 3.12. Continuación.

Fuentes de variación	gl ¹	CAH _{ABTS}		CAH _{DPPH}			
		MS ²	% Total SS ³	% G · E SS ⁴	MS	% Total SS	% G · E SS
Total	376	0,0000558			0,0000501		
Rep (E)	6	0,00314*			0,0000103*		
Tratamientos	125	0,246**	94,6		0,000141**	93,6	
Genotipo (G)	20	0,000553**	52,9		0,000440**	46,8	
Ambiente (E)	5	0,000506**	12,0		0,000437**	11,6	
G · E	100	0,0000623**	29,8		0,0000659**	35,1	
IPCA1 ⁵	24	0,000235**		90,5	0,000247**		90,0
IPCA2	22	0,0000100**		3,53	0,0000110**		3,67
Residual	54	0,00000707 ^{ns}		6,13	0,00000767 ^{ns}		6,29
Error	180	0,00000423			0,00000480		

¹ % Total SS: % suma de cuadrados total.

² % G · E: % suma de cuadrados de la interacción G · E.

³ IPCA: Interaction Principal Component Analysis.

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$.

Al igual que en el caso de los minerales, la Figura 3.8 representa la puntuación del IPCA2 frente a la media de genotipos y ambientes de los caracteres AMT(A), FST (B), CT (C), CAH_{ABTS} (D) y CAH_{DPPH} (E) en la colección. Los genotipos y ambientes situados a la derecha de la línea vertical mostraron concentraciones más elevadas de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Por el contrario, los genotipos ubicados en las proximidades de la línea horizontal fueron más estables a través de los ensayos realizados en seis ambientes. En la figura se aprecian de forma gráfica algunos genotipos estables pero por debajo de la media para los caracteres AMT (cv. 'Kasta'), FST (cv. 'Jesús'), CT (cv. 'Valfi'), CAH_{ABTS} (cv. 'Entzia') y CAH_{DPPH} (cv. 'CIP-7002/34'). Entre los cultivares más estables y superiores a la media destacan 'Rouge de Flandes' (AMT), 'Highland Burgundy Red' (FST), 'CIP-7002/34' (CT) y 'British Columbia Blue' (CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}).

En el gráfico AMMI que representa los dos ejes significativos ($p \leq 0,01$) IPCA1 frente a IPCA2 (Figura 3.9), los genotipos y los ambientes se dispersaron generalmente en torno al centro, indicando la existencia de fuertes interacciones entre genotipos y ambientes. Los genotipos y ambientes cuyas coordenadas se encuentran próximas presentan un patrón de interacción similar, mientras que los próximos al centro no son sensibles a las fuerzas interactivas asociadas al ambiente. De acuerdo con esta representación, algunos ejemplos de genotipos más estables fueron 'NK-08/362' (AMT), 'Highland Burgundy Red' (FST) y 'Bleu de La Manche' (CT) y 'British Columbia Blue' (CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}). Los genotipos clasificados en un mismo cuadrante que un ambiente determinado presentaron interacciones positivas con dicho ambiente.

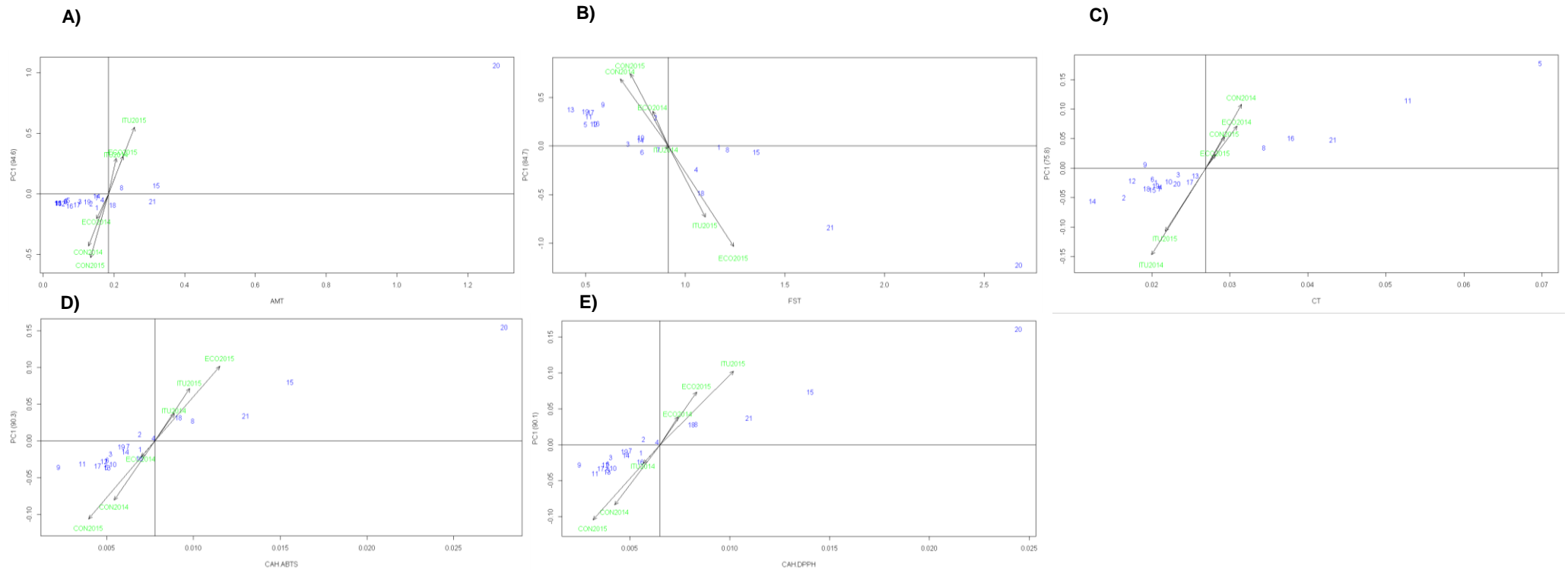


Figura 3.8. Puntuación del IPCA1 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) AMT, B) FST, C) CT, D) CAH_{ABTS} y E) CAH_{DPPH}.

Clave de los genotipos: 1 = 'Bleu de La Manche', 2 = 'Blue Congo', 3 = 'Blue Star', 4 = 'British Columbia Blue', 5 = 'CIP-7002/34', 6 = 'Entzia', 7 = 'Fenton', 8 = 'Highland Burgundy Red', 9 = 'Jesús', 10 = 'Kasta', 11 = 'Morada', 12 = 'NK-08/349', 13 = 'NK-08/360', 14 = 'NK-08/362', 15 = 'Purple Peruvian', 16 = 'Rouge de Flandes', 17 = 'Roja Ojosa', 18 = 'Rosa Roter', 19 = 'Valfi', 20 = 'Violet Queen' y 21 = 'Vitelotte Noir'.

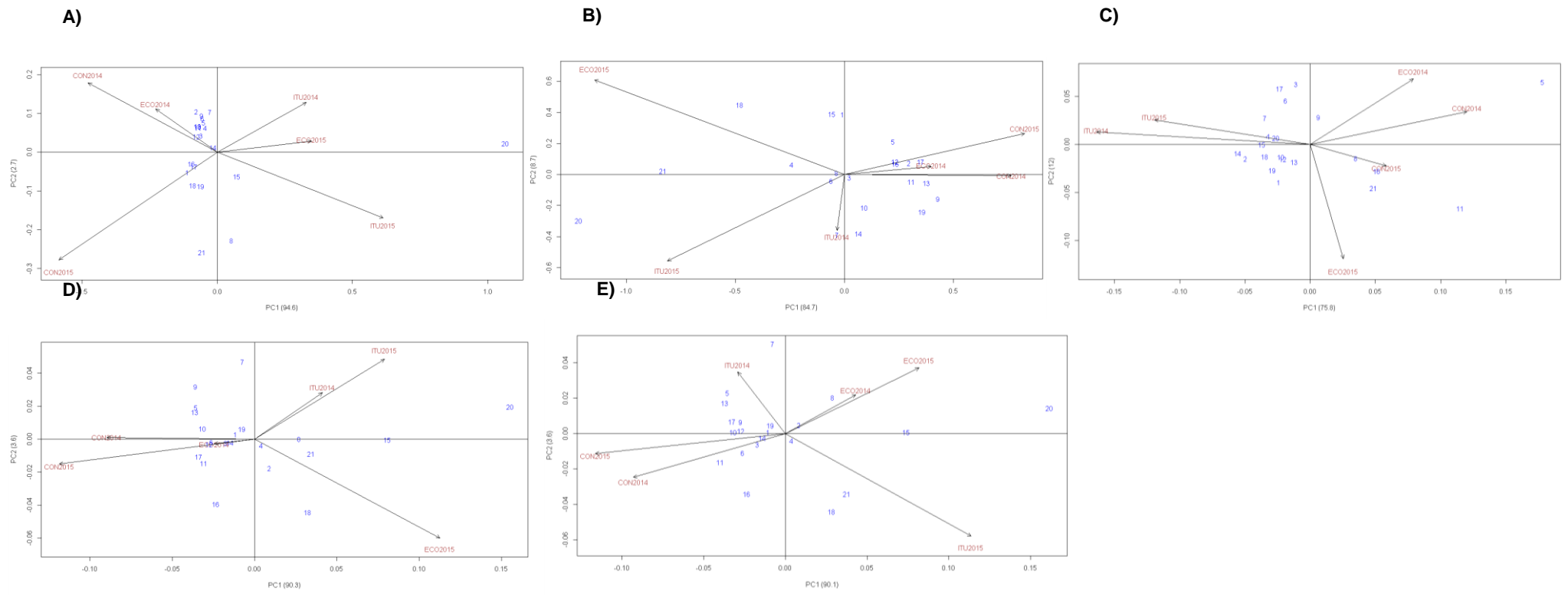


Figura 3.9. Puntuación del IPCA2 frente a la media genotípica y ambiental de los caracteres: A) AMT, B) FST, C) CT, D) CAH_{ABTS} y E) CAH_{DPPH}.

Clave de los genotipos: 1 = 'Bleu de La Manche', 2 = 'Blue Congo', 3 = 'Blue Star', 4 = 'British Columbia Blue', 5 = 'CIP-7002/34', 6 = 'Entzia', 7 = 'Fenton', 8 = 'Highland Burgundy Red', 9 = 'Jesús', 10 = 'Kasta', 11 = 'Morada', 12 = 'NK-08/349', 13 = 'NK-08/360', 14 = 'NK-08/362', 15 = 'Purple Peruvian', 16 = 'Rouge de Flandes', 17 = 'Roja Ojosa', 18 = 'Rosa Roter', 19 = 'Valfi', 20 = 'Violet Queen' y 21 = 'Vitelotte Noir'.

La Tabla 3.13 muestra los índices ASV e YSI calculados en base al modelo AMMI junto con el *ranking* de estabilidad. Los genotipos más estables fueron: 'NK-08/362' (0,0931), 'Fenton' (0,194) y 'British Columbia Blue' (0,269) para AMT, 'Blue Star' (0,0770), 'Highland Burgundy Red' (0,110) y 'Entzia' (0,192) para el FST, 'Jesús' (0,0326), 'NK-08/360' (0,0362) y 'NK-08/349' (0,0549) para el CT, 'British Columbia Blue' (0,0209), 'Valfi' (0,0396) y 'Blue Congo' (0,0487) para el CAH_{ABTS} y 'British Columbia Blue' (0,0198), 'Blue Congo' (0,0413) y 'Valfi' (0,0472) para CAH_{DPPH}.

Por el contrario, los genotipos más inestables fueron: 'Violet Queen' (6,31), 'Bleu de La Manche' (0,663) y 'Roja Ojosa' (0,573) para AMT, 'Violet Queen' (3,81), 'Vitelotte Noir' (2,60) y 'Rouge de Flandes' (1,57) para FST, 'CIP-7002/34' (0,451), 'Morada' (0,295) y 'NK-08/362' (0,140) para el CT, 'Violet Queen' (0,782), 'Purple Peruvian' (0,405) y 'NK-08/360' (0,184) para CAH_{ABTS} y 'Violet Queen' (0,809), 'Purple Peruvian' (0,370) y 'Morada' (0,201). Considerando el índice YSI, que combina el rendimiento y la estabilidad, los genotipos superiores fueron 'Violet Queen', 'Purple Peruvian' y 'Vitelotte Noir' en el caso de AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} y los cultivares 'CIP-7002/34', 'Morada' y 'Vitelotte Noir' en el caso de CT.

La Tabla 3.14 muestra esta misma información para los ambientes evaluados. Según el índice ASV, el ambiente ECO₂₀₁₄ (7,98) fue clasificado como el ambiente más estable para la concentración de AMT, seguido por ITU₂₀₁ (11,6), ECO₂₀₁₅ (12,2), CON₂₀₁₄ (16,8), CON₂₀₁₅ (20,6) e ITU₂₀₁₅ (21,6). ITU₂₀₁₄ fue el ambiente más estable para FST (0,516), seguido por ECO₂₀₁₄ (3,87), ITU₂₀₁₅ (6,95), CON₂₀₁₄ (7,45), CON₂₀₁₅ (8,04) y ECO₂₀₁₅ (11,2). Para la concentración de CT, los ambientes se enumeran a continuación en orden de mayor a menor estabilidad: ECO₂₀₁₅ (0,207), CON₂₀₁₅ (0,367), ECO₂₀₁₄ (0,503), ITU₂₀₁₅ (0,749), CON₂₀₁₄ (0,755) e ITU₂₀₁₄ (1,03).

Para la capacidad antioxidante, el orden fue el siguiente: ECO₂₀₁₄ (0,622), ITU₂₀₁₄ (1,05), ITU₂₀₁₅ (2,01), CON₂₀₁₄ (2,28), ECO₂₀₁₅ (2,87) y CON₂₀₁₅ (3,02) en el caso de CAH_{ABTS} e ITU₂₀₁₄ (0,737), ECO₂₀₁₄ (1,09), ECO₂₀₁₅ (2,06), CON₂₀₁₄ (2,35), ITU₂₀₁₅ (2,87) y CON₂₀₁₅ (2,92) en el de CAH_{DPPH}. El *ranking* final combinado de estabilidad y rendimiento basado en el índice YSI situó el ambiente ITU₂₀₁₄ entre las primeras posiciones para los caracteres FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}, destacando asimismo ECO₂₀₁₄ (AMT) y CON₂₀₁₅ (CT). CON₂₀₁₄ y CON₂₀₁₅ fueron identificados como los ambientes menos estables para AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}, junto con ITU₂₀₁₄ e ITU₂₀₁₅ para CT.

Tabla 3.13. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de genotipos para compuestos bioactivos y capacidad antioxidante: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI).

Genotipo	AMT					FST					CT				
	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI
Bleu de La Manche	0,152	0,663	28	20	8	1,17	0,387	10	5	5	0,0205	0,0723	21	8	13
Blue Congo	0,135	0,468	26	16	10	0,851	0,926	22	13	9	0,0164	0,125	36	16	20
Blue Star	0,104	0,356	19	7	12	0,713	0,0770	14	1	13	0,0234	0,0682	15	7	8
British Columbia Blue	0,168	0,269	9	3	6	1,06	0,754	19	12	7	0,0211	0,0811	21	10	11
CIP-7002/34	0,0714	0,304	19	4	15	0,500	0,729	29	10	19	0,0698	0,451	22	21	1
Entzia	0,0649	0,332	21	5	16	0,784	0,192	13	3	10	0,0201	0,0655	20	5	15
Fenton	0,153	0,194	9	2	7	0,866	0,403	14	6	8	0,0210	0,0912	26	14	12
Highland Burgundy Red	0,222	0,389	13	9	4	1,21	0,110	6	2	4	0,0343	0,0888	18	13	5
Jesús	0,0624	0,354	23	6	17	0,587	1,35	32	18	14	0,0191	0,0326	19	1	18
Kasta	0,0413	0,442	34	13	21	0,776	0,353	15	4	11	0,0221	0,0583	14	4	10
Morada	4,41	0,979	26	15	11	0,513	0,951	32	14	18	0,0528	0,295	22	20	2
NK-08/349	0,0516	0,459	33	15	18	0,538	0,723	25	9	16	0,0174	0,0549	22	3	19
NK-08/360	0,0419	0,442	34	14	20	0,424	1,17	38	17	21	0,0255	0,0362	8	2	6
NK-08/362	0,151	0,0931	10	1	9	0,772	0,429	19	7	12	0,0123	0,140	40	19	21
Purple Peruvian	0,319	0,426	12	10	2	1,36	0,430	11	8	3	0,0200	0,0933	31	15	16
Roja Ojosa	0,0742	0,573	33	19	14	0,551	0,730	26	11	15	0,0378	0,131	22	18	4
Rosa Roter	0,0958	0,521	30	17	13	0,525	1,09	32	15	17	0,0248	0,0830	18	11	7
Rouge de Flandes	0,195	0,546	23	18	5	1,08	1,57	25	19	6	0,0193	0,0884	29	12	17
Valfi	0,124	0,383	19	8	11	0,498	1,13	36	16	20	0,0205	0,0785	23	9	14
Violet Queen	1,28	6,31	22	21	1	2,67	3,81	22	21	1	0,0232	0,0667	15	6	9
Vitelotte Noir	0,309	0,427	14	11	3	1,73	2,60	22	20	2	0,0432	0,130	20	17	3

Tabla 3.13. Continuación.

Genotipo	CAH _{ABTS}					CAH _{DPPH}				
	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI
Bleu de La Manche	0,00692	0,0584	11	4	7	0,00557	0,0541	12	4	8
Blue Congo	0,00690	0,0487	11	3	8	0,0571	0,0413	9	2	7
Blue Star	0,00523	0,0883	21	7	14	0,00407	0,0858	21	7	14
British Columbia Blue	0,00771	0,0209	7	1	6	0,00640	0,0198	7	1	6
CIP-7002/34	0,00499	0,181	34	17	17	0,00393	0,179	31	16	15
Entzia	0,00504	0,132	24	9	15	0,00392	0,132	25	9	16
Fenton	0,00624	0,0601	15	5	10	0,00504	0,0639	15	5	10
Highland Burgundy Red	0,00996	0,0137	14	10	4	0,00834	0,146	16	12	4
Jesús	0,00223	0,184	39	18	21	0,00250	0,138	32	11	21
Kasta	0,00535	0,161	26	13	13	0,00418	0,161	27	14	13
Morada	0,00359	0,157	32	12	20	0,00328	0,201	39	19	20
NK-08/349	0,00482	0,139	29	11	18	0,00378	0,138	28	10	18
NK-08/360	0,00502	0,184	35	19	16	0,00388	0,187	34	17	17
NK-08/362	0,00608	0,0754	17	6	11	0,00482	0,0718	17	6	11
Purple Peruvian	0,0156	0,405	22	20	2	0,0140	0,370	22	20	2
Roja Ojosa	0,00689	0,126	17	8	9	0,00554	0,124	17	8	9
Rosa Roter	0,00446	0,172	35	16	19	0,00355	0,165	34	15	19
Rouge de Flandes	0,00912	0,168	19	14	5	0,00808	0,148	18	13	5
Valfi	0,00583	0,0396	14	2	12	0,00475	0,0472	15	3	12
Violet Queen	0,0279	0,782	22	21	1	0,0244	0,809	22	21	1
Vitelotte Noir	0,0130	0,172	18	15	3	0,0110	0,191	21	18	3

CAPÍTULO 3. Resultados

Tabla 3.14. Valor AMMI medio estimado y *ranking* de ambientes para compuestos bioactivos y capacidad antioxidante: AMMI Stability Value o Valor de Estabilidad AMMI (ASV), Yield Stability Index o Índice de Estabilidad del Rendimiento (YSI), *ranking* para ASV (rASV) y *ranking* para YSI (rYSI).

Ambiente	AMT					FST					CT				
	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI
CON ₂₀₁₄	0,128	16,8	6	4	5	0,673	7,45	6	4	5	0,0315	0,755	1	5	4
CON ₂₀₁₅	0,134	20,6	5	5	6	0,723	8,04	5	5	6	0,0293	0,367	3	2	1
ECO ₂₀₁₄	0,151	7,98	4	1	1	0,836	3,87	4	2	3	0,0309	0,503	2	3	2
ECO ₂₀₁₅	0,226	12,2	2	3	2	1,40	11,2	1	6	4	0,0281	0,207	4	1	3
ITU ₂₀₁₄	0,206	11,6	3	2	3	0,903	0,516	3	1	1	0,0199	1,03	6	6	6
ITU ₂₀₁₅	0,258	21,6	1	6	4	1,10	6,95	2	3	2	0,0217	0,749	5	4	5

Tabla 3.14. Continuación.

Ambiente	CAH _{ABTS}					CAH _{DPPH}				
	media	ASV	YSI	rASV	rYSI	media	ASV	YSI	rASV	rYSI
CON ₂₀₁₄	0,00542	2,28	5	4	5	0,00425	2,35	5	4	5
CON ₂₀₁₅	0,00395	3,02	6	6	6	0,00317	2,92	6	6	6
ECO ₂₀₁₄	0,00699	0,622	4	1	3	0,00742	1,09	3	2	3
ECO ₂₀₁₅	0,0115	2,87	1	5	4	0,00835	2,06	2	3	2
ITU ₂₀₁₄	0,00888	1,05	3	2	2	0,00569	0,737	4	1	1
ITU ₂₀₁₅	0,00980	2,01	2	3	1	0,0102	2,87	1	5	4

Como muestra la Tabla 3.15, se determinaron correlaciones positivas y significativas ($p \leq 0,01$) entre los caracteres CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} ($r = 0,879$), $FST-CAH_{ABTS}$ ($r = 0,868$), $AMT-CAH_{ABTS}$ ($r = 0,816$), $FST-CAH_{DPPH}$ ($r = 0,785$), $AMT-CAH_{DPPH}$ ($r = 0,766$), $AMT-FST$ ($r = 0,777$).

Tabla 3.15. Coeficientes de correlación de Pearson (r_p) entre compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.

Carácter	AMT	FST	CT	CAH_{ABTS}	CAH_{DPPH}
AMT	1	-	-	-	-
FST	0,777**	1	-	-	-
CT	0,0906 ^{ns}	-0,0744 ^{ns}	1	-	-
CAH_{ABTS}	0,816**	0,868**	-0,0412 ^{ns}	1	-
CAH_{DPPH}	0,766**	0,785**	-0,0497 ^{ns}	0,879**	1

^{ns} no significativo; * Significativo a $p \leq 0,05$; ** Significativo a $p \leq 0,01$.

3.4.2. Componentes de la varianza y heredabilidad

Los componentes de la varianza estimados y la heredabilidad de los caracteres estudiados se muestran en la Tabla 3.16. Las estimaciones fueron positivas en todos los caracteres incluidos en el presente experimento. A pesar de que los componentes de la varianza son positivos por definición, los valores negativos de algunas estimaciones son relativamente habituales, debido a la implementación de modelos, muestreos o diseños experimentales inadecuados (Obilana *et al.*, 1979). El componente asociado a los parentales femeninos ($\sigma^2_{f/S}$) fue mayor que la varianza de los parentales masculinos ($\sigma^2_{m/S}$) en los caracteres AMT, FST y CAH. En el caso de la concentración de CT, los parentales masculinos explicaron una mayor proporción de la varianza. El análisis genético reveló que la varianza genética aditiva (σ^2_A) superó a la varianza dominante (σ^2_D) en los caracteres AMT y CT, contabilizando más del 50% de la variación fenotípica total de acuerdo con la h^2 calculada (0,580 para CT y 0,539 para AMT respectivamente). La proporción de la varianza vinculada al componente dominante fue mayor en los caracteres FST y CAH, lo cual explica que sus h^2 fueran significativamente menores ($h^2_{FST} = 0,444$, $h^2_{CAHABTS} = 0,358$ y $h^2_{CAHDPPH} = 0,323$).

Tabla 3.16. Componentes de la varianza y heredabilidad de los compuestos bioactivos evaluados.

Componente de la varianza	AMT	FST	CT	CAH _{ABTS}	CAH _{DPPH}
$\sigma^2_{f/S}$	0,0127	0,353	0,000646	0,0000434	0,0000421
$\sigma^2_{m/S}$	0,00781	0,158	0,000783	0,0000189	0,0000172
σ^2_{fmS}	0,00522	0,184	0,000311	0,0000305	0,0000324
$\sigma^2_{f/SE}$	0,000308	0,0117	0,0000178	0,00000144	0,00000241
$\sigma^2_{m/SE}$	0,000190	0,00662	0,00000733	0,000000738	0,00000134
σ^2_{fmSE}	0,000117	0,00167	0,00000713	0,000000397	0,00000170
σ^2_e	0,00018	0,0101	0,0000305	0,00000288	0,00000380
σ^2_A	0,0376	0,899	0,00265	0,000104	0,0000970
σ^2_D	0,0313	1,10	0,00187	0,000183	0,000194
σ^2_{AE}	0,000918	0,0356	0,0000455	0,00000409	0,00000638
σ^2_{DE}	0,000700	0,0100	0,0000428	0,00000238	0,0000102
h^2	0,539	0,444	0,580	0,358	0,323
SE	0,160	0,131	0,172	0,106	0,0959

3.4.3. Análisis genético y aptitudes combinatorias a partir del diseño NCD II

3.4.3.1. ANOVAs individuales y combinados de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

La diversidad en lo referente a aspectos morfológicos como la forma, el tamaño y el color fue considerable a través de la F1. La Figura 3.10 muestra algunos ejemplos de individuos segregantes obtenidos que muestran una gran variabilidad en el color de la carne, incluyendo individuos de carne color blanco, amarillo, crema, morado y rojo o mezclas con intensidad y distribución diversa.

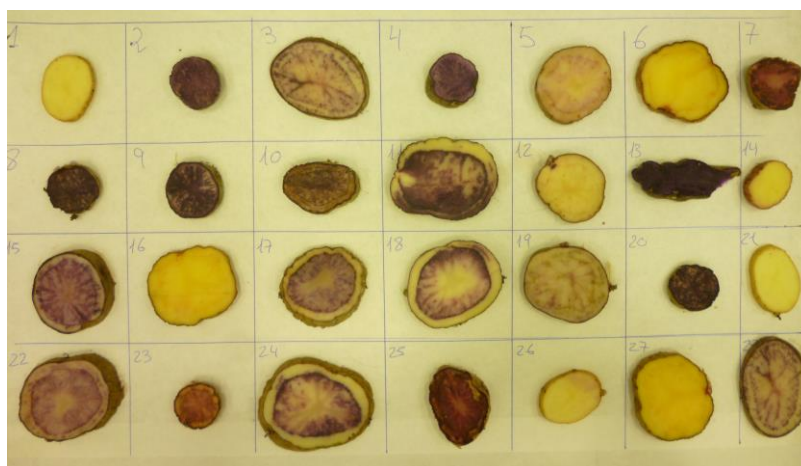


Figura 3.10. Imagen correspondiente a cortes transversales de individuos segregantes seleccionados del cruzamiento 'Rouge de Flandes' (carne roja) · 'Blue Congo' (carne morada) donde se observa una gran variabilidad en cuanto a colores, patrones de distribución e intensidad de pigmentación.

Los ANOVA del *set* 1 individualizados revelaron que el efecto del ambiente (E) fue significativo en todos los casos ($p \leq 0,01$) (Tabla 3.17). La contribución de GCA_m , GCA_f y SCA también fue significativa en todos los caracteres ($p \leq 0,01$). La interacción de $GCA \cdot E$ de ambos parentales fue significativa todos los caracteres, exceptuando $GCA_m \cdot E$ ($p \leq 0,01$). El efecto de la interacción $GCA \cdot E$ fue significativo en CAH_{DPPH} ($p \leq 0,01$). La contribución de la GCA a la suma de cuadrados fue mayor en AMT y CT (~93 y 92% respectivamente), con un menor aporte de la SCA (~6 y 8% en cada caso). La importancia de la SCA aumentó en los caracteres FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} , siendo CAH_{DPPH} la variable que mostró una mayor contribución de la SCA a la suma de cuadrados (~24%), quedando el porcentaje explicado por la GCA en torno al 76%.

Tabla 3.17. Cuadrados medios y suma de cuadrados obtenidos a partir del ANOVA NCD II para los parentales del *set* 1.

Fuente de variación	gl	AMT	FST	CT	CAH_{ABTS}	CAH_{DPPH}
Ambiente (E)	1	0,0338**	7,32**	0,00476**	0,00106**	0,00103**
Rep(E)	2	0,000887**	0,0686**	0,000123*	0,0000190**	0,0000303**
GCA_f	2	0,278**	12,2**	0,0116**	0,00158**	0,000159**
GCA_m	2	0,172**	6,24**	0,0183**	0,000820**	0,000848**
SCA	4	0,0161**	1,50**	0,00181**	0,000298**	0,000351**
$GCA_f \cdot E$	2	0,00257**	0,151**	0,000162**	0,0000250**	0,0000496**
$GCA_m \cdot E$	2	0,00198**	0,103**	0,0000592 ^{ns}	0,0000179**	0,0000341**
$SCA \cdot E$	4	0,000444 ^{ns}	0,0156 ^{ns}	0,0000581 ^{ns}	0,00000751 ^{ns}	0,0000163**
Error	788	0,000133	0,0133	0,0000303	0,00000351	0,00000470
<i>SS</i> Tratamiento		0,964	42,8	0,0651	0,00598	0,00628
% <i>SS</i> debido a GCA		93,4	86,2	92,0	81,0	76,3
% <i>SS</i> debido a SCA		6,4	13,8	8,00	19,0	23,7

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$, ** significativo a $p \leq 0,01$.

En el set 2, el efecto del ambiente (E) fue significativo en todos los casos ($p \leq 0,01$) (Tabla 3.18). La contribución de GCA_m , GCA_f y SCA también fue significativa en todos los caracteres ($p \leq 0,01$). La interacción $GCA \cdot E$ de ambos parentales fue significativa en todos los casos ($p \leq 0,01$).

El efecto $SCA \cdot E$ únicamente fue significativo para AMT ($p \leq 0,05$). La contribución de la GCA a la suma de cuadrados fue mayor en los caracteres CT (~88%) y CAH_{DPPH} (~84%). La importancia de la SCA fue mayor en el caso de FST y CAH_{ABTS} , caracteres que mostraron una mayor contribución de la SCA (~24 y 20%) en comparación con la GCA (~76 y 81%).

Tabla 3.18. Cuadrados medios y suma de cuadrados obtenidos a partir del ANOVA del modelo NCD II para los parentales del set 2.

Fuente de variación	gl	AMT	FST	CT	CAH_{ABTS}	CAH_{DPPH}
Ambiente (E)	1	0,181**	13,2**	0,00877**	0,00192**	0,00178**
Rep(E)	2	0,00128**	0,0449**	0,000206**	0,0000112**	0,0000191**
GCA_f	2	0,250**	2,97 **	0,0158**	0,000385**	0,000375**
GCA_m	2	0,176**	1,80**	0,0138**	0,000247**	0,000202**
SCA	4	0,0476**	0,738**	0,00206**	0,0000766**	0,0000561**
$GCA_f \cdot E$	2	0,00403**	0,0909**	0,000162**	0,00000903*	0,0000117*
$GCA_m \cdot E$	2	0,00251**	0,0469**	0,0000177**	0,000000354 ^{ns}	0,00000787 ^{ns}
$SCA \cdot E$	4	0,000621*	0,0147 ^{ns}	0,0000456 ^{ns}	0,000000620 ^{ns}	0,00000156 ^{ns}
Error	788	0,000226	0,00690	0,0000306	0,00000224	0,00000289
$SS_{Tratamiento}$		1,04	12,5	0,0674	0,00157	0,00138
% SS debido a GCA		81,9	76,4	88,0	80,5	83,6
% SS debido a SCA		18,1	23,6	12,0	19,5	16,4

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$, ** significativo a $p \leq 0,01$.

Los ANOVA combinados mostraron que el efecto del ambiente (E) fue significativo para todos los caracteres estudiados ($p \leq 0,01$) (Tabla 3.19). Las diferencias entre sets (S) también fueron significativas ($p \leq 0,01$). La contribución de $GCA_{f/S}$, $GCA_{m/S}$ y SCA/S , así como la de las interacciones $GCA \cdot E/S$, también fueron significativas ($p \leq 0,01$). La interacción de $SCA \cdot E$ fue significativa únicamente para AMT ($p \leq 0,01$) y CAH_{DPPH} ($p \leq 0,05$).

La contribución de la GCA a la suma de cuadrados fue mayor en CT y AMT (~89 y 87% respectivamente), con un menor peso relativo de la SCA (~11 y 13% en cada caso). La importancia de esta última se incrementó en los caracteres FST y CAH, siendo CAH_{DPPH} la variable que mostró una mayor contribución de la SCA (~21%) a la suma de cuadrados en detrimento de la GCA (~79%).

Tabla 3.19. Cuadrados medios y suma de cuadrados obtenidos a partir de los ANOVA NCD II combinados.

Fuente de variación	gl	AMT	FST	CT	CAH _{ABTS}	CAH _{DPPH}
Ambiente (E)	1	0,186**	20,1**	0,0132**	0,00292**	0,00276**
Set (S)	1	0,855**	0,960**	0,00464**	0,000345**	0,0000833**
S · E	1	0,0292**	0,432**	0,000304**	0,0000624**	0,0000508**
Rep/S · E	8	0,000890**	0,0393**	0,000120**	0,0000101**	0,0000177**
GCA _f /S	4	0,264**	7,58**	0,0137**	0,000981**	0,000983**
GCA _m /S	4	0,174**	4,02*	0,0161**	0,000533**	0,000525**
SCA/S	8	0,0318**	1,12**	0,00191**	0,000187**	0,000203**
GCA _f /S · E	4	0,00330**	0,121**	0,000212**	0,0000170**	0,0000306**
GCA _m /S · E	4	0,00224**	0,0747**	0,000118**	0,0000107**	0,0000210**
SCA/S · E	8	0,000530**	0,0151 ^{ns}	0,0000519 ^{ns}	0,00000407 ^{ns}	0,00000891*
Error	1576	0,000180	0,0101	0,0000305	0,00000288	0,00000380
SS _{Tratamiento}		2,01	55,3	0,134	0,00755	0,00766
% SS debido a GCA		87,2	83,9	88,8	80,1	78,7
% SS debido a SCA		12,8	16,1	11,2	19,9	21,3

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$, ** significativo a $p \leq 0,01$.

3.4.3.2. Aptitud combinatoria general (GCA)

Para la exposición de los resultados se consideró la estimación de aptitudes combinatorias promediadas en ambos ambientes de los sets individuales. En el set 1 (Tabla 3.20), el efecto de la GCA fue positivo en el parental femenino 'Purple Peruvian' para AMT (0,0370; $p \leq 0,01$), FST (0,245; $p \leq 0,01$), CAH_{ABTS} (0,00279; $p \leq 0,01$) y CAH_{DPPH} (0,00280; $p \leq 0,05$) y en el cultivar 'NK-08/349' en el caso de CT (0,00732; $p \leq 0,01$). Por otra parte, los parentales femeninos 'Fenton' (-0,0186) y 'NK-08/349' (-0,0186) mostraron una contribución negativa a AMT ($p \leq 0,05$). En el caso de CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}, el único parental femenino con una contribución significativa en la GCA fue el cultivar 'Purple Peruvian' (0,00279; $p \leq 0,01$ y 0,00280; $p \leq 0,01$). Respecto a los parentales masculinos, el cultivar 'Bleu de La Manche' presentó una contribución positiva a AMT (0,0219), FST (0,137) y CAH_{ABTS} (0,00159) ($p \leq 0,01$). El cultivar 'Jesús' presentó una contribución negativa a AMT (-0,0276; $p \leq 0,01$), FST (-0,164; $p \leq 0,01$), CAH_{ABTS} (-0,00186; $p \leq 0,05$) y CAH_{DPPH} (-0,00190; $p \leq 0,05$). Al contrario que en el caso del cultivar 'Morada' (0,00782), la contribución del parental 'Bleu de La Manche' a CT fue negativa (-0,00861) ($p \leq 0,01$). En el set 2 (Tabla 3.21), el cultivar 'Rouge de Flandes' mostró un efecto de GCA positivo en AMT (0,0653; $p \leq 0,01$), FST (0,120; $p \leq 0,05$), CAH_{ABTS} (0,00136; $p \leq 0,05$) y CAH_{DPPH} (0,00135; $p \leq 0,05$). Los parentales femeninos 'CIP-7002/34' (0,00866) y 'Blue Star' (-0,00589) mostraron efectos significativos en CT ($p \leq 0,01$). Dentro de los genitores masculinos, cabe destacar el efecto de 'British Columbia Blue', positivo en AMT (0,0175) y CAH_{ABTS} (0,000598) ($p \leq 0,05$). Asimismo, el efecto de la GCA fue negativo en cultivar 'Entzia' para AMT (-0,0293; $p \leq 0,01$), FST (-0,0938; $p \leq 0,05$), CAH_{ABTS} (-0,00110; $p \leq 0,01$) y CAH_{DPPH} (-0,000998; $p \leq 0,01$), siendo positivo para CT (0,00660; $p \leq 0,01$). Asimismo, la GCA del parental masculino 'Blue Congo' afectó negativamente a CT (-0,00760; $p \leq 0,01$).

CAPÍTULO 3. Resultados

Tabla 3.20. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria general (GCA) de los parentales del set 1.

Parentales Femeninos	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)		FST (g GAE kg ⁻¹ PF)		CT (g LE kg ⁻¹ PF)		CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)		CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)	
	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA
Fenton	0,0275	-0,0186*	0,339	-0,124 ^{ns}	0,0156	-0,00530 ^{ns}	0,00376	-0,00142 ^{ns}	0,00275	-0,00145 ^{ns}
NK-08/349	0,0276	-0,0185*	0,341	-0,121 ^{ns}	0,0283	0,00732**	0,00380	-0,00137 ^{ns}	0,00284	-0,00135 ^{ns}
Purple Peruvian	0,0831	0,0370**	0,707	0,245**	0,0189	-0,00202 ^{ns}	0,00796	0,00279**	0,00700	0,00280*
SE	0,0185	0,00976	0,123	0,0747	0,00378	0,00312	0,00140	0,000963	0,00140	0,00136
Masculinos	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA
Bleu de La Manche	0,0680	0,0219**	0,599	0,137*	0,0123	-0,00861**	0,00676	0,00159*	0,00580	0,00160 ^{ns}
Jesús	0,0184	-0,0276**	0,299	-0,164**	0,0217	0,000790 ^{ns}	0,00331	-0,00186*	0,00229	-0,00190*
Morada	0,0518	0,00571 ^{ns}	0,489	0,0266 ^{ns}	0,0288	0,00782**	0,00544	0,000271 ^{ns}	0,00450	0,000301 ^{ns}
SE	0,0146	0,00856	0,0878	0,0616	0,00476	0,00148	0,00101	0,000814	0,00102	0,00112

*ns: no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$ y ** significativo a $p \leq 0,01$.*

Tabla 3.21. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria general (GCA) de los parentales del set 2.

Parentales	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)		FST (g GAE kg ⁻¹ PF)		CT (g LE kg ⁻¹ PF)		CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)		CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)	
	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA	Media	GCA
Femeninos										
Blue Star	0,0791	-0,0129 ^{ns}	0,466	-0,0453 ^{ns}	0,0184	-0,00589 ^{**}	0,00563	-0,000467 ^{ns}	0,00413	-0,000512 ^{ns}
CIP-7002/34	0,0701	-0,0219 ^{ns}	0,436	-0,0748 ^{ns}	0,0330	0,00866 ^{**}	0,00521	-0,000889 ^{ns}	0,00382	-0,000836 ^{ns}
Rouge de Flandes	0,127	0,0347 ^{**}	0,631	0,120 [*]	0,0216	-0,00276 ^{ns}	0,00745	0,00136 [*]	0,00600	0,00135 [*]
SE	0,0176	0,0122	0,0607	0,0580	0,00442	0,00245	0,000690	0,000578	0,000680	0,000657
Masculinos										
Blue Congo	0,104	0,0118 ^{ns}	0,550	0,0388 ^{ns}	0,0167	-0,00760 ^{**}	0,00660	0,000505 ^{ns}	0,00512	0,000466 ^{ns}
British Columbia Blue	0,110	0,0175 [*]	0,566	0,0549 ^{ns}	0,0253	0,00101 ^{ns}	0,00669	0,000598 [*]	0,00518	0,000532 ^{ns}
Entzia	0,0627	-0,0293 ^{**}	0,417	-0,0938 [*]	0,0309	0,00660 ^{**}	0,00499	-0,00110 ^{**}	0,00365	-0,000998 [*]
SE	0,0147	0,00964	0,0471	0,0417	0,00413	0,00256	0,000552	0,000362	0,000499	0,000540

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$, ** significativo a $p \leq 0,01$.

3.4.3.3. Aptitud combinatoria específica (SCA)

Entre las nueve familias del set 1, la concentración media de AMT se situó entre 0,00417 (fam. 'Fenton' · 'Jesús') y 0,119 (fam. 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche'), con una media de 0,0461 g CGE kg⁻¹ PF (Tabla 3.22). De estas, un total de tres familias mostraron efectos SCA significativos, de las cuales dos presentaron efectos positivos y una mostró un efecto negativo. Los efectos SCA positivos para AMT se hallaron en las familias y 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche' (0,0140; $p \leq 0,05$). Por el contrario, la familia 'Purple Peruvian' · 'Jesús' (-0,0158; $p \leq 0,01$) mostró efectos negativos en AMT.

En el caso del carácter FST, el rango de concentraciones fue desde 0,238 (fam. 'Fenton' · 'Jesús') hasta 0,974 (fam. 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche'), con una media de 0,462 g GAE kg⁻¹ PF. Se identificaron un total de cuatro familias con efectos SCA significativos. Al igual que en el caso de TMA, las familias con efectos SCA más positivos fueron las 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche' (0,129; $p \leq 0,01$) y 'NK-08/349' · 'Jesús' (0,0986; $p \leq 0,01$). Las familias 'Purple Peruvian' · 'Jesús' (-0,161; $p \leq 0,01$) y 'NK-08/349' · 'Bleu de La Manche' (-0,0728; $p \leq 0,05$) mostraron efectos SCA negativos en la concentración de FST.

En el caso del carácter CT, cuyas concentraciones se situaron entre 0,00939 (fam. 'Fenton' · 'Bleu de La Manche') y 0,0407 (fam. 'NK-08/349' · 'Morada'), con una media de 0,0209 g LE kg⁻¹ PF, únicamente se identificaron dos cruzamientos con un efecto SCA significativo de los cuales derivaron las familias 'NK-08/349' · 'Morada' (0,00461; $p \leq 0,05$) y 'NK-08/349' · 'Bleu de La Manche' (-0,00557; $p \leq 0,01$). Respecto a CAH, los rangos de concentración de las familias del set 1 se situaron entre 0,00272 (fam. 'Fenton' · 'Jesús') y 0,0113 (fam. 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche') para CAH_{ABTS}, y entre 0,00176 (fam. 'Fenton' · 'Jesús') y 0,0104 (fam. 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche'), con medias de 0,00517 y 0,00420 mol TE kg⁻¹ PF para CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} respectivamente. En estos caracteres, los únicos efectos SCA significativos fueron estimados en el caso de los siguientes cruzamientos: 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche' (CAH_{ABTS} = 0,00176; $p \leq 0,01$), 'NK-08/349' · 'Jesús' (CAH_{ABTS} = 0,00146; $p \leq 0,05$) y 'Purple Peruvian' · 'Jesús' (CAH_{ABTS} = -0,00229; $p \leq 0,01$ y CAH_{DPPH} = -0,00254; $p \leq 0,05$).

En análisis genético del set 2, la concentración media de AMT se situó entre 0,0499 (fam. 'CIP-7002/34' · 'Entzia') y 0,168 (fam. 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo'), con una media de 0,0920 g CGE kg⁻¹ PF (Tabla 3.23). De las nueve familias consideradas, un total de cuatro mostraron efectos SCA significativos, de las cuales una presentó un efecto positivo y tres efectos negativos. El cruzamiento que arrojó un valor de SCA significativo y positivo para AMT fue 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo' (0,0300; $p \leq 0,01$).

Por el contrario, las familias 'CIP-7002/34' · 'Blue Congo' ($-0,0203$; $p \leq 0,01$), 'Rouge de Flandes' · 'British Columbia Blue' ($-0,0166$; $p \leq 0,01$) y 'Rouge de Flandes' · 'Entzia' ($-0,0134$; $p \leq 0,05$) presentaron efectos SCA negativos en el carácter AMT. Las concentraciones de FST en el set 2 fueron desde $0,377$ (fam. 'CIP-7002/34' · 'Entzia') hasta $0,788$ (fam. 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo'), con una media de $0,511$ g GAE kg⁻¹ PF. Se identificaron un total de tres familias con efectos SCA significativos para el carácter FST. Coincidiendo con AMT, las familias con efectos SCA significativos fueron 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo' ($0,118$; $p \leq 0,01$), 'CIP-7002/34' · 'Blue Congo' ($-0,0787$; $p \leq 0,05$) y 'Rouge de Flandes' · 'British Columbia Blue' ($-0,0644$; $p \leq 0,05$).

La concentración de CT, con un valor medio de $0,0243$, se situó entre $0,0130$ (fam. 'Blue Star' · 'Blue Congo') y $0,0402$ g LE kg⁻¹ PF. Se identificaron los siguientes dos cruzamientos con un efecto SCA significativo: 'CIP-7002/34' · 'British Columbia Blue' ($0,00622$; $p \leq 0,01$) y 'Blue Star · British Columbia Blue' ($-0,00406$; $p \leq 0,05$). En el caso de CAH, los valores de concentración de las familias del set 2 se situaron entre $0,00470$ (fam. 'Blue Star' · 'Entzia') y $0,00913$ (fam. 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo') para CAH_{ABTS}, y entre $0,00329$ (fam. 'Blue Star' · 'Entzia') y $0,00622$ (fam. 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo'), con medias de $0,00610$ y $0,00465$ mol TE kg⁻¹ PF para CAH_{DPPH}. Los únicos efectos SCA significativos coincidentes en ambos ensayos fueron estimados en el caso de las familias 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo' (CAH_{ABTS} = $0,00117$ y CAH_{DPPH} = $0,000994$; $p \leq 0,01$), 'CIP-7002/34' · 'Blue Congo' (CAH_{ABTS} = $-0,000831$; $p \leq 0,01$ y CAH_{DPPH} = $0,000706$; $p \leq 0,05$) y 'Rouge de Flandes' · 'Entzia' (CAH_{ABTS} = $-0,000751$; $p \leq 0,01$ y CAH_{DPPH} = $-0,000683$; $p \leq 0,05$). A estas habría que sumarles los efectos SCA significativos de las familias 'CIP-7002/34' · 'Entzia' ($0,000599$) y 'Rouge de Flandes' · 'Entzia' ($-0,000423$) en el caso de CAH_{ABTS} ($p \leq 0,05$).

Tabla 3.22. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria específica (SCA) de las familias del set 1.

Familia	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)		FST (g GAE kg ⁻¹ PF)		CT (g LE kg ⁻¹ PF)		CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)		CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)	
	Media	SCA	Media	SCA	Media	SCA	Media	SCA	Media	SCA
Fenton · Bleu de La Manche	0,0438	-0,00563 ^{ns}	0,419	-0,0566 ^{ns}	0,00939	0,00236 ^{ns}	0,00464	-0,000706 ^{ns}	0,00368	-0,000667 ^{ns}
Fenton · Jesús	0,00417	0,00429 ^{ns}	0,238	0,0626 ^{ns}	0,0162	-0,000190 ^{ns}	0,00272	0,000823 ^{ns}	0,00176	0,000916 ^{ns}
Fenton · Morada	0,0346	0,00134 ^{ns}	0,359	-0,00609 ^{ns}	0,0213	-0,00217 ^{ns}	0,00391	-0,000117 ^{ns}	0,00280	-0,000249 ^{ns}
NK-08/349 · Bleu de La Manche	0,0411	-0,00836 ^{ns}	0,405	-0,0728*	0,0141	-0,00557**	0,00433	-0,00106 ^{ns}	0,00335	-0,00110 ^{ns}
NK-08/349 · Jesús	0,0115	0,0115*	0,276	0,0986**	0,0300	0,000958 ^{ns}	0,00340	0,00146*	0,00256	0,00162 ^{ns}
NK-08/349 · Morada	0,0301	-0,00318 ^{ns}	0,342	-0,0258 ^{ns}	0,0407	0,00461*	0,00366	-0,000405 ^{ns}	0,00262	-0,000519 ^{ns}
Purple Peruvian · Bleu de La Manche	0,119	0,0140*	0,974	0,129**	0,0135	0,00320 ^{ns}	0,0113	0,00176**	0,0104	0,00177 ^{ns}
Purple Peruvian · Jesús	0,0397	-0,0158**	0,383	-0,161**	0,0189	-0,000768 ^{ns}	0,00381	-0,00229**	0,00256	-0,00254*
Purple Peruvian · Morada	0,0907	0,00184 ^{ns}	0,766	0,0319 ^{ns}	0,0243	-0,00244 ^{ns}	0,00876	0,000523 ^{ns}	0,00807	0,000768 ^{ns}
Media	0,0461	-	0,462	-	0,0209	-	0,00517	-	0,00420	-
SE	0,0122	0,00573	0,0813	0,0340	0,00321	0,00207	0,000961	0,000746	0,000985	0,00110

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$, ** significativo a $p \leq 0,01$.

Tabla 3.23. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante y efecto de la aptitud combinatoria específica (SCA) de las familias del set 2.

Familia	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)		FST (g GAE kg ⁻¹ PF)		CT (g LE kg ⁻¹ PF)		CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)		CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)	
	Media	SCA	Media	SCA	Media	SCA	Media	SCA	Media	SCA
Blue Star · Blue Congo	0,0813	-0,00966 ^{ns}	0,465	-0,0397 ^{ns}	0,0130	0,00217 ^{ns}	0,00579	-0,000344 ^{ns}	0,00432	-0,000288 ^{ns}
Blue Star · British Columbia Blue	0,102	0,00540 ^{ns}	0,541	0,0202 ^{ns}	0,0154	-0,00406*	0,00642	0,000192 ^{ns}	0,00482	0,000145 ^{ns}
Blue Star · Entzia	0,0541	0,00427 ^{ns}	0,392	0,0195 ^{ns}	0,0269	0,00189 ^{ns}	0,00468	0,000152 ^{ns}	0,00329	0,000143 ^{ns}
CIP-7002/34 · Blue Congo	0,0616	-0,0203**	0,396	-0,0787*	0,0220	-0,00338 ^{ns}	0,00488	-0,000831**	0,00358	-0,000706*
CIP-7002/34 · British Columbia Blue	0,0989	0,0112 ^{ns}	0,535	0,0442 ^{ns}	0,0402	0,00622**	0,00604	0,000232 ^{ns}	0,00451	0,000166 ^{ns}
CIP-7002/34 · Entzia	0,0499	0,00910 ^{ns}	0,377	0,0345 ^{ns}	0,0367	-0,00285 ^{ns}	0,00470	0,000599*	0,00336	0,000540 ^{ns}
Rouge de Flandes · Blue Congo	0,168	0,0300**	0,788	0,118**	0,0152	0,00122 ^{ns}	0,00913	0,00117**	0,00746	0,000994**
Rouge de Flandes · British Columbia Blue	0,128	-0,0166**	0,622	-0,0644*	0,0204	-0,00217 ^{ns}	0,00763	-0,000423*	0,00622	-0,000311 ^{ns}
Rouge de Flandes · Entzia	0,0841	-0,0134*	0,483	-0,0541 ^{ns}	0,0291	0,000951 ^{ns}	0,00560	-0,000751**	0,00432	-0,000683*
Media	0,0920	-	0,511	-	0,0243	-	0,00610	-	0,00465	-
SE	0,0127	0,00678	0,0439	0,0330	0,00323	0,00184	0,000492	0,000214	0,000461	0,000340

^{ns} no significativo, * significativo a $p \leq 0,05$, ** significativo a $p \leq 0,01$.

3.4.3.4. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias en ambientes individuales

Entre las familias del set 1, la concentración media general de AMT, FST y CAH fue mayor en el año 2015, concretamente en torno un 33% mayor para AMT, un 52% para FST, un 57% para CAH_{ABTS} y para 74% en CAH_{DPPH} (Tablas 3.24 y 3.25). Sin embargo, la concentración media de CT fue aproximadamente un 26% menor en 2015. A lo largo de ambos ciclos de cultivo, la familia con mayor concentración de AMT (0,106 y 0,132 g CGE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), FST (0,822 y 1,13 g GAE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), CAH_{ABTS} (0,00922 y 0,0134 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) y CAH_{DPPH} (0,00783 y 0,0129 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) fue la derivada del cruzamiento 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche'.

Por el contrario, el cruzamiento 'Fenton' · 'Jesús' mostró la menor concentración de AMT tras dos ciclos de cultivo (0,00519 y 0,00314 g CGE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), FST (0,178 y 0,297 g GAE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), CAH_{ABTS} (0,00198 y 0,00346 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) y CAH_{DPPH} (0,00110 y 0,00242 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015). La concentración de CT destacó en las familias producidas por los cruzamientos 'NK-08/349' · 'Morada' (0,0412 y 0,0401 g LE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) en el límite superior del intervalo, y 'Fenton' · 'Bleu de La Manche' en el límite inferior (0,0124 y 0,00635 g LE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015).

Tabla 3.24. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 1 en el año 2014.

Familia	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)	CT (g LE kg ⁻¹ PF)	CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)	CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)
Fenton · Bleu de La Manche	0,0376±0,000769	0,321±0,0107	0,0124±0,00191	0,00351±0,000155	0,00262±0,000461
Fenton · Jesús	0,00519±0,000600	0,178±0,0259	0,0190±0,00256	0,00198±0,000244	0,00110±0,000381
Fenton · Morada	0,0293±0,00102	0,276±0,0199	0,0237±0,00153	0,00294±0,000334	0,00193±0,000331
NK-08/349 · Bleu de La Manche	0,0348±0,000281	0,318±0,0165	0,0168±0,00175	0,00335±0,000534	0,00243±0,000672
NK-08/349 · Jesús	0,00778±0,00594	0,216±0,00860	0,0307±0,00258	0,00264±0,000217	0,00192±0,0000933
NK-08/349 · Morada	0,0213±0,00440	0,241±0,0116	0,0412±0,000835	0,00243±0,000112	0,00148±0,000381
Purple Peruvian · Bleu de La Manche	0,106±0,00641	0,822±0,0522	0,0164±0,00236	0,00922±0,000660	0,00783±0,000547
Purple Peruvian · Jesús	0,0321±0,00298	0,280±0,0226	0,0228±0,000835	0,00265±0,000456	0,00147±0,000568
Purple Peruvian · Morada	0,0826±0,00306	0,654±0,0893	0,0271±0,00321	0,00753±0,00105	0,00684±0,000369
Media	0,0396	0,367	0,0185	0,00403	0,00307
LSD (0,05)	0,0503	0,334	0,0146	0,00393	0,00383

Tabla 3.25. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 1 en el año 2015.

Familia	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)	CT (g LE kg ⁻¹ PF)	CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)	CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)
Fenton · Bleu de La Manche	0,0499±0,00196	0,517±0,00523	0,00635±0,000442	0,00578±0,000198	0,00475±0,000333
Fenton · Jesús	0,00314±0,00282	0,297±0,0117	0,0134±0,00182	0,00346±0,000200	0,00242±0,000199
Fenton · Morada	0,0398±0,000786	0,442±0,0229	0,0188±0,00194	0,00488±0,000195	0,00367±0,0000940
NK-08/349 · Bleu de La Manche	0,0475±0,00347	0,492±0,0383	0,0113±0,000881	0,00531±0,000401	0,00426±0,000499
NK-08/349 · Jesús	0,0153±0,00240	0,336±0,0145	0,0293±0,00146	0,00416±0,000160	0,00320±0,000314
NK-08/349 · Morada	0,0389±0,00691	0,442±0,0113	0,0401±0,00421	0,00490±0,000263	0,00377±0,000159
Purple Peruvian · Bleu de La Manche	0,132±0,00398	1,13±0,0705	0,0106±0,00210	0,0134±0,00162	0,0129±0,00181
Purple Peruvian · Jesús	0,0472±0,00103	0,485±0,0340	0,0150±0,00104	0,00498±0,000641	0,00366±0,000658
Purple Peruvian · Morada	0,0987±0,00446	0,879±0,0549	0,0215±0,00186	0,00998±0,000994	0,00930±0,000923
Media	0,0525	0,557	0,0234	0,00632	0,00533
LSD (0,05)	0,0612	0,393	0,0176	0,00502	0,00541

En el *set* 2, la concentración media general de AMT, FST y CAH también fue mayor en el año 2015 (~78% de incremento en AMT, un 46% en FST, un 45% en CAH_{ABTS} y un 61% en CAH_{DPPH}) (Tablas 3.26 y 3.27). A lo largo de ambos ciclos de cultivo, la familia con mayor concentración de AMT (0,146 y 0,191 g CGE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), FST (0,616 y 0,962 g GAE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), CAH_{ABTS} (0,00735 y 0,0109 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) y CAH_{DPPH} (0,00563 y 0,00929 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) fue 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo'.

Por el contrario, la familia que mostró una menor concentración de AMT (0,0434 y 0,0564 g CGE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), FST (0,281 y 0,473 g GAE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015), CAH_{ABTS} (0,00348 y 0,00592 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) y CAH_{DPPH} (0,00233 y 0,0434 mol TE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015) fue la derivada del cruzamiento 'CIP-7002/34' · 'Entzia'. Los rangos de los distintos caracteres estudiados presentaron una variabilidad significativa en las familias del *set* 1 entre los años 1 y 2. La mayor concentración media de CT se obtuvo en la familia 'CIP-7002/34' · 'British Columbia Blue' (0,0420 y 0,0384 g LE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015). Entre las familias con menor producción y acumulación de CT destacó 'Blue Star' · 'Blue Congo' (0,0169 y 0,00912 g LE kg⁻¹ PF en 2014 y 2015).

Tabla 3.26. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 2 en el año 2014.

Familia	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)	CT (g LE kg ⁻¹ PF)	CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)	CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)
Blue Star · Blue Congo	0,0660±0,00101	0,337±0,0177	0,0169±0,00299	0,00412±0,000336	0,00258±0,000161
Blue Star · British Columbia Blue	0,0841±0,00298	0,411±0,00325	0,0193±0,00166	0,00485±0,000234	0,00324±0,000284
Blue Star · Entzia	0,0424±0,00470	0,281±0,0140	0,0295±0,00249	0,00330±0,000220	0,00203±0,000214
CIP-7002/34 · Blue Congo	0,0498±0,00344	0,282±0,0301	0,0381±0,00146	0,00356±0,000391	0,00226±0,000316
CIP-7002/34 · British Columbia Blue	0,0840±0,00639	0,409±0,0327	0,0420±0,00150	0,00451±0,000342	0,00308±0,000472
CIP-7002/34 · Entzia	0,0434±0,00198	0,281±0,0155	0,0381±0,00146	0,00348±0,000228	0,00233±0,000147
Rouge de Flandes · Blue Congo	0,146±0,00950	0,616±0,0413	0,0194±0,000686	0,00735±0,000515	0,00563±0,000416
Rouge de Flandes · British Columbia Blue	0,110±0,00448	0,484±0,0144	0,0245±0,00295	0,00587±0,000316	0,00464±0,000464
Rouge de Flandes · Entzia	0,0679±0,00350	0,351±0,0229	0,0326±0,00231	0,00398±0,000497	0,00272±0,000489
Media	0,0661	0,415	0,0175	0,00497	0,00356
LSD (0,05)	0,0377	0,129	0,00864	0,00157	0,00143

Tabla 3.27. Concentración media de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de las familias del set 2 en el año 2015.

Familia	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)	CT (g LE kg ⁻¹ PF)	CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)	CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)
Blue Star · Blue Congo	0,0965 ±0,00293	0,593±0,0238	0,00912±0,00170	0,00746±0,000476	0,00605±0,000577
Blue Star · British Columbia Blue	0,120±0,00565	0,671±0,0272	0,0114±0,00933	0,00799±0,000675	0,00639±0,000182
Blue Star · Entzia	0,0658±0,00740	0,502±0,00801	0,0243±0,00537	0,00605±0,0000910	0,00454±0,000177
CIP-7002/34 · Blue Congo	0,0735±0,00425	0,511±0,0511	0,0178±0,00189	0,00620±0,000753	0,00489±0,000857
CIP-7002/34 · British Columbia Blue	0,114±0,00333	0,661±0,0166	0,0384±0,00442	0,00756±0,000115	0,00595±0,000109
CIP-7002/34 · Entzia	0,0564±0,00137	0,473±0,0248	0,0354±0,00174	0,00592±0,000237	0,00434±0,000218
Rouge de Flandes · Blue Congo	0,191±0,00362	0,962±0,113	0,0109±0,00185	0,0109±0,00188	0,00929±0,00236
Rouge de Flandes · British Columbia Blue	0,145±0,00224	0,760±0,0112	0,0163±0,00152	0,00938±0,000456	0,00780±0,000711
Rouge de Flandes · Entzia	0,100±0,00342	0,616±0,0260	0,0256±0,00160	0,00722±0,000663	0,00592±0,000663
Media	0,118	0,607	0,0312	0,00722	0,00574
LSD (0,05)	0,0437	0,175	0,0113	0,00182	0,00192

La Tabla 3.28 recoge las correlaciones fenotípicas y genotípicas calculadas entre los caracteres evaluados. Los caracteres AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} mostraron una estrecha relación genética, presentando coeficientes de correlación (r_G) superiores a 0,5 en todos los casos, desde 0,544 (AMT-CAH_{DPPH}) hasta 0,631 (CAH_{ABTS}-CAH_{DPPH}), aunque inferiores a los coeficientes de correlación fenotípica (r_P).

Tabla 3.28. Coeficientes de correlación fenotípica (r_P) (superior derecha) y genotípica (r_G) (inferior izquierda) obtenidos en la progenie derivada de un diseño NCD II considerando la media de dos ambientes (n = 270 genotipos por ambiente).

Carácter	TMA	FST	CT	CAH _{ABTS}	CAH _{DPPH}
TMA	-	0,799**	0,0245 ^{ns}	0,739**	0,669**
FST	0,529**	-	0,00265 ^{ns}	0,824**	0,773**
CT	-0,114 ^{ns}	-0,140 ^{ns}	-	0,00547 ^{ns}	0,0100 ^{ns}
CAH_{ABTS}	0,575**	0,579**	-0,140 ^{ns}	-	0,814**
CAH_{DPPH}	0,544**	0,586**	-0,147**	0,631**	-

3.5. DISCUSIÓN

3.5.1. Heredabilidad en sentido amplio de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

3.5.1.1. Minerales

De forma similar a la descrita en la sección de Discusión del Capítulo 2 (apartado 2.5.5.1), las concentraciones se mantuvieron en el orden de las publicadas por otros autores en el caso del K (Casañas *et al.*, 2002; Rivero *et al.*, 2003; Sánchez-Castillo, 1998), Mg (Casañas *et al.* 2002; Rivero *et al.* 2003), Fe (Burgos *et al.*, 2007; True *et al.*, 1978) y Zn (Andre *et al.*, 2007a; Randhawa *et al.*, 1984). Tanto el ambiente como el genotipo, así como la interacción GEI resultaron significativos para todos los minerales. A pesar de que los genotipos incluidos en el experimento se cultivaron en localidades relativamente próximas, las diferencias en la composición y estructura del suelo, el clima, el historial de uso de las fincas y su manejo representan un amplio rango de condiciones ambientales. La varianza explicada por el componente ambiental contribuyó de forma importante a la variabilidad observada, constituyendo entre el 2 (Mg) y el 11% de la varianza (K). Esta observación concuerda con el fuerte efecto ambiental sugerido por numerosos autores, constituyendo la fertilización, el contenido de minerales del suelo y su biodisponibilidad factores clave que determinan su concentración en los tejidos vegetales (Fageria *et al.*, 2002; Wszelaki *et al.*, 2005).

La suma de cuadrados de la GEI contabilizó un alto porcentaje de la suma de cuadrados total, situado entre un 16 (Zn) y un 49% (Mg). El peso relativo de los factores genotipo y ambiente fue menor, siendo este último más significativo en el K. El hecho de que el mineral K presente una mayor contribución relativa del ambiente y una menor importancia de la GEI sugiere que la concentración de este elemento depende en mayor medida de factores relacionados con la composición mineral del suelo, la fertilización y el clima. Además, la acumulación de K parece estar relacionada con la resistencia a estreses abióticos (Ghazi, 2000; Richards, 2006). En esta línea, las concentraciones de este mineral son altamente variables en función de los cultivares y el desarrollo del cultivo (Lisińska G y Leszczyński, 1989), habiéndose medido concentraciones extremadamente bajas en algunas condiciones (True *et al.*, 1978). De hecho, se trata de uno de los minerales cuya concentración varía más en función de la irrigación y la fertilización del cultivo junto con P, Ca y Mg (Ilin *et al.*, 2002). La contribución de la suma de cuadrados de los ambientes al total también fue destacable en el caso de Fe (~6%) y Zn (~7%). Según algunos autores, la concentración de estos varía de forma significativa en función de la fertilización (Bibak *et al.*, 1999; Frossard *et al.*, 2000).

La heredabilidad en sentido amplio (H^2) se refiere al ratio de la variación genética respecto a la variación fenotípica. En este sentido y dado que no permite cuantificar de forma aislada la varianza genética aditiva, no puede ser considerada un predictor de ganancia mediante procesos de cruzamiento y selección. No obstante, la estimación de este parámetro es útil para predecir los cambios efectuados mediante selección entre individuos, así como la estabilidad y la variabilidad esperada en la expresión de determinados caracteres en distintos ambientes de cultivo.

El carácter primordial de la patata en la dieta de numerosas comunidades y su contenido de minerales esenciales ha acrecentado el interés por la biofortificación de este cultivo (Burgos *et al.*, 2007). Este enfoque ha motivado la realización de numerosos trabajos orientados a la estimación de la heredabilidad y la estabilidad de numerosos elementos minerales, entre los que destacan los siguientes: Fe (Brown *et al.*, 2010), Zn (Brown *et al.*, 2011), Mg y Ca (Brown *et al.*, 2012), N y B (Subramanian, 2012), K y P (Brown *et al.*, 2013), S y Cu (Brown *et al.*, 2014).

Los valores de H^2 obtenidos en la colección para los minerales K (0,595), Mg (0,452), Fe (0,203) y Zn (0,363) son relativamente bajos, aunque consistentes con los descritos por otros autores. En este sentido, los trabajos relativos a la heredabilidad de minerales en patata arrojan cifras muy variables, incluso para un mismo mineral. En esta línea y centrándonos en los minerales considerados en este experimento, Brown *et al.* (2011, 2013) observaron una variabilidad importante entre las estimaciones de H^2 procedentes de dos grupos de ensayos diferentes en los minerales Zn (0,19-0,61) y K (0,33-0,81). En el caso del Mg y el Fe, esta variabilidad fue incluso mayor (0-0,72 para el Mg y 0-0,71 para el Fe) (Brown *et al.*, 2010, 2012). Las estimaciones de Subramanian (2012) alcanzaron valores muy elevados en el caso de los minerales K (0,756 en *S. phureja* y 0,630 en *S. tuberosum*), Mg (0,897 en *S. phureja* y 0,796 en *S. tuberosum*) y Zn (0,757 en *S. phureja* y 0,710 en *S. tuberosum*), y menores en el caso del Fe (0,318 en *S. phureja* y 0,157 en *S. tuberosum*).

El diseño experimental, las características específicas del material utilizado y los ambientes de cultivo son aspectos determinantes para el análisis genético cuantitativo en cultivos propagados clonalmente. Los valores de heredabilidad obtenidos sugieren que es posible seleccionar genotipos superiores entre la colección de genotipos intensamente pigmentados, aunque los valores relativamente reducidos de H^2 dificultan la implementación de un programa de mejora específico para estos caracteres, siendo necesarios sucesivos ciclos de ensayos con el fin de asistir la selección de genotipos superiores y estables.

El concepto de estabilidad dinámica hace referencia a la aparición de cambios en la expresión de un carácter en proporción a la media de la población en dicho ambiente (Piepho, 1996). Los resultados obtenidos en el análisis de la estabilidad de los minerales K, Mg, Fe y Zn concuerdan con los publicados en trabajos precedentes. En el caso del K, en torno a un 43% de los genotipos evaluados se mostraron inestables antes de corregir la heterogeneidad ambiental (σ^2_i), descendiendo este porcentaje hasta el 29% después de eliminar la heterogeneidad ambiental (s^2_i). Brown *et al.* (2013) reportaron entre un 58-70% (σ^2_i) y un 30-40% (s^2_i) para el K. El Mg resultó ser menos estable en la colección, pues el porcentaje de genotipos inestables ascendió hasta superar el 76% (σ^2_i) y el 52% tras la eliminación de la heterogeneidad asociada al ambiente (s^2_i). En este sentido, Brown *et al.* (2012) identificaron un 40-70% y un 50-54% de genotipos inestables antes (σ^2_i) y después de corregir el efecto de la heterogeneidad ambiental respectivamente (s^2_i).

Respecto a los minerales Fe y Zn, en torno a un 76 y un 71% de los genotipos de la colección fueron inestables antes de corregir el efecto del índice ambiental (σ^2_i) en cada caso, reduciéndose este porcentaje hasta aproximadamente un 67 y 48% después de corregir dicho efecto. Aunque las colecciones evaluadas por Brown *et al.* (2011) presentaron una estabilidad del Zn significativamente mayor a la obtenida en el presente estudio (30-40% de genotipos inestables considerando tanto σ^2_i como s^2_i), aproximadamente un 50-70% de los genotipos evaluados por Brown *et al.* (2010) fueron inestables tanto antes (σ^2_i) como después de corregir el efecto de la heterogeneidad ambiental (s^2_i) en el caso del Fe. Entre los genotipos estables con un mayor contenido de minerales destacaron 'Bleu de La Manche' (Fe), 'Blue Congo' (K y Zn), 'British Columbia Blue' (Fe), 'CIP-70002/34' (Zn), 'Kasta' (K), 'NK-08/349' (Mg), 'NK-08/360' (Mg) y 'Roja Ojosa' (Fe).

La efectividad de la aplicación de análisis AMMI para el análisis de datos procedentes de múltiples ambientes con el objetivo de evaluar la estabilidad y el rendimiento de genotipos en distintos ambientes ha sido reconocida por parte de numerosos autores en cultivos propagados clonalmente (Grünenberg *et al.*, 2005; Manrique y Hermann, 2000). Particularmente, el estudio de las representaciones gráficas resulta particularmente interesante para evaluar la GEI (Ding *et al.*, 2007; Yan y Kang, 2003; Yan y Tinker, 2006). Los genotipos 'Blue Congo' (Mg y Zn), 'Entzia' (Mg y Fe), 'NK-08/349' (Mg y Zn) y 'NK-08/362' (K y Fe) fueron situados entre las primeras posiciones de los *rankings* que combinan estabilidad y rendimiento para al menos dos minerales, lo que los convierte en cultivares y líneas de mejora especialmente interesantes desde el punto de vista de la biofortificación. Los ambientes ECO₂₀₁₅ e ITU₂₀₁₅ se posicionaron entre los primeros puestos del *ranking* que combina la información relativa a la estabilidad y al rendimiento de los caracteres considerados.

La realización de este experimento permitió confirmar la existencia de correlaciones significativas entre los minerales estudiados en base fresca, particularmente entre Fe y Zn. Estos resultados confirman la relación descrita por Burgos *et al.* (2007) y sugieren que es posible aumentar la concentración de ambos elementos mediante acciones encaminadas a la biofortificación agronómica o genética del cultivo. Algunos de los genotipos con mayores concentraciones de minerales fueron cultivares nativos adscritos a la especie *S. andigena* o líneas de mejora generadas con un parental de la especie *S. andigena*, tales como 'CIP-7002/34', 'NK-08/349', 'NK-08/360', 'NK-08/362' y 'Roja Ojosa'. Este hallazgo concuerda con los realizados por Burgos *et al.* (2007) específicamente en el caso de Fe y Zn. Por otra parte, Bamberg *et al.* (2007) describió altas concentraciones de K en los grupos de patata cultivada *Stenotomum* y *Phureja*. La búsqueda de genotipos estables y ricos en minerales puede contribuir a paliar una situación de deficiencia, particularmente grave en el caso del Fe y del Zn, que afecta en mayor medida a la población más pobre (Alaimo *et al.*, 2001; Essati *et al.*, 2002; Gibson, 1994, 2006; Tarasuk, 2001).

3.5.1.2. *Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante*

En consonancia con la bibliografía consultada, la mayor parte de la variación obtenida para los caracteres AMT, FST, CT y HAC (HAC_{ABTS} y HAC_{DPPH}) fue explicada por el componente genético (Andre *et al.*, 2007ab; Navarre *et al.*, 2016; Akyol *et al.*, 2016). Además del genotipo, existen numerosos factores que pueden afectar a la concentración de compuestos bioactivos en patata, tales como el estado de madurez de los tubérculos (Morris *et al.*, 2004; Reyes *et al.*, 2004; Kotikova *et al.*, 2007; Goyer y Navarre, 2010, 2016), las condiciones de cultivo (Reyes *et al.*, 2004), las condiciones y el tiempo de almacenamiento (Ezekiel y Singh, 2007; Ezekiel *et al.*, 2008a, Kumar y Ezekiel, 2009) o el procesamiento de los tubérculos (Reyes *et al.*, 2003, 2007). La aplicación de tratamientos para favorecer la conservación, como la irradiación con rayos gamma, también puede afectar a la concentración de fitoquímicos (Thomas, 1982; Mondy y Gosselin, 1989; Ezekiel *et al.*, 2008b). El efecto de las bajas temperaturas en la concentración de compuestos fenólicos ha sido descrito en varias publicaciones (Craft *et al.*, 1958; Külen *et al.*, 2013; Singh y Saldaña, 2011). Percival y Baird (2000) reportaron un incremento en la concentración de ácido clorogénico y ácidos 3-, 4- y 5-cafeoilquinico en tubérculos sometidos a condiciones de iluminación durante 15 días. En el caso del presente experimento, las diferencias encontradas se deben exclusivamente a factores relacionados con las condiciones de cultivo, puesto que las características, tanto del almacenamiento como del procesamiento posterior, fueron constantes. El efecto del ambiental fue significativo en todos los caracteres evaluados. Los estudios que determinan la concentración de compuestos bioactivos en cultivares o clones de patata cultivados en múltiples ambientes arrojan resultados dispares.

Distintos autores no observaron ninguna influencia de factores agronómicos como el año, la fertilización, la localidad o el manejo del cultivo en la concentración de antocianinas, carotenoides o capacidad antioxidante (Jansen y Flamme, 2006; Kotikova *et al.*, 2007; Ezekiel *et al.*, 2008a; Rosenthal y Jansky, 2008; Faller y Fialho, 2009). Por el contrario, la influencia de la localidad en la concentración de carotenoides, antocianinas y compuestos fenólicos totales ha sido señalada por autores como Lachman *et al.* (2003), Reyes *et al.* (2004), Griffiths *et al.* (2007), Brown *et al.* (2008) y Othman (2009). Respecto al ciclo de cultivo, Kotiková *et al.* (2007), Rosenthal y Jansky (2008) y Stushnoff *et al.* (2008) observaron un efecto significativo del factor año en la concentración de carotenoides, compuestos fenólicos y capacidad antioxidante.

La media ambiental de los caracteres AMT, FST y CAH fue más elevada en las localidades ITU y ECO durante ambos ciclos de cultivo. Estos resultados son consistentes con los hallazgos de Reyes *et al.* (2004) y Brown *et al.* (2008), quienes observaron un aumento de la concentración de antocianinas a elevadas altitudes, probablemente debido al efecto combinado de temperaturas frescas y alta radiación solar. Además, un ciclo cultivo reducido puede comprometer la maduración de los tubérculos, lo cual también puede afectar al contenido de fitoquímicos (Kotikova *et al.*, 2007; Goyer y Navarre, 2009; Navarre *et al.*, 2010). De acuerdo con los postulados de Winter y Davies (2006), es posible que unas condiciones más estresantes asociadas al cultivo orgánico pudieran favorecer la síntesis y acumulación de compuestos relacionados con la defensa vegetal. En este sentido, Murniece *et al.* (2013) hallaron contenidos de carotenoides significativamente mayores en patatas cultivadas de forma orgánica. Por otra parte, Hamouz *et al.* (2013) encontraron mayores concentraciones de ácido clorogénico en patatas procedentes de cultivo ecológico (Hamouz *et al.*, 2013). El complejo control genético que subyace a las rutas biosintéticas de los compuestos fenólicos y carotenoides podría explicar la existencia de GEI significativas, previamente descritas por Haynes *et al.* (1996, 2010) en el caso de los carotenoides y otros caracteres relacionados. La heterogeneidad asociada al índice ambiental contabilizó más del 75% de la interacción genotipo ambiente en todos los caracteres estudiados. Haynes *et al.* (1996) estimaron en torno a un 84% de la interacción asociada a la heterogeneidad ambiental en el carácter intensidad de color amarillo de la carne, altamente relacionado con la concentración de carotenoides. Las estimaciones de heredabilidad (H^2) en sentido amplio para AMT (0,947), FST (0,917), CT (0,950), CAH_{ABTS} (0,887) y CAH_{DPPH} (0,850) fueron elevadas.

A pesar de que los compuestos fenólicos contribuyen en gran medida a la capacidad antioxidante hidrofílica, el papel de otros compuestos posiblemente menos estables, como la vitamina C o la patatina, podrían explicar los valores ligeramente inferiores de heredabilidad para el carácter CAH (Al-Saikhan *et al.*, 1995). Más específicamente, la estimación de la heredabilidad de la capacidad antioxidante fue mayor en el caso de CAH_{ABTS} .

De acuerdo con Floegel *et al.* (2011), el ensayo ABTS a menudo refleja mejor los antioxidantes hidrofílicos que DPPH. Los resultados para el carácter CT concuerdan con los datos obtenidos por Haynes *et al.* (1996, 2009, 2010), quienes estimaron valores de H^2 de 0,93 y 0,96 en los caracteres intensidad de color amarillo y carotenoides totales respectivamente. Aunque no se trataría de una estimación directa, en el caso del oscurecimiento tras el cocinado o *after cooking darkening* (ACD), proceso en el que intervienen ácidos fenólicos, ácidos orgánicos y en menor medida, otros factores como el Fe, el fosfato inorgánico y el pH (Hughes y Swain, 1962), los valores de H^2 oscilarían entre 0,60 y 0,68, lo cual se traduce en que el 60-68% de la varianza fenotípica estaría vinculada al componente genético (Pika *et al.*, 1984).

Aunque la heredabilidad en sentido amplio no puede considerarse un predictor de ganancia a partir de cruzamientos y selección (Holland *et al.*, 2003), los valores altos de heredabilidad sugieren que existe suficiente variación genética heredable en el germoplasma de patata para mejorar la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en patata. Sin embargo, la evaluación de inestabilidades e interacciones GEI constituyen estrategias interesantes para apoyar los procesos de selección de parentales o clones avanzados. A pesar de que la variación clonal contabilizó la mayoría de la variabilidad, se identificaron algunos clones inestables. La ausencia de estabilidad tras la corrección de la heterogeneidad asociada al índice ambiental fue más común en el caso de caracteres menos heredables (número de s^2_i significativos: CAH > FST > AMT y CT). Por ello, podrían esperarse mayores variaciones en el carácter CAH en datos procedentes de múltiples ambientes aún en el caso de que se seleccionen clones con elevada capacidad antioxidante. Se identificaron genotipos con elevada concentración de compuestos bioactivos y estables para todos los caracteres: cvs. 'Purple Peruvian' y 'Violet Queen' (AMT y FST), 'CIP-7002/34' y 'Vitelotte Noir' para CT, y 'Bleu de La Manche' y 'British Columbia Blue' para CAH.

La estabilidad de CT parece muy superior a la obtenida por Haynes *et al.* (1996, 2010). De acuerdo con el presente experimento, un total de 17 genotipos (~81%) fueron clasificados estables antes de corregir la heterogeneidad ambiental (~67% tras la corrección de la heterogeneidad ambiental). Haynes *et al.* (1996) encontraron en torno a un 17% de clones estables para la intensidad de color amarillo antes de corregir la heterogeneidad ambiental (~25% después de corregir la heterogeneidad ambiental). Por otra parte, Haynes *et al.* (2010) clasificaron como estables (s^2_i no significativo) únicamente el 25% de la colección estudiada (~50% tras corregir la heterogeneidad ambiental) para la concentración de CT, situándose entre un 11 y un 44% aproximadamente el porcentaje de genotipos estables para la concentración de carotenoides individuales (violaxantina, luteína, neoxantina, zeaxantina y anteraxantina) antes (σ^2_i) y entre un 33 y un 67% después de corregir el efecto del índice ambiental (s^2_i).

Entre los genotipos estables con un mayor contenido de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante destacaron 'Bleu de La Manche' (CAH), 'British Columbia Blue' (AMT y CAH), 'CIP-70002/34' (CT), 'Highland Burgundy Red' (FST), 'Rouge de Flandes' (AMT) y 'Vitelotte Noir' (FST y CT). La información obtenida del análisis AMMI permitió la inclusión de un *ranking* de estabilidad. En los caracteres AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}, la corrección de dicha clasificación considerando a su vez el rendimiento para cada uno de los caracteres situó en los primeros puestos del *ranking* un conjunto de genotipos inestables pero con elevada concentración de compuestos fenólicos y capacidad antioxidante. En general, la inestabilidad fue mayor en genotipos con elevada producción de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Resultados similares fueron obtenidos por Sseruwu (2012) considerando diversos caracteres cuantitativos. Entre los ambientes más estables destacaron ECO₂₀₁₄ y ECO₂₀₁₅ (AMT, FST y CAH). Los ambientes menos estables fueron ITU₂₀₁₄ y ECO₂₀₁₄ para la mayoría de los caracteres evaluados. Tras la evaluación combinada de rendimiento y estabilidad, los ambientes ECO₂₀₁₄ e ITU₂₀₁₄ destacaron positivamente (FST y CAH), mientras que CON₂₀₁₄ y CON₂₀₁₅ destacaron negativamente (AMT, FST y CAH). Tras el análisis de las correlaciones existentes entre los distintos compuestos bioactivos y capacidad antioxidante evaluados en distintos ambientes, se confirman las elevadas correlaciones descritas en la sección de Resultados del Capítulo 2 (apartado 2.4.5). Las elevadas correlaciones positivas encontradas entre los caracteres AMT, FST y CAH han sido descritas previamente (Reyes *et al.*, 2005; Hamouz *et al.*, 2006; Lachman *et al.*, 2008; Ah-Hen *et al.*, 2012). De acuerdo con Reddivari *et al.* (2007), cuatro compuestos fenólicos mayoritarios (ácidos clorogénico, cafeico, gálico y catequina) aportan entre el 58 y el 82% de la capacidad antioxidante total de la patata.

3.5.2. Componentes de la varianza y heredabilidad

Los diseños genéticos de tipo NCD aportan una información crucial relativa a los caracteres investigados en la población de referencia. Este conocimiento permite a los mejoradores determinar en qué medida la selección puede ser efectiva y cuál es el método más adecuado para abordar el programa (Cockerman, 1963). Los resultados relativos a los componentes de la varianza dependen en gran medida del modelo utilizado. En principio, las estimaciones de σ^2_A y σ^2_D obtenidas mediante modelos NCD II se consideran más precisas que las de modelos NCD I (Wrickle y Webber, 1986). No obstante, algunos autores no encontraron grandes diferencias en la heredabilidad utilizando distintos diseños NCD (Ortiz y Golmirzaie, 2002). Las fuentes de variación *set*, ambiente, parental masculino, parental femenino e interacción parental femenino \cdot parental masculino contabilizaron la mayor parte de la variabilidad. La contribución a la variabilidad explicada por parte de los factores repetición y otras interacciones fue relativamente pequeña. La h^2 estimada fue moderada o relativamente baja (0,323-0,583). Habitualmente se considera que heredabilidades inferiores a 0,5 son bajas.

No obstante, el tipo de material tetraploide utilizado en este experimento y el hecho de que los caracteres estudiados sean cuantitativos contribuyen a explicar estos valores relativamente bajos. Por ejemplo, si consideramos un carácter cuantitativo de gran interés y tradicionalmente sometido a programas de mejora como el rendimiento, el valor de h^2 en poblaciones de referencia tetraploides se sitúa entre 0,13 y 0,58 (Plaisted *et al.*, 1962; Tai, 1976; Killick, 1977; Ortiz y Golmirzaie, 2002; Slater *et al.*, 2014). Otros caracteres como la uniformidad y la forma de los tubérculos o la concentración de ácido ascórbico presentaron heredabilidades inferiores a 0,5 en poblaciones tetraploides (Sinden *et al.*, 1976; Ortiz y Golmirzaie, 2003).

Los mayores valores de h^2 se estimaron en los caracteres AMT y CT, los cuales están positivamente correlacionados con la intensidad de la pigmentación morada – roja y amarilla – naranja en cada caso. Este hallazgo se corresponde con los resultados obtenidos en el capítulo 5, así como con los trabajos desarrollados por otros autores. El efecto de determinados loci como *D*, *I*, *P* y *Chy2* determinan la presencia o ausencia de pigmentación en el tubérculo, así como su localización, extensión e intensidad (Brown, 2005). Por otra parte y aunque la existencia de diferencias significativas entre estos caracteres ha sido comprobada en numerosas ocasiones (Haynes *et al.*, 1996; Reyes y Cisneros-Zevallos, 2003), la concentración de estos compuestos ha sido considerada estable por algunos autores (Jansen y Flamme, 2006; Kotiková *et al.*, 2007). En esta línea, Haynes (2000) estimó un valor de heredabilidad próximo a 1 para la intensidad de color amarillo en una población de patata diploide ($h^2 = 0,96$). Por el contrario, la heredabilidad de la concentración de carotenoides obtenida en el presente ensayo fue muy inferior ($h^2 = 0,43$). La ausencia de trabajos desarrollados en patata tetraploide impide el establecimiento de comparaciones. En el caso del oscurecimiento tras el cocinado (ACD), proceso que implica de forma directa a los compuestos fenólicos, la h^2 se ha estimado en 0,33-0,63 (Pika *et al.*, 1984). Sin embargo, los resultados obtenidos en otras especies tetraploides reflejan las limitaciones que plantea el estudio de caracteres cuantitativos en especies poliploides de herencia polisómica (Connor, 2001; Connor *et al.*, 2002).

Como era de esperar, las correlaciones genóticas halladas entre AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} fueron significativas y positivas. En la mayoría de los casos las correlaciones genóticas fueron considerablemente menores que las correlaciones fenotípicas. Esto sugiere que existen influencias ambientales significativas e importantes efectos genéticos no aditivos (Connor *et al.*, 2005ab). La presencia de algunas correlaciones genéticas superiores a sus correspondientes correlaciones fenotípicas indica la existencia de una correlación ambiental negativa (Searle, 1961). A pesar de que la herencia tetrasómica de la patata tetraploide dificulta tanto el análisis genético cuantitativo como la mejora, los valores de h^2 obtenidos sugieren que existe suficiente variación genética aditiva en los caracteres estudiados para obtener clones mejorados con un elevado contenido de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.

3.5.3. Aptitudes combinatorias (GCA y SCA)

El patrón y la intensidad de la pigmentación en las familias segregantes obtenidas en la F1 resultó ser altamente variable. De hecho, incluso en los cruzamientos efectuados entre dos parentales de carne intensamente pigmentada se obtuvieron individuos de carne blanca o amarilla. Por el contrario, algunos individuos de familias obtenidas a partir de cruzamientos entre genitores de carne blanca mostraron una intensa coloración morada o roja. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Todd *et al.* (2015) en boniato, y se deben tanto al carácter polisómico de la herencia en estos cultivos, como a la complejidad de los caracteres estudiados.

La correlación fenotípica entre los caracteres FST, AMT y CAH ha sido confirmada en la población de referencia. La segregación obtenida en la descendencia fue considerable para la mayoría de caracteres visualmente reconocibles, tales como el tamaño, el número, la forma y la uniformidad de los tubérculos, la profundidad de ojos, la textura de la piel y la producción. La pigmentación de la descendencia fue muy variada, agrupando individuos de piel o carne amarilla, blanca, morada, roja o una combinación de distintos colores con distribuciones e intensidades muy diferentes.

La significación de las interacciones de GCA y SCA de los genotipos con el ambiente para todos los caracteres indicó que las familias (y los genotipos) respondieron de forma distinta al factor ambiente (Tablas 3.17, 3.18 y 3.19). Las interacciones GEI dificultan la selección de genotipos superiores en la medida en la que reduce la correlación entre genotipo y fenotipo. Las diferencias significativas entre parentales halladas en los caracteres AMT, FST, CT y CAH fueron consideradas indicadoras de una gran variabilidad. De acuerdo con Prasad y Singh (1986) y Martin *et al.* (1995), esta circunstancia podría permitir la expresión de elevados niveles de heterosis.

Excepto en el caso de CT, los cuadrados medios de GCA_f/Set fueron superiores a los de GCA_m/Set en todos los caracteres estudiados, lo cual fue interpretado como la existencia de una variabilidad mayor entre los parentales femeninos para AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} . A pesar de que la variación genética no aditiva asociada a la SCA mostró un peso significativo en la variación fenotípica, la suma de SS asociados a la GCA ($GCA_m + GCA_f$) contabilizó la mayor parte de la variación fenotípica en todos los caracteres (> 70%). No obstante, esta contribución fue mayor en los caracteres AMT y CT (> 85%), los cuales dieron lugar a estimaciones de h^2 más elevadas.

La significación de GCA_m y GCA_f en ambos *sets* indica que la varianza genética aditiva contabilizada por los parentales fue muy importante. Las familias de ambos *sets* exhibieron una importante variabilidad, destacando positivamente las generadas a partir de los parentales femeninos 'Purple Peruvian' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'NK-08/349' (CT) en el *set* 1 y 'Rouge de Flandes' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'CIP-7002/34' (CT) en el *set* 2. En cuanto a los parentales masculinos, se identificaron algunos genotipos con un efecto GCA positivo coincidentes en su mayoría con genotipos intensamente pigmentados, tales como 'Bleu de La Manche' (AMT, FST y CAH_{ABTS}) y 'Morada' (CT) en el *set* 1 y 'British Columbia Blue' (AMT y CAH_{ABTS}) y 'Entzia' (CT) en el *set* 2. Entre los cruzamientos identificados con mayor producción de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante (SCA) destacaron 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche' (AMT, FST y CAH_{ABTS}) y 'NK-08/349' · 'Morada' (CT) en el *set* 1 y 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'CIP-7002/34' · 'British Columbia Blue' (CT) en el *set* 2.

Entre los parentales que dieron lugar a progenies con un menor contenido de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante destacaron 'Fenton' y 'NK-08/349' (AMT) como genitores femeninos y 'Jesús' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'Bleu de La Manche' (CT) como genitores masculinos en el *set* 1, junto con el parental femenino 'Blue Star' (CT) y los parentales masculinos 'Entzia' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'Blue Congo' (CT) en el *set* 2. Entre los cruzamientos que mostraron una SCA negativa se encuentran 'Purple Peruvian' · 'Jesús' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'NK-08/349' · 'Bleu de La Manche' (CT) en el *set* 1 y 'CIP-7002/34' · 'Blue Congo' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}), 'Rouge de Flandes' · 'British Columbia Blue' (AMT, FST y CAH_{ABTS}), 'Rouge de Flandes' · 'Entzia' (AMT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'Blue Star' · 'British Columbia Blue' (CT) en el *set* 2.

Como cabría esperar, la mayoría de los cruzamientos con un efecto SCA elevado de un signo determinado fueron generados a partir de parentales con una GCA alta y del mismo signo. No obstante, el caso de la familia derivada del cruzamiento 'NK-08/349' · 'Jesús' resulta llamativo porque a pesar de que el efecto de la GCA de ambos parentales es negativo para AMT, FST y CAH_{ABTS} , presenta una SCA positiva para estos caracteres. Por el contrario, la familia 'Rouge de Flandes' · 'British Columbia Blue' presentó el efecto opuesto para estos mismos caracteres, con GCAs altas y positivas y una SCA negativa. Escenarios similares han sido referidos por autores como Tai (1976), Mwanza *et al.* (2002) y Sseruwu (2012).

La realización de experimentos factoriales de cruzamientos es útil para identificar la mejor estrategia de cruzamientos para la mejora de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en patata. Este trabajo incluye caracteres que no han sido analizados previamente de acuerdo con este tipo de diseños.

Debido a la naturaleza tetraploide y altamente heterocigótica de la patata, se ha demostrado que la descendencia muestra frecuentemente aspectos, tales como la distribución e intensidad de la pigmentación, que no se expresan en los parentales. Los resultados sugieren que la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante se encuentra determinada principalmente por la GCA, aunque el efecto de la SCA fue significativo en todos los casos. La identificación de aptitudes combinatorias permitió la identificación de parentales y cruzamientos con una alta producción de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.

CAPÍTULO 4. INCORPORACIÓN DE CULTIVARES CON ALTO CONTENIDO DE COMPUESTOS BIOACTIVOS Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE EN UN PROGRAMA DE MEJORA GENÉTICA

4.1. INTRODUCCIÓN

4.1.1. Historia de la mejora genética en patata

Las prácticas tradicionales de los agricultores andinos (Figura 4.1) promueven la maximización de la variabilidad genética (Quiros *et al.*, 1990), siendo habitual que en un mismo campo de cultivo convivan distintos cultivares y niveles de ploidía (Zimmerer, 1991abc). Esta coexistencia, unida a las prácticas culturales y al sistema de plantación, promueve la reproducción sexual, la aparición de nuevos genotipos, la selección de resistencias y la obtención de cosechas de sabor y apariencia variadas (Spooner *et al.*, 2010). En Europa, los primeros trabajos documentados de mejora genética en patata datan de 1807 (Knight, 1807, Glendinning, 1983). A raíz de la emergencia de nuevos cultivares, se fue desarrollando un mercado de compraventa de semilla muy competitivo (Best, 1870; Burbank, 1914).



Figura 4.1. Las prácticas tradicionales de los agricultores andinos contribuyen a la conservación de la diversidad genética de la patata (Fuente : <http://cipotato.org/>)

Desde principios de 1800 hasta 1900 la mejora genética en patata fue llevada a cabo por parte de mejoradores privados utilizando una base genética relativamente estrecha. Esta fue reducida aún más tras las grandes epidemias de mildiu (*P. infestans*) que tuvieron lugar en Europa de forma particularmente virulenta durante la década de 1840. A partir de ese momento, la patata chilena, introducida posteriormente a 1811, fue desplazando a los cultivares preexistentes de la subespecie *andigena* (Ames y Spooner, 2008; Ríos *et al.*, 2007; Spooner *et al.*, 2005b). El conocimiento de la herencia de los caracteres, los mecanismos asociados a la resistencia y otros aspectos genéticos y fisiológicos era muy deficiente. Los nuevos cultivares surgían, tanto a partir de cruzamientos dirigidos, como a partir de bayas producidas en los campos en régimen de polinización abierta (Brown y Henfling, 2014).

A principios del siglo XX las leyes de Mendel comenzaron a considerarse de forma sistemática. En este sentido, podemos decir que la mejora de patata moderna comenzó en los años 1930 en China e India (Gaur y Pandey, 2000; Jin *et al.*, 2004). La implementación de nuevas técnicas vinculadas a la comprensión de los principios de la genética y la incorporación de germoplasma ha contribuido de forma decisiva a la aparición de nuevos cultivares con características de interés para agricultores y consumidores (Bradshaw, 2007cd). En las etapas iniciales de la mejora moderna, el carácter poliploide de la patata no se conocía, lo cual dificultaba el proceso de mejora genética y relegaba los estudios de heredabilidad a los caracteres dominantes (Cockerham, 1970). Posteriormente, el descubrimiento de que los cruzamientos derivados de algunos genotipos de *S. phureja* inducían la partenogénesis permitió la manipulación de la ploidía (Hougas y Peloquin, 1958; Hermsen y Verdenius, 1973).

Dado el creciente conocimiento acerca de la importancia de la generación de variabilidad genética, la introgresión de genes procedentes de especies silvestres comenzó en 1909 (*S. demissum*) y se desarrolló de forma importante a lo largo del siglo XX (Ellenby, 1948; Muller y Black, 1951; Ross, 1954, 1958, 1986). Carroll (1982) desarrolló una población de *S. stenotomum*/*S. phureja* adaptada a condiciones de día largo por medio de selección masal. Estas presentan una tolerancia a distintos estreses ambientales que ha sido objeto de atención desde los inicios de la mejora moderna, resultando particularmente interesante la tolerancia al frío de distintos genotipos adscritos a las especies *S. demissum*, *S. acaule*, *S. ajanhuiri*, *S. andigenum* y *S. jucepczukii* (Bukasov, 1933; Reddick, 1930; Condori *et al.*, 2014) y la tolerancia a la sequía identificada en distintas entradas de *S. tuberosum* (grupos *Stenotomum*, *Andigenum* y *Chaucha*), *S. chilotanum*, *S. jamesii* y *S. okadae* (Cabello *et al.*, 2012, 2013; Watanabe *et al.*, 2011).

La presencia de tricomas glandulares (*S. polyadenium* y *S. tarijense*), altas concentraciones de glicoalcaloides (*S. chacoense*), pilosidad y otros mecanismos de resistencia a plagas presentes en especies silvestres también han atraído la atención de investigadores y mejoradores (Flanders *et al.*, 1992; Jansky *et al.*, 2009). Por otra parte, numerosos genes de resistencia a algunas de las enfermedades y plagas más importantes en la patata, como el mildiu (*P. infestans*), PVX, PVY y *Globodera* spp., han sido introducidos a partir de *Solanum demissum* Lindl., *Solanum stoloniferum* Schltld. & Bouche, *Solanum chacoense* Bitter, *Solanum acaule* Bitter, *Solanum vernei* Bitter & Wittm. y *Solanum spegazzinii* Bitter (Bradshaw, 2007ab). Además de la realización de cruzamientos interespecíficos, existen otras herramientas que han permitido la introgresión de genes de resistencia a partir de especies silvestres o nativas, tales como la hibridación somática interespecífica (Carrasco *et al.*, 2000).

Desde la década de 1980, el auge de los marcadores moleculares basados en PCR ha aportado una nueva herramienta para la identificación de caracteres de interés relacionados con la calidad, el desarrollo, el comportamiento agronómico o la presencia de resistencias (Bradshaw *et al.*, 2008), cuya función incluye además el genotipado, el análisis de diversidad genética o la realización de estudios filogenéticos (Debener *et al.*, 1990; Görg *et al.*, 1992).

El primer mapa de ligamiento con 12 grupos, correspondientes a los 12 cromosomas de la patata, se construyó basándose en polimorfismos de ADN a partir de marcadores moleculares (Bonierbale *et al.*, 1988; Gebhardt *et al.*, 1989), centrándose inicialmente en caracteres simples tales como la resistencia a patógenos (Young, 1999). Su utilidad viene determinada por la relación existente entre los marcadores y los genes de interés, pudiendo localizarse los primeros dentro, en equilibrio de ligamiento (el marcador y el gen se heredan conjuntamente por su proximidad) o en desequilibrio de ligamiento (Dekkers, 2003).

A lo largo de las dos últimas décadas se han construido al menos una docena de estos mapas, mayoritariamente en entornos diploides. Ritter *et al.* (2008b) publicaron un mapa ultradenso del transcriptoma y de ligamiento y e identificaron tanto factores monogénicos como poligénicos relacionados con resistencias y caracteres morfoagronómicos. La secuenciación del genoma de la patata, con 844 Mpb y 39031 genes que codifican proteínas supuso un hito en los estudios genéticos de la patata (The Potato Genome Sequencing Consortium, 2011). La información aportada por los marcadores moleculares permite la introducción de caracteres de forma eficiente, así como la selección temprana de individuos superiores (Ritter *et al.*, 2009).

4.1.2. Métodos de mejora genética en patata

El método clásico de mejora genética en patata se fundamenta en la generación de variabilidad genética mediante cruzamientos dirigidos y la posterior selección de la descendencia en la F1 y en sucesivas generaciones clonales (Carputo y Frusciante, 2011). La elección de los parentales basada en la complementariedad de las características deseadas, la utilización de una metodología adecuada y el establecimiento de unos criterios de selección compatibles con los objetivos del programa constituyen aspectos fundamentales a la hora de diseñar una estrategia de mejora.

Las principales fases en las que puede dividirse un programa de mejora convencional son las siguientes: selección de parentales, realización de cruzamientos dirigidos y obtención de semilla, siembra de las semillas en macetas individuales agrupadas por familias y selección de plántulas en la primera generación (Ruiz de Galarreta *et al.*, 2000).

En muchos casos, la selección a nivel de plántulas se centra en eliminar plantas viróticas o con características morfológicas claramente desfavorables. Durante la cosecha de los tubérculos producidos a lo largo del primer ciclo se realiza una segunda fase de selección en base a criterios morfométricos. Los individuos seleccionados durante el primer ciclo de selección se denominan clones de primer año, los cuales volverán a ser sembrados a lo largo del siguiente ciclo y serán sometidos a un segundo ciclo de selección, proceso que se repetirá a lo largo de varios años hasta lograr un pequeño número de clones con las características deseadas que serán finalmente evaluados y en su caso, incluidos en el Registro de Variedades Comerciales (Rouselle *et al.*, 1999). La Figura 4.2 muestra de forma esquemática las fases del programa de mejora genética que se lleva a cabo en Neiker desde la selección de parentales y realización cruzamientos dirigidos hasta el registro de un nuevo cultivar en la Oficina Española de Variedades Vegetales (OEVV).

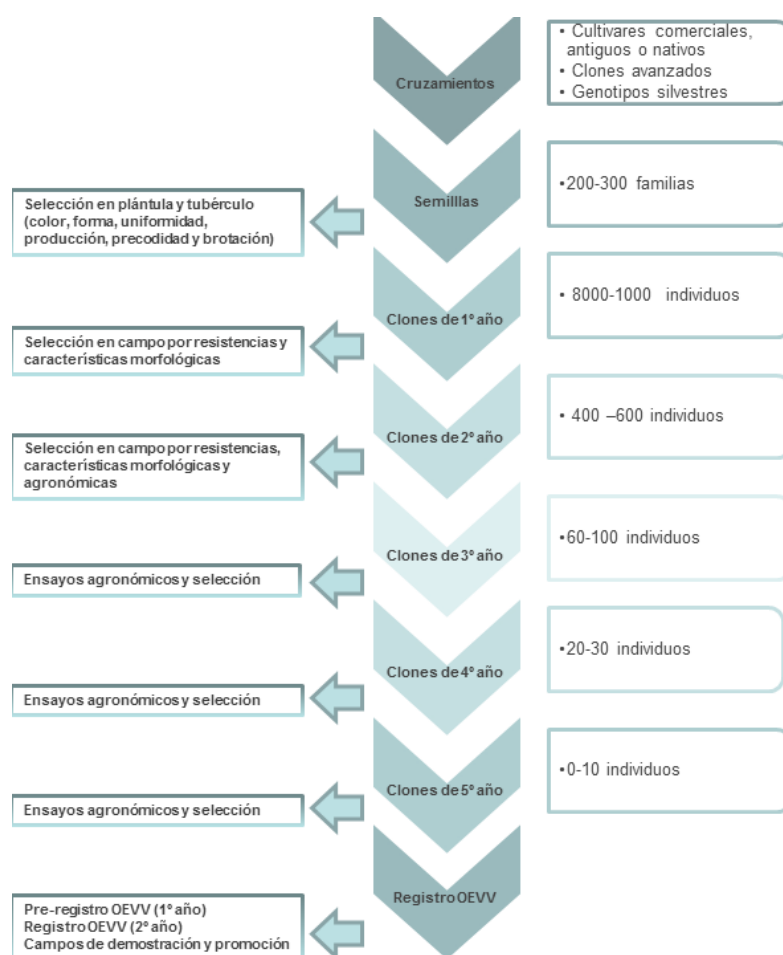


Figura 4.2. Esquema del programa de mejora genética de patata de Neiker.

Dentro del esquema básico de un programa de mejora convencional pueden aplicarse distintas estrategias en función del tipo de material vegetal disponible y de la base genética que subyace a los caracteres de interés (Carputo y Frusciante, 2011). Cuando las características deseadas constituyen caracteres cualitativos, es decir, su expresión obedece a un único gen o a un número muy reducido de genes (herencia mendeliana), es posible acelerar la selección a nivel de plántula (Ross, 1986).

La selección recurrente constituye otra posible estrategia de mejora cuando se desea introducir un carácter de interés procedente de un genotipo donante en un genotipo receptor superior (Bradshaw *et al.*, 2009). En este caso, el criterio utilizado es el de alternar ciclos de cruzamiento y selección con la finalidad de obtener clones casi isogénicos al genotipo receptor pero con el carácter de interés procedente del parental donante (Bradshaw y Mackay, 1994; Bradshaw *et al.*, 1995). Algunos ejemplos de aplicación exitosa de selección recurrente en patata son los aportados por Estrada (1978) y Gandolfi-Benites y Pereira-Pinto (2011), quienes lograron introducir genes de resistencia a heladas en *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* y Gálvez y Brown (1989), quienes introdujeron genes de resistencia a PVY. Este tipo de aproximación es válida en el caso de caracteres cualitativos, ya que a medida que la heredabilidad de los caracteres disminuye, el número de individuos requerido para obtener un cultivar mejorado aumenta (Rouselle *et al.*, 1999).

Distintos autores recomiendan seleccionar clones avanzados procedentes de familias con elevado valor medio, aconsejando realizar en primer lugar una selección basada en la familia (selección familiar) para proceder a seleccionar posteriormente los genotipos superiores (selección clonal) (Gopal y Minocha, 1997, 2001; Bradshaw *et al.*, 1998b, 2000; Diniz *et al.*, 2006). El objetivo principal de otros programas de mejora consiste en generar poblaciones de mejora con tolerancia a estreses abióticos (estrés hídrico o térmico), enfermedades o plagas en lugar de perseguir únicamente la obtención de genotipos élite (Mendoza, 1989). En el Centro Internacional De La Papa (CIP), la selección de clones avanzadas se realiza a partir de estas poblaciones de referencia genéticamente diversas (Mendoza, 1983).

A pesar de que la hibridación sexual continúa siendo la principal estrategia de generación de variabilidad genética, el auge de la biotecnología ha aportado nuevas posibilidades a la mejora genética en patata (Wenzel y Ros, 2006; Bryan, 2011; Koeyer *et al.*, 2011; Kuhl, 2011; Gebhardt, 2011). Entre las herramientas más destacables se cuentan el cultivo *in vitro* (Simmonds, 1969), la hibridación somática (Lightbourn y Veilleux, 2007), los marcadores moleculares (Kelley *et al.*, 2007) y la transformación mediante *Agrobacterium tumefaciens* (Smith & Townsend) Conn (Scotti *et al.*, 2011).

Las técnicas de cultivo *in vitro* resultan de gran interés porque, además de permitir la conservación eficaz de material difícil de mantener mediante reproducción sexual, como haploides, poliploides o aneuploides en óptimas condiciones sanitarias, permite la obtención de haploides mediante cultivo de óvulos o anteras. Además, permite la fusión de protoplastos o realización de hibridaciones somáticas entre especies o cultivares sexualmente incompatibles, la conservación de genotipos libres de virus, la micropropagación rápida de plantas correspondientes a cultivares de interés, la identificación de nuevos caracteres mediante variación somaclonal (Ruiz de Galarreta *et al.*, 2000), e incluso la propia caracterización y selección de individuos con características de interés (Ochatt *et al.*, 1998). Mediante la aplicación de estas técnicas se ha logrado introducir resistencias a podredumbre bacteriana (Chen *et al.*, 2013; Fock *et al.*, 2000, 2001; Kim-Lee *et al.*, 2005; Laferriere *et al.*, 1999) y PVY (Carrasco *et al.*, 2000). La aplicación de marcadores moleculares constituye otra herramienta de gran importancia (Dale y Bradshaw, 2006). En este sentido, se han empleado marcadores de tipo RAPD (Williams *et al.*, 1990), SSR (Milbourne *et al.*, 1998), SCAR (Paran y Michelmore, 1993), CAPS (Akopyanz *et al.*, 1992) o AFLP (Vos *et al.*, 1995) con finalidades tan diversas como el genotipado o la identificación varietal, la construcción de mapas genéticos o la detección de genes de resistencia.

Por otra parte, la implementación de técnicas de transformación genética ha dado como resultado la obtención de cultivares carentes de amilosa (Kuipers *et al.*, 1994), líneas resistentes a PLRV (Vazquez-Rovere *et al.*, 2001), inmunes a PVY (Barchend y Peter, 1998; Cavatorta *et al.*, 2011; Monsanto, 2000), resistentes a *R. solani* (M'hamdi *et al.*, 2012) o al escarabajo de la patata (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (Perlak *et al.*, 1993), ricas en amilopectina (BASF, 2010) o en luteína y β -caroteno (Diretto *et al.*, 2007ab; Ducreux *et al.*, 2005). En los últimos años se ha desarrollado una técnica de transformación denominada cisgénesis, que permite la transformación entre especies relativas (Jacobsen y Schouten, 2008). Esta técnica presenta un gran potencial para la introducción de genes de resistencia como alternativa a la mejora por introgresión (Jacobsen y Hutten, 2006).

4.1.3. Objetivos de la mejora genética en patata

Los objetivos de los programas de mejora genética han ido modificándose desde sus inicios y ajustándose a los usos demandados por los consumidores. Como resultado del desplazamiento de los usos tradicionales, limitados al consumo doméstico, hacia nuevas formas elaboradas industrialmente (preparados de patatas congeladas, fritas y aperitivos) (USDA, 2014), a las características productivas y agronómicas perseguidas inicialmente se les han ido sumando la presión por obtener cultivares aptos para determinados usos industriales (Douches *et al.*, 1996).

Actualmente las variedades cultivadas presentan una base genética muy estrecha y por ello, escasa diversidad en la mayoría de los caracteres (Glendinning, 1983). De acuerdo con Mendoza y Haynes (1974), los coeficientes de parentesco entre variedades norteamericanas igualan o superan en muchos casos los calculados entre parentales y descendencia. Se ha estimado que el 80% de los cultivares de Europa y Norteamérica son portadores de genes procedentes de seis o siete especies silvestres únicamente (Hermsen, 1980), siendo la población *S. tuberosum* · *S. demissum* la más frecuente, constituyendo entre el 61 y el 100% de los cultivares más destacados de Norteamérica (Love, 1999).

Esta situación puede abocar a la erosión genética y a la superación de resistencias por parte de los patógenos en una parte significativa del germoplasma comercial (Bradshaw y Ramsay, 2005; Bamberg y del Río, 2011). Dada la importancia de maximizar la variabilidad genética, se han desarrollado distintas estrategias de mejora para introducir nuevos alelos procedentes de especies nativas y silvestres desde los centros de diversidad en los programas de mejora (Glendinning, 1975; Mendiburu y Peloquin, 1977; Watanabe *et al.*, 1995b; Ruiz de Galarreta *et al.*, 1998; Bradshaw, 2009).

El progreso de los programas de mejora desde sus inicios se hace patente en el último Catálogo Mundial de Variedades de Patata, en el cual se identifican en torno a 4200 cultivares de patata procedentes de más de 100 países que cubren la totalidad de las zonas productoras de patata (Hils y Pieterse, 2007).

Entre los aspectos fundamentales considerados en la mayoría de programas de selección destacan el tipo de almidón, el contenido de azúcares, el rendimiento, la presencia de resistencias y el contenido de minerales, antioxidantes o glicoalcaloides (Jansky, 2009; Bradshaw y Bonierbale, 2010). La calidad de los tubérculos es un aspecto fundamental en el mercado de patata. Esta puede ser subdividida en dos categorías principales: calidad externa, que incluiría el color, la profundidad de los ojos, la textura de la piel, el tamaño y la forma de los tubérculos, y calidad interna, que comprendería la calidad nutricional, el valor culinario, las propiedades post-cocinado y la calidad para el procesamiento (que a su vez agruparía caracteres como la materia seca, el sabor o la concentración de azúcares, proteína, almidón y glicoalcaloides) (Carputo *et al.*, 2005).

Ritter y Ruiz de Galarreta (2006) subdividen la calidad en tres categorías: calidad organoléptica o sensorial, calidad nutricional y calidad sanitaria. Numerosos aspectos de la calidad se consideran caracteres cuantitativos, esto es, presentan una variabilidad continua y están codificados por un gran número de genes (Watanabe *et al.*, 2002).

4.1.4. Mejora genética de patata para calidad nutricional

La mejora de patata para caracteres cuantitativos se ve lastrada por una serie de problemas específicos. Entre las características que dificultan el avance de la mejora destacan la herencia tetrasómica, la existencia de diversos tipos de segregación (Stift *et al.*, 2008), una alta heterocigosidad, una estrecha base genética y un elevado número de interacciones inter e intralocus (Carputo *et al.*, 2004). La genética tetraploide es el aspecto más relevante para la mejora genética de la patata. A menudo, un factor controlado por un solo gen puede ser cuantitativamente calificado por su fenotipo debido a la especificidad de la segregación (Ortiz y Watanabe, 2004). En este caso, la denominación 'poliploidía polisómica' de Mackey (1970) se usa en lugar del término 'autopoliploidía' (Stebbins, 1950; Grant, 1971). El comportamiento tetrasómico de cromosomas y su correspondiente segregación ha sido publicado por distintos autores (Swaminathan y Magoon, 1961; Matsubayashi, 1991).

Sin embargo, existen otras particularidades que permiten la implementación de distintas técnicas convencionales y biotecnológicas para la mejora de caracteres cuantitativos. La principal ventaja de la patata en este sentido es el elevado número de especies silvestres tubíferas relacionadas que pueden utilizarse como fuente de alelos empleando estrategias como la hibridación interespecífica (Carputo *et al.*, 2005). La aplicación del conocimiento de la genética poliploide puede contribuir a acelerar el proceso de introgresión mediante técnicas relacionadas con la haploidización (Kotch *et al.*, 1992), la rotura de barreras interespecíficas utilizando el concepto de número de balance del endospermo (EBN) (Ehlenfeldt y Hanneman, 1988) y el uso de gametos $2n$ (Peloquin *et al.*, 1989). La generación de poblaciones adaptadas a condiciones de día largo a partir de germoplasma andino (poblaciones *Neo-Tuberosum*) constituye otra estrategia de interés para ampliar la base genética de la patata (Glendinning, 1975). Desde los inicios de la mejora moderna se han puesto en marcha innumerables programas de mejora destinados a mejorar la calidad de la patata, tanto a nivel externo (Tarn *et al.*, 1992) como a nivel interno (Carputo *et al.*, 2005).

Los caracteres más directamente relacionados con la calidad para fritura, como los sólidos solubles, los azúcares reductores y el color de *chips*, han sido objeto de numerosos programas de fitomejoramiento (Love *et al.* 1998; Ruiz de Galarreta *et al.*, 2000; Hayes y Thill, 2002; Xiong *et al.*, 2002). Asimismo, se han realizado algunos estudios con la finalidad de incrementar el contenido de proteína (Chakraborty *et al.*, 2000; Ryan *et al.*, 2005) y algunos minerales (Burgos *et al.*, 2007; Haynes *et al.*, 2012; Zum Felde *et al.* 2014). La biofortificación constituye un proceso cuya finalidad es incrementar la concentración de minerales en cultivos alimentarios mediante el uso de distintas herramientas. Las aproximaciones más habituales pueden dividirse en dos grandes grupos: biofortificación agronómica y biofortificación genética.

4.1.4.1. *Mejora de patata para el contenido de minerales*

La biofortificación agronómica consiste en el incremento del contenido mineral del suelo, la aplicación de fertilizantes foliares ricos en minerales o bien en técnicas que permitan una mayor movilidad o biodisponibilidad de los minerales (Zhu *et al.*, 2007; White *et al.*, 2012). Numerosos estudios han demostrado que la concentración de minerales del suelo puede ser incrementada mediante la aplicación de fertilizantes minerales como N, P, K, Ca, Mg, Zn y Se (Turakainen *et al.*, 2004; White *et al.*, 2009). Sin embargo, las complejas interacciones que existen entre diferentes minerales y el efecto de la composición mineral de los tejidos en la redistribución de los tejidos vegetales, la adición de un fertilizante mineral específico puede aumentar o disminuir su concentración final en las partes de interés (Subramanian, 2012). En consecuencia, esta aproximación solo sería válida en determinadas condiciones y cultivos (Hirschi, 2009).

La biofortificación genética incluiría técnicas convencionales y transgénicas para lograr la introducción de genes que favorezcan unas determinadas características relativas a la absorción, acumulación y redistribución de elementos minerales en la planta. Para ello, es interesante caracterizar e identificar germoplasma con alta variabilidad para estos caracteres (Mayer *et al.*, 2008). De acuerdo con White y Broadley (2005, 2009), la patata presenta una variación genotípica considerable en la concentración de minerales esenciales. Existen numerosos factores que determinan la probabilidad de éxito en el desarrollo de cultivares con elevada concentración de minerales, siendo la variabilidad genética de los genotipos incluidos en el programa, la heredabilidad de los caracteres, la asociación entre estos y la existencia de herramientas de diagnóstico precisas algunos de los más determinantes (Cakmak *et al.*, 2010). La comprensión de los mecanismos moleculares que controlan la homeostasis de los minerales, incluyendo los mecanismos de redistribución y removilización, es fundamental y varía en función de la especie de interés (Subramanian, 2012).

Numerosas iniciativas se han centrado en la biofortificación de distintos cultivos destinados a la alimentación humana. Un ejemplo sería el programa HarvestPlus, (Biofortification Challenge Program), establecido por el Grupo Consultivo de Investigación Agrícola Internacional (CGIAR) en 2013 con el fin de incrementar la concentración de los minerales Fe y Zn, además de vitamina A, en cultivos tan diversos como el arroz, el trigo, el mijo, la alubia, el maíz, la yuca y el boniato. Además, este mismo programa, en colaboración con el Centro Internacional de la Papa (CIP) está tratando de producir clones con elevado contenido de Fe, Zn, vitamina C y compuestos fenólicos (Bonierbale *et al.*, 2007).

4.1.4.2. Mejora de patata para el contenido de vitaminas, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

Otras iniciativas desarrolladas se han centrado en aumentar la concentración de folato (Bekaert *et al.*, 2007), vitamina C (Sinden *et al.*, 1978) y compuestos bioactivos en clones de patata (Brown *et al.*, 2005a; Andre *et al.*, 2007ab; Stushnoff *et al.*, 2008). La enorme variabilidad genética del germoplasma de patata ha motivado la ejecución de numerosos estudios centrados en la evaluación de recursos fitogenéticos con diversos fines. En esta línea y dada la importancia de los tubérculos como fuente de fitoquímicos, numerosos trabajos han abordado la caracterización de colecciones de patata en base a su composición química y concretamente, a su contenido de compuestos bioactivos (Al-Shaikan *et al.*, 1995; Burgos *et al.*, 2009b; Navarre *et al.*, 2016). Este tipo de estudios se ha abordado tanto desde un punto de vista de la evaluación de un recurso alimenticio existente como en el contexto de un proceso de selección dentro de un programa de mejora genética (Brown *et al.*, 2005a; Andre *et al.*, 2007ab; Stushnoff *et al.*, 2008). La atención de los investigadores se ha centrado particularmente en cultivares y clones avanzados intensamente pigmentados, puesto que presentan concentraciones de compuestos fenólicos (coloración morada o roja) y carotenoides (coloración amarilla o naranja) muy superiores a las de los genotipos más habituales de carne blanca o amarilla pálida (Brown, 2005; Hamouz *et al.*, 2006).

La concienciación acerca de la importancia del consumo de fitoquímicos y el interés creciente en desarrollar nuevos productos con propiedades organolépticas específicas han provocado la aparición de distintas iniciativas de mejora relacionadas con este tipo de compuestos. Entre ellas, destaca el interés mostrado por las antocianinas en distintos programas de mejora de EEUU: Colorado Potato Breeding Program (Stushnoff *et al.*, 2008), Cornell University Potato Breeding Program (Zhang *et al.*, 2009), Texas Potato Variety Program (Reddivari *et al.*, 2007) y Tri-State Potato Research and Breeding Program (Brown *et al.* 2003, 2005a, 2007; Brown, 2008). También son destacables los progresos logrados en Japón (Mori *et al.*, 2009ab) y Sudamérica (Ayvaz *et al.*, 2016). Recientemente, algunos nuevos cultivares ricos en pigmentos antocianicos han sido desarrollados por parte del Instituto para el Manejo de Variedades de Patata (PVMI, 2016) o empresas como HZPC (2016). El incremento de la concentración de estos fenoles tiene una doble función, ya que por una parte son beneficiosos para la salud y por otra, son pigmentos que aportan una intensa coloración morada o roja muy atractiva para el consumidor (Figura 4.3). No obstante, los cultivares ricos en compuestos bioactivos más extendidos y comercializados en el mercado de especialidades son antiguos y de origen poco conocido, presentando habitualmente características morfoagronómicas desfavorables que merman su producción y dificultan su conservación y procesamiento.



Figura 4.3. Utilización de patatas pigmentadas para la elaboración de aperitivos y uso doméstico: A) Mezcla de patatas nativas fritas en forma de *chips* (Fuente: <http://www.kiwalife.com/kiwa-native-andean-potato-chips-mix/>), B) Mezcla de patatas nativas, boniato y remolacha frita en forma de *chips* (Fuente: <http://es.tikachips.com/>), C) Patatas de carne morada fritas en forma de *chips* (Fuente: http://www.terrachips.com/chips/exotic_vegetables/terra-blues), D) Patatas andinas 'Tika Papa' (Fuente: <http://www.entrepreneurstoolkit.org/>) E) y F) Comercialización de patatas nativas para su uso en fresco por parte del sector hostelero y consumo doméstico (Fuente: <http://cipotato.org/>) y G) Patatas moradas 'Vitelotte' comercializadas en fresco.

Otro compuesto fenólico que han despertado el interés de los mejoradores es el ácido clorogénico, tanto por sus implicaciones para la salud humana como por sus funciones en la defensa de la planta contra patógenos (Dao y Friedman, 1992; Navarre *et al.*, 2016). La preocupación acerca de la relación entre el contenido de esta molécula, el pardeamiento enzimático y un aumento de la astringencia y el amargor de los tubérculos ha frenado la posibilidad de desarrollar variedades ricas en ácido clorogénico (Mulder, 1949; Mondy *et al.*, 1971, 1979; Thomas, 1981).

Sin embargo, estudios más recientes han desvelado que este ácido fenólico no es limitante en el desarrollo del pardeamiento (Cantos *et al.*, 2002) y que no existe correlación entre pardeamiento y concentración de ácido clorogénico desde un punto de vista genético (Werij *et al.*, 2007). Uno de los grupos de compuestos bioactivos más estudiados desde la perspectiva de la mejora genética son los carotenoides. Además de por su asociación con un color amarillo intenso, este hecho se explica parcialmente porque algunos de los carotenoides mayoritarios en la patata se consideran de especial importancia para la salud ocular y la reducción del riesgo de sufrir degeneración macular asociada a la edad (Chucair *et al.*, 2007; Tarn *et al.*, 2008).

En este caso, se han implementado tanto estrategias propias de la mejora convencional, entre las que destacan los avances alcanzados por programas University of Florida Potato Variety Program (Haynes *et al.*, 2000) o Tri-State Potato Research and Breeding Program (Brown *et al.*, 1993), como aproximaciones que utilizan herramientas relacionadas con la modificación genética (Römer *et al.*, 2002; Ducreux *et al.*, 2005; Lu *et al.*, 2006; Diretto *et al.*, 2007ab). Actualmente, algunas empresas e instituciones dedicadas a la mejora de la patata y comercialización de la patata ofertan cultivares con elevada concentración de carotenoides (HZPC, 2016; PVMI, 2016).

4.2. OBJETIVOS

El objetivo general del presente capítulo ha sido incorporar caracteres relacionados con la mejora de patata en términos de calidad organoléptica, nutricional y potencial bioactivo mediante la utilización de genotipos tetraploides altamente pigmentados en un programa de selección.

Los objetivos específicos fueron los siguientes:

1. Incorporación de germoplasma con alto contenido de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante mediante cruzamientos dirigidos.
2. Identificación de clones avanzados en ciclos de selección mediante evaluación morfológica y agronómica.
3. Determinación de la calidad industrial y organoléptica de los clones seleccionados.
4. Aplicación de marcadores moleculares para la identificación de resistencias en clones avanzados.
6. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo en los clones obtenidos.

4.3. MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1. Material

4.3.1.1. Material vegetal

El material vegetal utilizado en el presente capítulo se muestra en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Cultivares y clones utilizados en el programa de cruzamientos.

Cultivares y clones	Características de interés ¹
Bleu de La Manche	AMT/FST/CAH
Blue Congo	K/Zn/AMT/FST/CAH
Blue Star	AMT/FST/CAH + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4)
British Columbia Blue	AMT/FST/CAH
CIP-7002/34	K/Fe/Zn/CT
Entzia	Mg/Fe/Zn + MR (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4) + R (PVY)
Fenton	Fe
Highland Burgundy Red	K/Fe/Zn/AMT/FST/CAH + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4) + R (PVY)
Jesús	K/Mg/Fe/AMT/FST/CAH + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4) + R (PVY)
Kasta	K/Zn + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4) + R(PVY)
Morada	Mg/Fe/CT + MR (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4) + R (PVY)
NK-08/349	Mg/Fe/Zn + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4) + R (PVY)
NK-08/360	K/Mg /Fe
NK-08/362	K/Mg/Fe/Zn + R (PVY)
Purple Peruvian	AMT/FST/CAH
Roja Ojosa	CT + R (PVY)
Rosa Roter	CT
Rouge de Flandes	K/AMT/FST/CAH
Valfi	AMT/FST/CAH
Violet Queen	AMT/FST/CAH
Vitelotte Noir	AMT/FST/CAH
Adora	Precocidad/Consumo fresco
Agria	Producción/ Transformación + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4)
Ahmar	Transformación
Albata	Producción/Transformación
Ambition	Producción/Consumo fresco + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4)
Antina	Producción/Usos variados
Aphrodite	Producción/Usos variados
Arielle	Precocidad/Consumo fresco
Asterix	Producción/ Transformación + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4)
Aurea	Producción/Transformación
Carrera	Precocidad/Producción + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4)
Crisper	Precocidad/Transformación + R (<i>G. rostochiensis</i> , Ro 1/4)
Daifla	Precocidad/Consumo fresco
Heidrun	Producción/ Transformación + R (PVY)
Gorbea	Sabor/Usos variados + R (PVY)
Innovator	Sabor/Usos variados + R (<i>G. pallida</i> , Pa 2/3)
Monalisa	Producción/Usos variados
Mustang	Producción/ Transformación
Orchestra	Producción/ Transformación
Romeo	Producción/ Transformación
Soprano	Precocidad/Usos variados + R (PVY)

¹ Características de interés: referentes a los caracteres evaluados en el Capítulo 3. R = resistente y MR = muy resistente. Cultivares comerciales: extraídas de AHDB (2007), NIVAP (2011) y ECPD (2016).

Este estuvo constituido por un total de 21 cultivares y clones clasificados entre las primeras posiciones de los *rankings* YSI de la sección de Resultados del Capítulo 3 (apartado 3.4.1, Tablas 3.8 y 3.13) por su estabilidad y rendimiento. Además, se incluyeron un total de 21 cultivares comerciales de *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* seleccionados en base a aspectos agronómicos, morfológicos y cualitativos.

4.3.1.2. Instalaciones y útiles de campo

- Almacén para determinaciones postcosecha
- Azadas
- Sacos, cajas de madera y de plástico
- Calibradora
- Cámara de cultivo con control de temperatura y fotoperiodo
- Cámaras para almacenar semillas y tubérculos (4°C y 11°C)
- Cestos de plástico
- Fincas de ensayo en Iturrieta y Gauna (Álava)
- Invernadero compartimentado con condiciones controladas de temperatura y humedad.
- Maquinaria agrícola
- Material de irrigación (tubos, aspersores, etc.)
- Sembradora de ensayos

4.3.1.3. Útiles de laboratorio

- Balanza
- Cuentagotas, portaobjetos y cubreobjetos
- Etiquetas y sobres de papel de varios tamaños
- Lupa
- Material de laboratorio: matraces, probetas, vasos de precipitados, erlenmeyer, tarros, botellas, pipetas, pinceles, pinzas, bisturí, cuchillas y asas de siembra
- Micropipetas
- Microscopio óptico
- Papel de filtro
- Placas Petri de vidrio y de policarbonato

4.3.1.4. Útiles de invernadero

- Bandejas para semilleros y bateas
- Disolución nutritiva (pH = 5,8, CE ($\mu\text{s cm}^{-1}$), N = 180 mg l⁻¹, N = 40 mg l⁻¹, P = 300 mg l⁻¹, K = 200 mg l⁻¹, Ca = 3 mg l⁻¹, Fe = 50 mg l⁻¹, Mg = 0,1 mg l⁻¹, Zn = 0,1 mg l⁻¹, Cu = 0,05 mg l⁻¹, Mo = 1 mg l⁻¹ y B = 0,3 mg l⁻¹)
- Equipo de climatización
- Etiquetas
- Ladrillos
- Mallas de plástico de rejilla estrecha para cubrir las bayas
- Guantes
- Macetas de varios diámetros.
- Perlita
- Pinceles
- Tarros de cristal para realizar los cruzamientos
- Tijeras de podar

- Turba (Turba rubia: negra: 50: 50 v/v, pH = 6-6,5, 85% material orgánica, 1,7 % N, 0,2 % P, 1% Ca y 0,2 % K) (Traysubstrat, Klassman)

4.3.1.5. Reactivos

- Agua destilada
- Ácido acético (Panreac)
- Carmín (Sigma)
- Etanol (C₂H₆O) (PanReac)
- Glicerina (Panreac)

4.3.1.6. Material informático

Para el procesamiento, visualización y análisis de datos se utilizaron los siguientes programas informáticos:

- Excel 2010 (Microsoft Office 2010)
- Photoshop C.S 6.

4.3.2. Métodos

4.3.2.1. Cruzamientos y plántulas

Durante el mes de Febrero de 2014 se procedió a efectuar los cruzamientos dirigidos entre los genotipos seleccionados y el grupo de cultivares comerciales incluidos en el programa. Los parentales fueron sembrados en invernadero en condiciones de fotoperiodo largo (16 h de luz y 8 de oscuridad) y temperatura controlada (12-22°C). Con la finalidad de estimular la producción de flores, los tubérculos fueron sembrados sobre ladrillos cubiertos con turba y posteriormente descubiertos, procediendo a eliminar los estolones a lo largo del desarrollo de la planta. Al cabo de unas cuatro o cinco semanas, las plantas más precoces comenzaron a florecer. Los cruzamientos se realizaron en flor cortada. Para ello, se cortaron las inflorescencias con unos 30 cm de tallo, se castraron los botones florales, se identificaron individualmente y se introdujeron en tarros de cristal con una disolución nutritiva, donde permanecieron durante dos días después de la emasculación de acuerdo con las condiciones establecidas por Peloquin y Hougas (1959).

Al cabo de este tiempo, se procedió a polinizar las flores con el polen deseado. La extracción del polen se realizó mediante vibración, sometiendo las flores cortadas a este proceso y recogiendo cuidadosamente en tubos de 2 ml, los cuales fueron identificados y conservados a 4°C en condiciones de oscuridad. Para comprobar la viabilidad del polen se utilizó una tinción de carmín-ácido acético (1%, p/v) según el protocolo propuesto por Trognitz (1991). La preparación de la tinción se realizó mediante la disolución de 2 g de carmín en una disolución de ácido acético al 45%, la cual fue enrasada a 60 ml antes de proceder a la incorporación de un volumen similar de glicerina, manteniendo a lo largo de todo el proceso una agitación constante (Marks, 1954). La muestra de polen se tiñó con dos gotas de carmín-ácido acético y se incubó durante un día a 4°C en condiciones de oscuridad hasta su posterior observación con ayuda de una lupa. Los granos fértiles se caracterizan por su forma redondeada y su citoplasma teñido uniformemente de rojo. Los granos no fértiles no se tiñen, o lo hacen parcialmente, y a menudo presentan un citoplasma granular, amorfo o retraído (Orrillo y Bonierbale, 2009). Los genotipos con más del 50% de los granos teñidos fueron considerados fértiles. Los cruzamientos se realizaron con ayuda de un pincel, procediendo a la esterilización del mismo con etanol tras la realización de cada cruzamiento. Al cabo de 7-10 días, en las inflorescencias sometidas a cruzamientos viables comenzaron a formarse las bayas. A medida que estas fueron madurando, se fueron colocando redcillas individuales en cada inflorescencia para evitar la caída de las bayas y la consiguiente pérdida de semillas.

Cuando las bayas maduraron, las semillas fueron extraídas con ayuda de pinzas, secadas en papel de filtro durante aproximadamente una semana y finalmente almacenadas en sobres identificados a 4°C en condiciones de oscuridad en el interior de tarros de cristal cerrados herméticamente con gel de sílice para preservar las semillas de la humedad. En Abril de 2014 las semillas fueron sembradas por familias en bandejas con turba. Para romper la dormancia de las semillas, estas fueron sometidas a un baño de ácido giberélico (1500 ppm) durante 24 horas (Cha *et al.*, 2011). Cuando las plántulas alcanzaron unos 15 cm de altura fueron trasplantadas a macetas individuales con turba.

A lo largo del ciclo de cultivo se realizó una primera fase de selección centrada en la eliminación de plantas viróticas o con un desarrollo vegetativo desfavorable. Durante la recolección se realizó una segunda selección en base a aspectos morfológicos (color de piel y carne, profundidad de ojos y forma de tubérculos) y agronómicos (homogeneidad de la producción, número y tamaño de los tubérculos, duración del ciclo, etc.). Se cosechó un único tubérculo por genotipo (dos copias).

Los genotipos seleccionados, denominados clones de primer año, conformaron la primera generación clonal (CG1). Estos fueron almacenados en una cámara a 4°C en condiciones de oscuridad hasta la primavera siguiente.

4.3.2.2. *Clones de primer año*

Los clones de primer año seleccionados (CL1) se sembraron por familias en la finca experimental de Iturrieta (Álava) en Mayo del 2015. Las características climáticas de esta localidad la convierten en un área muy apropiada para un programa de mejora con baja presión infectiva de áfidos, vectores de virus y viroides que afectan a la patata. Se sembró un único tubérculo por genotipo, incluyendo como testigos de ciclo los cultivares 'Jaerla', 'Kennebec' y 'Agrida', representando tres tipos básicos de duración de ciclo de la patata (corto, intermedio y largo).

Durante el cultivo se procedió a la selección visual por aspecto de planta, eliminando aquellas que mostraron un porte desfavorable, un ciclo excesivamente largo o aquellas que mostraron síntomas de virosis o enfermedades fúngicas como *Alternaria solani* o *P. infestans*. Tras la cosecha, la selección incidió principalmente en aspectos morfológicos y agronómicos, aunque en este caso el mayor desarrollo de las plantas y tubérculos permite una valoración más completa y ajustada. Los clones seleccionados conformaron la segunda generación clonal (CG2) o clones de segundo año (CL2). Estos se conservaron en almacén hasta la primavera siguiente.

4.3.2.3. Clones de segundo año

En Mayo de 2016 se sembraron 10 tubérculos de cada clon CL2 en la finca experimental de Iturrieta (Álava) con un marco de plantación de 0,75 x 0,30 m. Se realizaron controles de ciclo vegetativo mediante comparación con los testigos ‘Agria’ (tardío), ‘Desiree’ (semitardío), ‘Kennebec’ (semitemprano) y ‘Jaerla’ (temprano). Se evaluó el desarrollo del cultivo según la escala numérica considerando tres tipologías (3 = desarrollo escaso, 5 = desarrollo intermedio y 7 = desarrollo vigoroso). A lo largo del cultivo, se implementó un nuevo ciclo de selección, eliminando los clones con un desarrollo irregular, ciclos excesivamente largos y presencia de enfermedades. Tras la recolección, se procedió a la evaluación de componentes básicos del rendimiento como la producción total, el número total de tubérculos y el peso medio de tubérculo. Los genotipos seleccionados fueron caracterizados en base a la morfología del tubérculo de acuerdo con los descriptores recogidos en la Tabla 4.2. En el ensayo también se incluyeron genotipos de la colección como control de contenido de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en los clones seleccionados.

Tabla 4.2. Descriptores de los tubérculos evaluados en la CL2.

Carácter	Estado	Codificación
Tamaño del tubérculo	Muy pequeño	1
	Pequeño	3
	Mediano	5
	Grande	7
	Muy grande	9
Forma del tubérculo	Comprimido	1
	Redondo	2
	Ovoide	3
	Obovado	4
	Elíptico	5
	Oblongo	6
	Largo-oblongo	7
	Alargado	8
Color predominante de la piel del tubérculo	Blanco crema	1
	Amarillo	2
	Naranja	3
	Marrón	4
	Rosado	5
	Rojo	6
	Morado rojizo	7
	Morado	8
	Morado oscuro	9
Color primario de la carne del tubérculo	Blanco	1
	Crema	2
	Amarillo claro	3
	Amarillo	4
	Amarillo intenso	5
	Rojo	6
	Morado	7
	Violeta	8

Tabla 4.2. Continuación.

Carácter	Estado	Codificación
Color primario de la carne del tubérculo	Blanco	1
	Crema	2
	Amarillo claro	3
	Amarillo	4
	Amarillo intenso	5
	Rojo	6
	Morado	7
	Violeta	8
Color secundario de la carne del tubérculo	Ausente	0
	Blanco	1
	Crema	2
	Amarillo claro	3
	Amarillo	4
	Amarillo intenso	5
	Rojo	6
	Morado	7
Profundidad de los ojos	Violeta	8
	Sobresaliente	1
	Superficial (<2 mm)	3
	Ligeramente profundo (2-4 mm)	5
	Profundo (5-6 mm)	7
Textura de la piel del tubérculo	Muy profundo(>6 mm)	9
	Suave	1
	Intermedia	3
	Áspera	5
	Reticulada	7
	Muy reticulada	9

Además, se asignó un valor de aspecto comercial basado en los caracteres relacionados con el rendimiento, la morfología del tubérculo y la uniformidad de la producción (1 = muy mala, 3 = mala, 5 = intermedia, 7 = buena y 9 = muy buena). A partir de todos los datos recogidos, se aplicó un nuevo ciclo de selección en almacén, obteniéndose la tercera generación clonal (CG3) conformada por clones de tercer año. Estos fueron evaluados más extensamente por medio de los métodos detallados en el apartado Métodos del Capítulo 2, evaluando la aptitud *chips* (apartado 2.3.2.3.1), la textura (2.3.2.3.2), el contenido de materia seca, almidón y azúcares reductores (apartados 2.3.2.3.3, 2.3.2.3.4 y 2.3.2.3.5), la presencia de resistencias mediante marcadores moleculares en las clones que poseían al menos un parental resistente (apartado 2.3.2.4.1), así como la concentración de minerales (apartado 2.3.2.5.2), compuestos bioactivos y capacidad antioxidante (apartado 2.3.2.5.4) en los clones avanzados derivados de parentales con elevada concentración y estabilidad para estos caracteres de acuerdo con la sección Resultados del Capítulo 3 (apartado 3.4.1, Tablas 3.8 y 3.13). Asimismo, se incluyeron en dichas determinaciones algunos genotipos control extraídos del análisis de estabilidad de la sección Resultados del Capítulo 3 (apartado 3.4.1, Tablas 3.8 y 3.13) que se incluyen en la Tabla 4.4. En la Figura 4.3 se muestran los hitos más significativos del programa de mejora.

Tabla 4.3. Cultivares y líneas de mejora incluidos como control en el análisis de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante de los clones CL3.

Carácter	Control		
	Inferior	Intermedio	Superior
K/Fe/Zn	Rosa Roter	NK-08/349	NK-08/362
Mg	Rosa Roter	NK-08/362	NK-08/349
AMT/FST/CAH	Jesús	Bleu de La Manche	Purple Peruvian
CT	Jesús	Bleu de La Manche	Morada

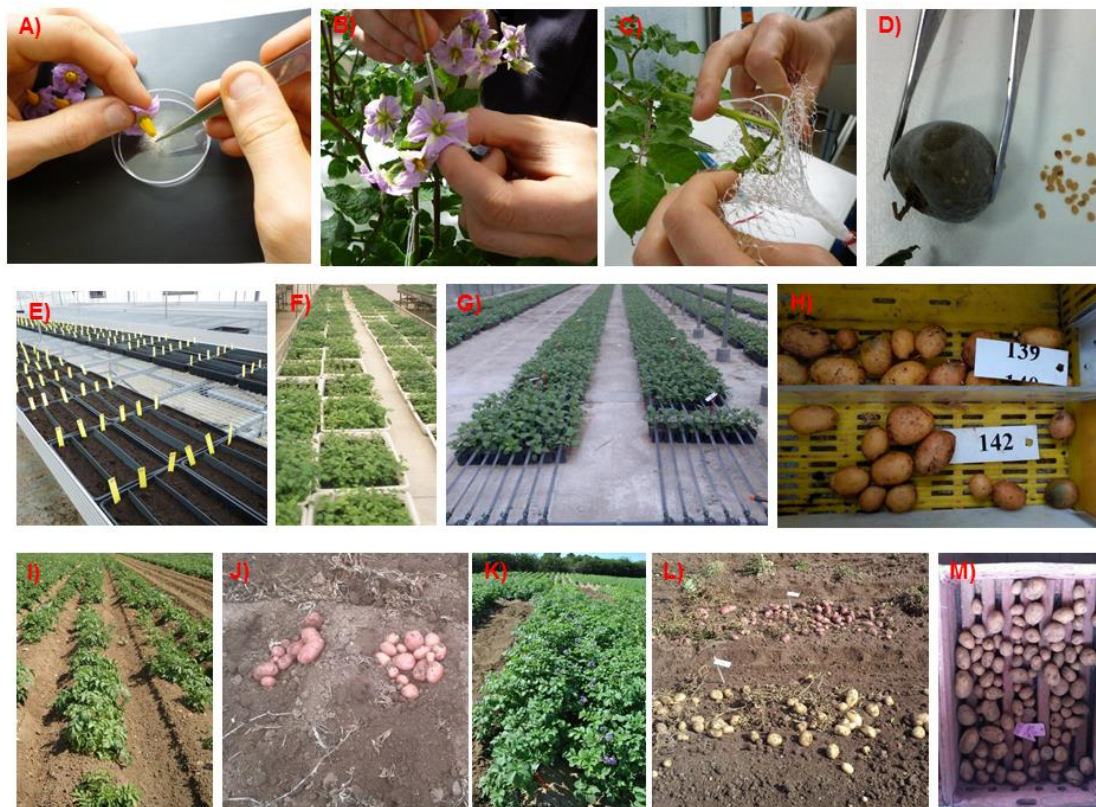


Figura 4.4. Fases del programa de mejora genética de Neiker: A) Emasculación y extracción de polen de las flores seleccionadas, B) Realización de cruzamientos dirigidos, C) Protección de bayas mediante la instalación de mallas individualizadas, D) Extracción de semillas, E) Siembra de semillas en semilleros, F) Plántulas desarrolladas listas para el trasplante a tiestos individuales, G) Plántulas en tiestos individuales, H) Clones de 1º año seleccionados en invernadero (CG1), I), Clones CL1 en campo, J) Clones CL1 seleccionados en campo que darán lugar a la segunda generación clonal (CG2), K) clones CL2 en campo, L) Clones CL2 seleccionados en campo que darán lugar a la tercera generación clonal (CG3) y M) Clones CL3 para sembrar en la campaña siguiente.

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Cruzamientos y plántulas

De acuerdo con lo expuesto en la Tabla 4.4, el análisis del polen de los 21 parentales de la colección indicó que un único cultivar mostró un porcentaje de viabilidad en torno al 100% (cv. 'Blue Star'). Un total de dos genotipos presentaron porcentajes de viabilidad próximos al 75% (cvs. 'Fenton' y 'Valfi'). Los cultivares 'Blue Congo' y 'CIP-7002/34' arrojaron valores cercanos al 50% de granos de polen viables sobre el total. Un total de 12 genotipos, agrupando el 57% de la colección, mostraron porcentajes de viabilidad del 25%. El resto de cultivares y clones fueron clasificados como androestériles (19%). Por ello, estas últimas fueron utilizadas como parentales femeninos únicamente.

Tabla 4.4. Viabilidad del polen de los parentales incluidos en el programa de mejora.

Cultivar/Clon avanzado	Viabilidad polen (%)
Bleu de La Manche	25
Blue Congo	50
Blue Star	100
British Columbia Blue	25
CIP-7002/34	50
Entzia	25
Fenton	75
Highland Burgundy Red	0
Jesús	25
Kasta	25
Morada	25
NK-08/349	25
NK-08/360	25
NK-08/362	25
Purple Peruvian	25
Roja Ojosa	25
Rosa Roter	0
Rouge de Flandes	0
Valfi	75
Violet Queen	0
Vitelotte Noir	25

En el año 2014 se obtuvieron un total 57 familias a partir de los cruzamientos realizados utilizando como parentales genotipos seleccionados y cultivares comerciales. Al finalizar el periodo de maduración se recolectaron 177 bayas procedentes de 330 cruzamientos en bateas compartimentadas, identificando las procedentes de cada uno de los cruzamientos. El número de semillas extraídas ascendió a 18154. Tras someterlas a un proceso de secado, estas fueron almacenadas en condiciones de baja temperatura y humedad hasta el momento de la siembra. La Tabla 4.5 muestra algunos detalles relativos a los cruzamientos realizados y las semillas obtenidas.

Tabla 4.5. Parentales utilizados, número de cruzamientos realizados, bayas y semillas obtenidas.

Familia	Femenino	Masculino	Cruzamientos	Bayas	Semillas
14/001	Adora	Jesús	1	1	13
14/002	Agria	Bleu de La Manche	5	3	131
14/003	Agria	Blue Star	6	4	245
14/004	Ahmar	Blue Star	2	2	387
14/005	Ambition	Jesús	1	1	33
14/006	Antina	Bleu de La Manche	1	1	44
14/007	Aphrodite	Jesús	1	1	22
14/008	Aurea	Fenton	9	7	542
14/009	Bleu de La Manche	Arielle	11	7	500
14/010	Bleu de La Manche	Bulk moradas	9	4	342
14/011	Bleu de La Manche	Gorbea	2	1	154
14/012	Bleu de La Manche	Jesús	3	1	50
14/013	Bleu de La Manche	NK-08/360	8	3	50
14/014	Bleu de La Manche	Orchestra	3	1	50
14/015	Blue Star	Albata	10	4	135
14/016	Blue Star	Bleu de La Manche	2	2	130
14/017	Blue Star	Desiree	1	1	50
14/018	British Columbia Blue	Blue Star	8	4	74
14/019	British Columbia Blue	Valfi	13	6	515
14/020	CIP-7002/34	Roja Ojosa	6	1	9
14/021	Desiree	Roja Ojosa	6	1	456
14/022	Entzia	Aurea	2	1	14
14/023	Fenton	Asterix	3	2	56
14/024	Fenton	Bleu de La Manche	11	7	529
14/025	Gorbea	Roja Ojosa	5	1	50
14/026	Heidrun	Blue Star	9	6	520
14/027	Highland Burgundy Red	Arielle	7	5	474
14/028	Highland Burgundy Red	Blue Star	10	4	226
14/029	Highland Burgundy Red	Daifla	3	3	147
14/030	Highland Burgundy Red	Fenton	6	4	141
14/031	Highland Burgundy Red	Gorbea	10	6	578
14/032	Highland Burgundy Red	Monalisa	3	1	55
14/033	Highland Burgundy Red	Romeo	2	1	15
14/034	Jesús	Bleu de La Manche	4	2	50
14/035	Jesús	Carrera	2	1	17
14/036	Jesús	Fenton	3	2	40
14/037	Jesús	Mustang	7	2	214
14/038	Jesús	Orchestra	15	5	2067
14/039	Jesús	Purple Peruvian	7	2	80
14/040	Morada	Fenton	12	6	352
14/041	Morada	NK-08/360	3	2	229
14/042	Morada	Purple Peruvian	3	1	102
14/043	Purple Peruvian	Bleu de La Manche	6	2	66
14/044	Purple Peruvian	Blue Star	4	3	89
14/045	Romeo	Blue Star	16	14	5153
14/046	Rouge de Flandes	Blue Star	4	1	82
14/047	Rouge de Flandes	Fenton	2	2	220
14/048	Rouge de Flandes	Gorbea	5	2	240
14/049	Rouge de Flandes	Innovator	9	6	189
14/050	Rouge de Flandes	Roja Ojosa	4	3	162
14/051	Rouge de Flandes	Valfi	9	5	313
14/052	Soprano	Blue Star	5	5	354
14/053	Valfi	Blue Star	5	3	524
14/054	Violet Queen	Albata	7	4	315
14/055	Violet Queen	Crisper	10	1	244
14/056	Violet Queen	Daifla	6	3	215
14/057	Violet Queen	Orchestra	3	3	100
Total			330	177	18154

Como refleja la Tabla 4.6, un total de 1109 semillas de las 57 familias fueron sometidas a un baño de ácido giberélico y sembradas en semilleros con turba. A partir de las mismas, se obtuvieron en torno a 704 plántulas viables, Después de ser trasplantadas a macetas individuales y sometidas a selección para eliminar plantas viróticas, los tubérculos fueron cosechados y sometidos a un nuevo ciclo de selección basado en aspectos morfológicos y agronómicos. El resultado de este proceso fue la selección de 161 clones de primer año (CL1).

Tabla 4.6. Número de semillas sembrado, número de plántulas viables obtenido y número de clones de primer año (CL1).

Familia	Femenino	Masculino	Semillas	Plántulas	CL1
14/001	Adora	Jesús	13	7	3
14/002	Agria	Bleu de La Manche	15	5	0
14/003	Agria	Blue Star	15	8	1
14/004	Ahmar	Blue Star	20	12	4
14/005	Ambition	Jesús	21	15	4
14/006	Antina	Bleu de La Manche	19	15	3
14/007	Aphrodite	Jesús	22	15	3
14/008	Aurea	Fenton	20	14	7
14/009	Bleu de La Manche	Arielle	20	18	7
14/010	Bleu de La Manche	Bulk moradas	20	10	6
14/011	Bleu de La Manche	Gorbea	20	18	5
14/012	Bleu de La Manche	Jesús	15	8	5
14/013	Bleu de La Manche	NK-08/360	20	5	0
14/014	Bleu de La Manche	Orchestra	20	11	4
14/015	Blue Star	Albata	20	15	2
14/016	Blue Star	Bleu de La Manche	20	16	0
14/017	Blue Star	Desiree	20	7	0
14/018	British Columbia Blue	Blue Star	20	19	3
14/019	British Columbia Blue	Valfi	23	15	3
14/020	CIP-7002/34	Roja Ojosa	9	7	0
14/021	Desiree	Roja Ojosa	20	10	2
14/022	Entzia	Aurea	26	15	1
14/023	Fenton	Asterix	20	12	1
14/024	Fenton	Bleu de La Manche	8	5	0
14/025	Gorbea	Roja Ojosa	20	10	2
14/026	Heidrun	Blue Star	20	17	2
14/027	Highland Burgundy Red	Arielle	20	5	0
14/028	Highland Burgundy Red	Blue Star	26	6	0
14/029	Highland Burgundy Red	Daifla	20	13	1
14/030	Highland Burgundy Red	Fenton	20	12	5
14/031	Highland Burgundy Red	Gorbea	20	10	3
14/032	Highland Burgundy Red	Monalisa	20	4	0
14/033	Highland Burgundy Red	Romeo	15	8	0
14/034	Jesús	Bleu de La Manche	20	17	3
14/035	Jesús	Carrera	17	19	4
14/036	Jesús	Fenton	15	6	0
14/037	Jesús	Mustang	20	18	4
14/038	Jesús	Orchestra	30	21	4
14/039	Jesús	Purple Peruvian	20	10	3
14/040	Morada	Fenton	20	19	3
14/041	Morada	NK-08/360	20	22	3
14/042	Morada	Purple Peruvian	20	36	9
14/043	Purple Peruvian	Bleu de La Manche	20	12	3

Tabla 4.6. Continuación.

Familia	Femenino	Masculino	Semillas	Plántulas	CL1
14/044	Purple Peruvian	Blue Star	20	12	1
14/045	Romeo	Blue Star	20	15	1
14/046	Rouge de Flandes	Blue Star	20	20	4
14/047	Rouge de Flandes	Fenton	20	12	6
14/048	Rouge de Flandes	Gorbea	20	13	1
14/049	Rouge de Flandes	Innovator	20	11	9
14/050	Rouge de Flandes	Roja Ojosa	20	13	6
14/051	Rouge de Flandes	Valfi	20	9	4
14/052	Soprano	Blue Star	20	12	8
14/053	Valfi	Blue Star	20	5	0
14/054	Violet Queen	Albata	20	10	1
14/055	Violet Queen	Crisper	20	7	2
14/056	Violet Queen	Daifla	20	10	2
14/057	Violet Queen	Orchestra	20	8	3
Total			1109	704	161

4.4.2. Clones de primer año

Los 161 clones de primer año CL1 fueron sembrados en 2015 (un único tubérculo por clon) y evaluados en campo atendiendo a aspectos relativos al desarrollo, porte y duración del ciclo vegetativo, incluyendo cultivares comerciales como testigos. Las plantas con síntomas de enfermedades bacterianas, fúngicas o víricas fueron eliminadas. Tras la realización de la selección en campo y la posterior recolección de la cosecha, los tubérculos obtenidos fueron nuevamente sometidos a un ciclo de selección basado en las características de la producción y la morfología de los tubérculos. Finalmente, se obtuvieron 34 clones de segundo año (CL2) que fueron caracterizados en base a la morfología e identificados mediante un código correlativo cuyos primeros caracteres (NK-14) hacen referencia al propio centro (Neiker) y al año de siembra de las semillas (2014).

4.4.3. Clones de segundo año

Los clones de segundo año (CL2) fueron evaluados durante 2016 tras la siembra de 10 tubérculos (Tabla 4.7). Los aspectos agronómicos considerados durante el ciclo de cultivo fueron el desarrollo y ciclo vegetativo, en comparación con el comportamiento de los testigos comerciales. De los 34 clones CL2 evaluados, un total de 21 mostraron un buen desarrollo vegetativo (62%), mientras que 11 presentaron un desarrollo intermedio (32%) y dos un desarrollo pobre (6%). El ciclo fue caracterizado como semitemprano en solo tres clones (9%), mientras que 13 fueron clasificados como semitardíos (38%) y 18 como tardíos (53%). Las características de los clones seleccionados en lo referente a la morfología de los tubérculos fueron diversas. Las formas ovoide, obovada y redonda fueron predominantes en la segunda CG2, constituyendo el 35% (12 clones), el 26% (nueve clones) y el 15% (cinco clones) del total en cada caso.

No obstante, se identificaron cuatro clones productores de tubérculos elípticos (12%), tres clones productores de tubérculos alargados (9%) y un clon productor de tubérculos largos y oblongos (3%). En lo referente al color de la piel, un total de 20 clones mostraron pigmentación morada (59%), siete exhibieron color rojo (21%), cuatro presentaron una tonalidad morado-rojiza (12%), dos color amarillo (6%) y dos clones más se caracterizaron por su pigmentación rosada (6%). El color de la carne presentó una mayor variabilidad, con 10 clones de carne blanca y morada (30%), ocho clones de carne morada (24%), cinco clones de carne amarilla y morada (15%), cuatro clones de carne roja (13%), cuatro clones de carne violeta (12%), dos clones de carne intensamente amarilla (6%) y un único clon con tubérculos de carne amarilla y roja (3%). Respecto a la profundidad de los ojos, 15 clones mostraron ojos de profundidad intermedia (44%), ocho ojos superficiales (24%), cinco ojos profundos (15%), cuatro ojos sobresalientes (12%) y dos ojos muy profundos (6%).

En cuanto a la textura de la piel de los tubérculos, 15 clones mostraron una textura intermedia (44%), 12 una textura suave (35%), cuatro mostraron piel áspera (12%) y tres con piel reticulada (9%). En lo referente a aspectos generales de la producción, 16 clones obtuvieron una alta puntuación en la uniformidad (47%), 11 fueron clasificados como medianamente uniformes (32%) y siete como poco uniformes (21%). Atendiendo al aspecto comercial, un total de 17 fueron calificados con una puntuación intermedia (50%), 12 clones con un aspecto comercial bueno (35%) y cinco como clones con mal aspecto comercial (15%). Tras la cosecha, se realizó una nueva selección en almacén considerando aspectos relacionados con el rendimiento, ciclo y aspecto comercial. De esta forma se seleccionaron un total de 12 genotipos que pasaron a clones de tercer año (CL3) que continuarán los ciclos de selección.

CAPÍTULO 4. Resultados

Tabla 4.7. Caracterización agronómica y morfológica de los clones de segundo año (CL2).

CL2	Parental		Planta ¹				Tubérculo ²				General ³	
	Femenino (♀)	Masculino (♂)	Desarrollo	Ciclo	Tamaño	Forma	Col. Piel	Col. Carne	P. ojos	Textura	Uniformidad	Imp. Comercial
NK-14/002	Adora	Jesús	5	3	5	4	8	7+1	5	1	3	3
NK-14/003	Adora	Jesús	5	3	5	4	2	4	9	3	3	3
NK-14/006	Ahmar	Blue Star	5	3	3	3	8	5	1	3	7	7
NK-14/011	Ambition	Jesús	3	5	7	3	7	7+5	1	3	7	7
NK-14/014	Antina	Bleu de La Manche	7	3	6	7	8	7+1	7	1	7	5
NK-14/015	Antina	Bleu de La Manche	5	5	4	8	8	7+5	5	3	5	5
NK-14/018	Aphrodite	Jesús	7	7	5	5	7	7+1	3	7	5	5
NK-14/016	Antina	Bleu de La Manche	7	3	5	3	8	7+1	7	5	7	7
NK-14/021	Aurea	Fenton	7	5	7	8	6	6	3	1	5	5
NK-14/024	Aurea	Fenton	5	5	6	2	5	7+1	3	3	7	5
NK-14/035	Bleu de La Manche	Bulk moradas	7	5	7	3	9	7	5	3	5	7
NK-14/044	Bleu de La Manche	Jesús	5	3	5	3	6	7	7	3	5	3
NK-14/046	Bleu de La Manche	Jesús	3	3	6	5	6	7+1	5	1	3	3
NK-14/047	Bleu de La Manche	Jesús	7	3	7	4	8	7+1	5	3	3	5
NK-14/050	Bleu de La Manche	Orchestra	7	3	6	4	8	7	5	3	5	5
NK-14/054	Blue Star	Albata	7	5	4	8	7	7+5	3	3	7	7
NK-14/063	Entzia	Aurea	5	3	3	3	8	7+1	5	3	3	5
NK-14/064	Fenton	Asterix	7	5	3	2	8	7	3	1	7	5

¹ Codificación de los descriptores de planta: desarrollo (3 = escaso, 5 = intermedio y 7 = bueno) y ciclo (3 = tardía, 5 = semitardía, 7 = semitemprana y 9 = temprana).

² Codificación de los descriptores de tubérculo recogida en la Tabla 5.2. Los caracteres de color se combinaron a conveniencia, colocando en primer lugar el correspondiente al color mayoritario.

³ Codificación de los descriptores de aspectos generales: uniformidad (3 = escasa, 5 = intermedia y 7 = alta) e impresión comercial (3 = Mala, 5 = Intermedia y 7 = buena).

Tabla 4.7. Continuación.

CL2	Parental		Planta ¹				Tubérculo ²				General ³	
	Femenino (♀)	Masculino (♂)	Desarrollo	Ciclo	Tamaño	Forma	Col. Piel	Col. Carne	P. ojos	Textura	Uniformidad	Imp. Comercial
NK-14/069	Highland Burgundy Red	Daifla	7	5	7	3	7	7+1	7	5	5	7
NK-14/073	Highland Burgundy Red	Fenton	7	3	5	2	6	7	5	1	7	5
NK-14/075	Highland Burgundy Red	Gorbea	7	5	4	4	6	6	5	7	5	5
NK-14/078	Jesús	Bleu de La Manche	5	3	7	5	8	9	5	1	7	7
NK-14/079	Jesús	Bleu de La Manche	7	5	6	5	8	7	3	5	5	5
NK-14/082	Jesús	Carrera	5	3	7	3	8	7	9	7	5	5
NK-14/087	Jesús	Mustang	7	3	7	4	2	4	1	1	7	7
NK-14/122	Rouge de Flandes	Fenton	7	7	6	3	6	7+4	7	3	5	5
NK-14/124	Rouge de Flandes	Fenton	7	5	5	2	5	7	5	1	3	5
NK-14/125	Rouge de Flandes	Fenton	7	7	6	3	4	6	5	1	7	7
NK-14/130	Rouge de Flandes	Innovator	7	3	3	4	5	6+4	1	3	7	5
NK-14/143	Rouge de Flandes	Valfi	7	5	5	4	6	7+1	5	1	3	3
NK-14/153	Soprano	Blue Star	7	5	7	3	8	9	5	1	7	7
NK-14/157	Violet Queen	Daifla	5	3	4	3	8	9	5	3	7	7
NK-14/158	Violet Queen	Daifla	5	3	7	2	8	6	3	5	7	7
NK-14/161	Violet Queen	Orchestra	7	3	3	4	8	9	3	3	7	7

¹ Codificación de los descriptores de planta: desarrollo (3 = escaso, 5 = intermedio y 7 = bueno) y ciclo (3 = tardía, 5 = semitardía, 7 = semitemprana y 9 = temprana).

² Codificación de los descriptores de tubérculo recogida en la Tabla 5.2. Los caracteres de color se combinaron a conveniencia, colocando en primer lugar el correspondiente al color mayoritario.

³ Codificación de los descriptores de aspectos generales: uniformidad (3 = escasa, 5 = intermedia y 7 = alta) e impresión comercial (3 = Mala, 5 = Intermedia y 7 = buena).

4.4.4. Clones de tercer año

4.4.4.1. Evaluación agronómica

Los clones de tercer año (CL3) seleccionados y sus respectivos pedigríes se recogen en la Tabla 4.8 junto con los componentes del rendimiento. Los más productivos correspondieron a 'NK-14/153' (1,82 kg planta⁻¹), 'NK-14/161' (1,76 kg planta⁻¹) y 'NK-14/035' (1,73 kg planta⁻¹), siendo 'NK-14/054' (1,00 kg planta⁻¹), 'NK-14/125' (1,05 kg planta⁻¹) y 'NK-14/130' (1,22 kg planta⁻¹) los menos productivos. En términos de número de tubérculos por planta, 'NK-14/125' (16,7 tubérculos planta⁻¹), 'NK-14/069' (15,9 tubérculos planta⁻¹) y 'NK-14/153' (15,3 tubérculos planta⁻¹) destacaron por su elevado número, mientras que otros como 'NK-14/035' (8,43 tubérculos planta⁻¹), 'NK-14/158' (11,0 tubérculos planta⁻¹), 'NK-14/006' y 'NK-14/157' (11,4 tubérculos planta⁻¹) mostraron una escasa producción de tubérculos. El peso medio de los tubérculos fue máximo en 'NK-14/035' (205 g tubérculo⁻¹) y superó los 115 g en 'NK-14/161' (120 g tubérculo⁻¹), 'NK-14/153' (119 g tubérculo⁻¹), 'NK-14/157' (116 tubérculo⁻¹). Los clones que produjeron tubérculos de menor tamaño fueron 'NK-14/125' (62,7 g tubérculo⁻¹), 'NK-14/054' (73,3 g tubérculo⁻¹) y 'NK-14/069' (74,7 g tubérculo⁻¹). El aspecto general de los clones CL3 se presenta en la Figura 4.5.



Figura 4.5. Aspecto general de la producción de los clones CL3.

Tabla 4.8. Evaluación agronómica de los clones de tercer año (CL3).

CL3	Parental		Rendimiento				
	Femenino (♀)	Masculino (♂)	Producción (kg)	Tubérculos	Producción planta ⁻¹ (kg)	Tubérculos planta ⁻¹	Peso medio tubérculo ⁻¹ (g)
NK-14/006	Ahmar	Blue Star	12,4	114	1,24	11,4	109
NK-14/035	Bleu de La manche	Bulk moradas	12,1	59,0	1,73	8,43	205
NK-14/054	Blue Star	Albata	10,0	136	1,00	13,6	73,3
NK-14/069	Highland Burgundy Red	Daifla	11,9	159	1,70	15,9	74,7
NK-14/078	Jesús	Bleu de La Manche	11,6	116	1,45	14,5	100
NK-14/087	Jesús	Mustang	10,9	97,0	1,36	12,2	112
NK-14/125	Rouge de Flandes	Fenton	10,5	167	1,05	16,7	62,7
NK-14/130	Rouge de Flandes	Innovator	12,2	150	1,22	15,0	81,0
NK-14/153	Soprano	Blue Star	16,4	138	1,82	15,3	119
NK-14/157	Violet Queen	Daifla	10,6	91,0	1,33	11,4	116
NK-14/158	Violet Queen	Daifla	8,60	77,0	1,23	11,0	112
NK-14/161	Violet Queen	Orchestra	17,6	147	1,76	14,7	120

4.4.4.2. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica

Los clones fueron también evaluados considerando tres aspectos principales: aptitud *chips*, textura y materia seca. Tras la evaluación de la aptitud *chips*, 'NK-14/087' y 'NK-14/125' obtuvieron valores de alta aceptabilidad (7-9) y tres más ('NK-14/069', 'NK-14/130' y 'NK-14/158') fueron clasificados simplemente como aceptables (5-6). El resto de clones, que conformaban el 58% de la colección, fueron no aptos para fritura tipo *chips* (Figura 4.6). Los resultados obtenidos en la evaluación de la calidad industrial y organoléptica se recogen en la Tabla 4.9. Se identificaron algunos clones con una consistencia blanda, desintegración completa al cocer, estructura basta, humedad baja y harinosidad alta susceptibles de ser utilizados para la elaboración de purés o patatas asadas ('NK-14/006', 'NK-14/069', 'NK-14/078', 'NK-14/157' y 'NK-14/161'), englobándose en las categorías C y D. En este sentido, resulta particularmente interesante el caso de los clones 'NK-14/078', 'NK-14/157' y 'NK-14/161', cuya pulpa homogénea e intensamente morada o roja les otorga un potencial considerable. Otros, como 'NK-14/125' y 'NK-14/158', mostraron unas características de textura intermedias compatibles con múltiples usos (tipo B). Los clones 'NK-14/054' y 'NK-14/153' fueron clasificados en la categoría A (ensaladas), debido a su consistencia firme, nula desintegración al cocer, estructura fina, harinosidad baja, oscurecimiento escaso y sabor neutro. La Figura 4.7 muestra gráficamente los detalles de los tubérculos correspondientes a los 12 clones CL3 sometidos a la evaluación de la organoléptica.

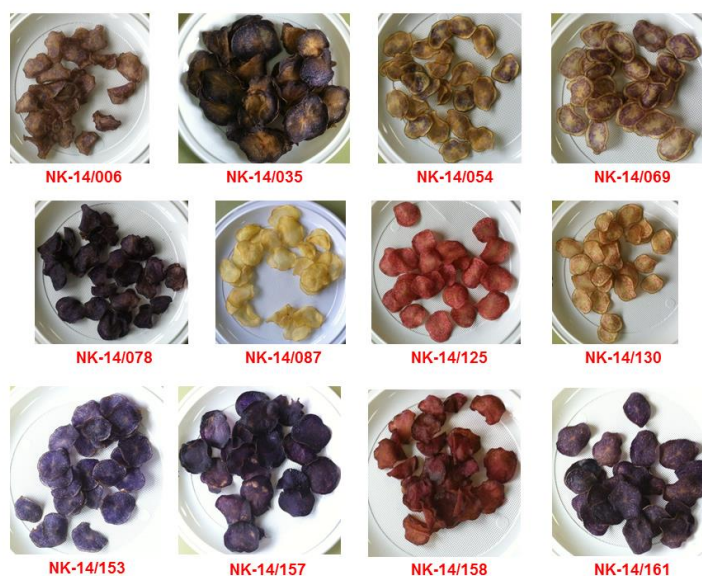


Figura 4.6. Evaluación de la aptitud *chips* de los clones CL3.

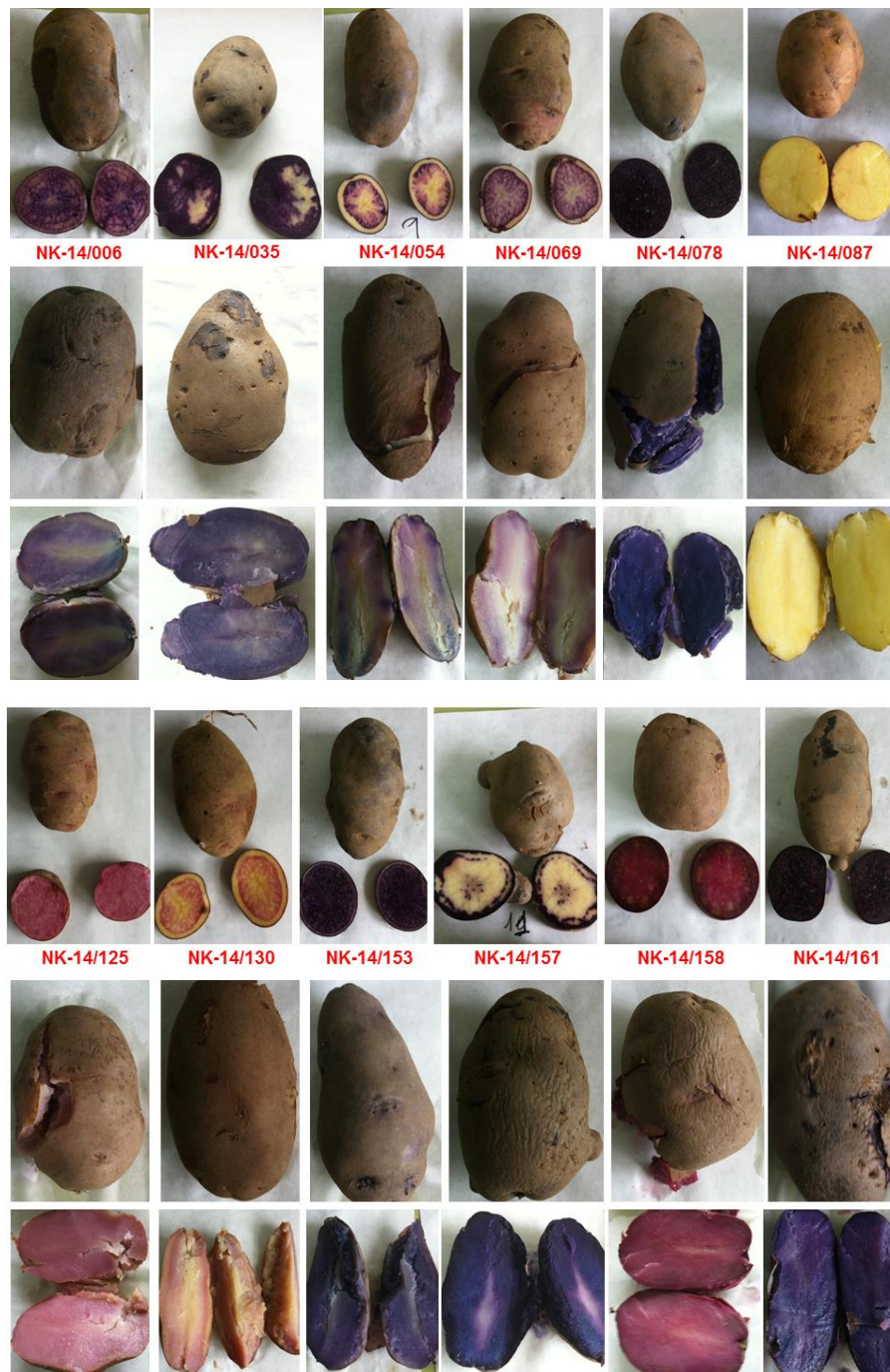


Figura 4.7. Detalles de los tubérculos de los clones CL3 sometidos a la evaluación de la calidad organoléptica (las fotografías de la fila superior corresponden al tubérculo crudo, las de la intermedia al aspecto externo del tubérculo cocido y las de la fila inferior al aspecto de la pulpa de los tubérculos tras la cocción).

CAPÍTULO 4. Resultados

Tabla 4.9. Evaluación de la calidad industrial y organoléptica en los clones de tercer año (CL3).

CL3	Parental		Chips	Desintegración	Consistencia	Harinosidad	Textura			
	Femenino (♀)	Masculino (♂)					Humedad	Estructura	Oscurecimiento	Sabor
NK-14/006	Ahmar	Blue Star	3	2	3	3	4	4	3	3
NK-14/035	Bleu de La manche	Bulk moradas	3	1	1	1	1	2	1	2
NK-14/054	Blue Star	Albata	4	2	1	2	1	1	1	2
NK-14/069	Highland Burgundy Red	Daifla	6	3	4	3	4	3	3	3
NK-14/078	Jesús	Bleu de La Manche	3	3	3	4	3	4	4	3
NK-14/087	Jesús	Mustang	8	1	1	1	1	4	4	3
NK-14/125	Rouge de Flandes	Fenton	7	3	2	2	2	2	3	1
NK-14/130	Rouge de Flandes	Innovator	6	1	2	3	2	3	3	3
NK-14/153	Soprano	Blue Star	4	1	1	1	1	2	1	2
NK-14/157	Violet Queen	Daifla	3	1	4	4	3	3	3	4
NK-14/158	Violet Queen	Daifla	6	2	2	3	2	2	2	4
NK-14/161	Violet Queen	Orchestra	3	2	3	3	3	4	4	3

El contenido de materia seca (MS), en un intervalo de 15,6-21,8% PF, superó el 20% PF únicamente en el clon 'NK-14/078' (21,8% PF) (Figura 4.8). Otros con un contenido de MS próximo al 20% PF fueron 'NK-14/125' (19,6% PF), 'NK-14/130' (19,1% PF) y 'NK-14/054' (18,7% PF). Los tres clones derivados de 'Violet Queen' presentaron niveles bajos de MS: 'NK-14/157' (15,6% PF), 'NK-14/161' (16,2% PF) y 'NK-14/158' (16,4% PF). En el caso del contenido de almidón (AL), con un intervalo de 8,47-14,8% PF, la distribución fue similar, siendo más altas en 'NK-14/078' (14,8% PF), 'NK-14/125' (12,6% PF) y 'NK-14/130' (12,1% PF), y baja en 'NK-14/157' (8,47% PF), 'NK-14/161' (9,02% PF) y 'NK-14/158' (9,30% PF).

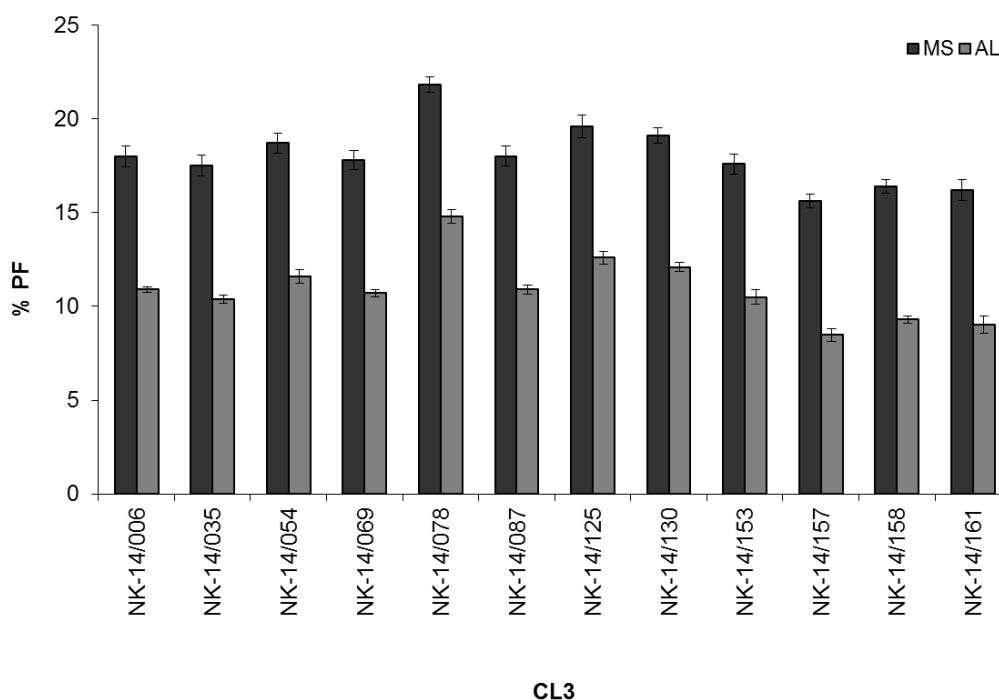
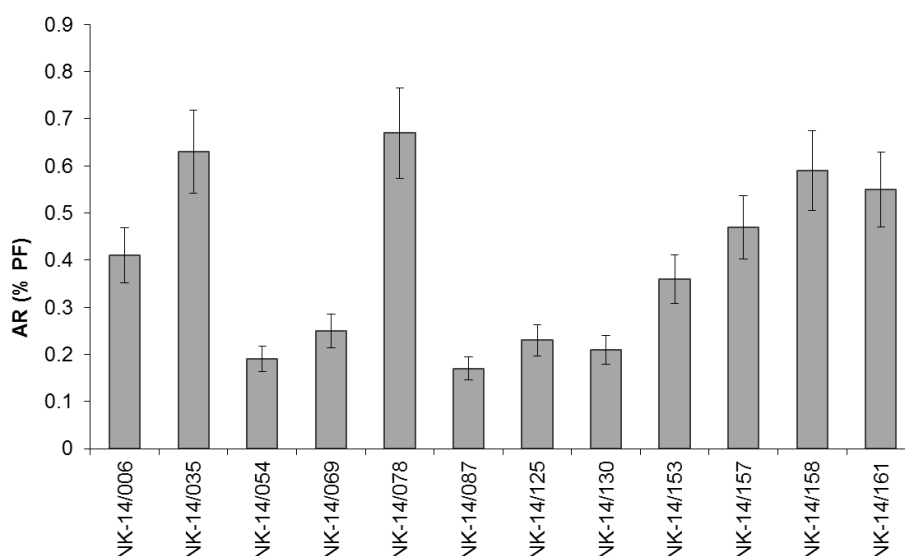


Figura 4.8. Contenido de materia seca (MS) y almidón (AL) de los clones de tercer año (CL3) expresado en porcentaje de patata fresca (% PF).

La concentración de azúcares reductores (AR) de los clones CL3, en un rango de 0,17-0,67, se presenta en la Figura 4.9. Las mayores concentraciones de AR se determinaron en los clones 'NK-14/078' (0,670% PF), 'NK-14/158' (0,591% PF) y 'NK-14/161' (0,553% PF). Los clones con unos niveles más bajos de AR fueron 'NK-14/087' (0,174% PF), 'NK-14/054' (0,192% PF) y 'NK/14-130' (0,213% PF).



CL3

Figura 4.9. Contenido de azúcares reductores (AR) de los clones de tercer año (CL3) expresado en porcentaje de patata fresca (% PF).

4.4.4.3. Evaluación de resistencias

Se evaluó la presencia de resistencias en clones derivadas de parentales resistentes mediante marcadores moleculares (Capítulo 2, sección Materiales y Métodos, apartado 2.3.2.4.1, Tabla 2.7). Así, se identificaron dos clones resistentes a *PVY_{adg}* ('NK-14/078' y 'NK-14/087') y una resistente a *G. rostochiensis* (Ro 1/4) ('NK-14/054') (Tabla 4.10).

Tabla 4.10. Evaluación de resistencias mediante marcadores moleculares.

CL3	RysC3	TG689	HC	CL3	RysC3	TG689	HC
NK-14/006	-	-	-	NK-14/125	-	-	-
NK-14/035	-	-	-	NK-14/130	-	-	-
NK-14/054	-	+	-	NK-14/153	-	-	-
NK-14/069	-	-	-	NK-14/157	-	-	-
NK-14/078	+	-	-	NK-14/158	-	-	-
NK-14/087	+	-	-	NK-14/161	-	-	-

4.4.4.4. Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo

4.4.4.4.1. Minerales

Se analizaron los minerales K, Mg, Fe y Zn en las líneas procedentes de cruzamientos realizados entre parentales con elevada concentración y estabilidad para dichos minerales (Tabla 4.11).

Las líneas derivadas del parental 'Jesús' ('NK-14/087' y 'NK-14/078'), rico en K, Mg y Fe, mostraron concentraciones elevadas de K (5,00 y 4,68 g kg⁻¹ PF respectivamente). Su contenido de Mg fue de 0,223 y 0,220 g kg⁻¹ PF en cada caso. Asimismo, la concentración de Fe en estos clones se situó por encima de 0,00600 g kg⁻¹ PF (0,00626 y 0,00651 g kg⁻¹ PF). El clon 'NK-14/069', cuyo parental 'Highland Burgundy Red' mostró elevadas concentraciones de K, Fe y Zn, arrojaron valores modestos para estos minerales (3,16, 0,00503 y 0,00233 g kg⁻¹ PF respectivamente). El contenido de K de 'NK-14/125' y 'NK-14/130', descendientes del genitor 'Rouge de Flandes' se situó en 3,62 y 3,54 g kg⁻¹ PF. La concentración de K superó al cultivar control de menor contenido en K 'Rosa Roter' (3,52 g kg⁻¹ PF) en cuatro clones y a la línea control intermedio 'NK-08/349' (4,83 g kg⁻¹ PF) en el clon 'NK-14/087'. Asimismo, los clones 'NK-14/078' y 'NK-14/087' mostraron concentraciones de Mg superiores a los controles inferior e intermedio 'Rosa Roter' (0,191 g kg⁻¹ PF) y 'NK-08/349' (0,219 g kg⁻¹ PF), así como contenidos de Fe superiores a los del control 'Rosa Roter' (0,00575 g kg⁻¹ PF). La concentración de Zn de 'NK-14/069' también superó a la de 'Rosa Roter' (0,00321 g kg⁻¹ PF).

Tabla 4.11. Concentración media y desviación estándar de minerales en los clones de tercer año (CL3) (n = 3).

CL3	K (g kg ⁻¹ PF)	Mg (g kg ⁻¹ PF)	Fe (g kg ⁻¹ PF)	Zn (g kg ⁻¹ PF)
NK-14/069	3,16±0,0321	-	0,00503±0,0000694	0,00370±0,0000316
NK-14/078	4,68±0,544	0,223±0,0365	0,00626±0,00103	-
NK-14/087	5,00±0,149	0,220±0,00932	0,00651±0,000279	-
NK-14/125	3,62±0,323	-	-	-
NK-14/130	3,54±0,293	-	-	-
Rosa Roter	3,52±0,417	0,191±0,00663	0,00575±0,00137	0,00321±0,000236
NK-08/349	4,83±0,289	0,219±0,0298	0,00843±0,00113	0,00427±0,00152
NK-08/362	5,54±0,546	0,255±0,0472	0,0135±0,00743	0,00474±0,00156

* Clones procedentes de cruzamientos realizados con parentales con alta concentración de minerales. Se incluyeron controles con alta concentración de minerales.

4.4.4.4.2. Compuestos bioactivos y capacidad antioxidante

Los clones CL3 mostraron diferencias significativas para antocianinas monoméricas totales (AMT), compuestos fenólicos solubles totales (FST), carotenoides totales (CT), y capacidad antioxidante hidrofílica (CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) ($p \leq 0,01$) (Tabla 4.12). La concentración de AMT y FST fue más alta en 'NK-14/161' (1,81 g CGE kg⁻¹ PF y 3,79 g GAE kg⁻¹ PF), 'NK-14/158' (1,71 g CGE kg⁻¹ PF y 3,56 g GAE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/078' (1,60 g CGE kg⁻¹ PF y 3,14 g GAE kg⁻¹ PF). Las más bajas se cuantificaron en 'NK-14/087' (nd y 0,178 g GAE kg⁻¹ PF), 'NK-14/130' (0,0678 g CGE kg⁻¹ PF y 0,324 g GAE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/054' (0,110 g CGE kg⁻¹ PF y 0,479 g GAE kg⁻¹ PF). Las concentraciones de CT fueron más altas en 'NK-14/087' (0,0533 g LE kg⁻¹ PF), 'NK-14/130' (0,0399 g LE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/054' (0,0357 g LE kg⁻¹ PF). Las líneas 'NK-14/158' (0,00736 g LE kg⁻¹ PF), 'NK-14/078' (0,00825 g LE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/069' (0,00877 g LE kg⁻¹ PF) mostraron contenidos de CT más bajos.

Los valores más altos de CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} se detectaron en 'NK-14/161' (0,0209 y 0,0173 mol TE kg⁻¹ PF), 'NK-14/158' (0,0175 y 0,0140 mol TE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/078' (0,0164 y 0,0152 mol TE kg⁻¹ PF). Las líneas 'NK-14/087' (0,00301 y 0,00245 mol TE kg⁻¹ PF), 'NK-14/130' (0,00407 y 0,00349 mol TE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/054' (0,00678 y 0,00549 mol TE kg⁻¹ PF) arrojaron valores bajos. Exceptuando el clon 'NK-14/087' la concentración de AMT, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} superó en todos los casos al control 'Jesús' (AMT = 0,0426 g CGE kg⁻¹ PF, CAH_{ABTS} = 0,00323 mol TE kg⁻¹ PF y CAH_{DPPH} = 0,00342 mol TE kg⁻¹ PF). Asimismo, un total de ocho clones (~67%) superaron al control intermedio 'Bleu de La Manche' (AMT = 0,287 g CGE kg⁻¹ PF, CAH_{ABTS} = 0,00717 mol TE kg⁻¹ PF y CAH_{DPPH} = 0,00669 mol TE kg⁻¹ PF) y cinco (~67%) superaron al control superior 'Purple Peruvian' (AMT = 0,579 g CGE kg⁻¹ PF, CAH_{ABTS} = 0,0179 mol TE kg⁻¹ PF y CAH_{DPPH} = 0,0113 mol TE kg⁻¹ PF). En el caso de FST, la concentración de nueve clones (~75%) superaron a los controles inferior e intermedio 'Jesús' y 'Bleu de La Manche' (0,651 g GAE kg⁻¹ PF y 1,11 g GAE kg⁻¹ PF, respectivamente) y cinco (~67%) al control superior 'Purple Peruvian' (2,33 g GAE kg⁻¹ PF). Respecto a la concentración de CT, un total de seis clones (50%) mostraron valores por encima del control inferior 'Jesús' (0,0512 LE kg⁻¹ PF), cinco (~67%) superaron al control intermedio 'Bleu de La Manche' (0,0160 LE kg⁻¹ PF) y únicamente 'NK-14/087' superó al control superior 'Morada' (0,0512 LE kg⁻¹ PF).

Tabla 4.12. Concentración media y desviación estándar de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en los clones de tercer año CL3 (n = 3).

CL3	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)	CT (g LE kg ⁻¹ PF)	CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)	CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)
NK-14/006	0,323±0,00869	2,43±0,507	0,00931±0,00131	0,0103±0,00125	0,00928±0,00234
NK-14/035	0,814±0,00799	2,08±0,135	0,0168±0,00153	0,0114±0,000833	0,0102±0,00120
NK-14/054	0,110±0,00981	0,479±0,0627	0,0357±0,00365	0,00678±0,000114	0,00549±0,000100
NK-14/069	0,183±0,0240	1,26±0,0827	0,00877±0,000104	0,00687±0,000504	0,00591±0,000814
NK-14/078	1,60±0,111	3,14±0,152	0,00825±0,000504	0,0164±0,00105	0,0152±0,00267
NK-14/087	nd	0,178±0,00153	0,0533±0,0100	0,00301±0,000364	0,00245±0,000224
NK-14/125	0,451±0,0492	1,48±0,220	0,0250±0,00125	0,00964±0,000588	0,00832±0,00182
NK-14/130	0,0678±0,00477	0,324±0,0277	0,0399±0,000556	0,00407±0,000331	0,00349±0,000505
NK-14/153	1,03±0,0221	2,49±0,0554	0,00984±0,000475	0,00986±0,000410	0,00824±0,00110
NK-14/157	0,702±0,131	2,20±0,189	0,0216±0,00111	0,0116±0,00175	0,00869±0,00119
NK-14/158	1,71±0,230	3,56±0,314	0,00736±0,00152	0,0175±0,00139	0,0140±0,000783
NK-14/161	1,80±0,0716	3,79±0,276	0,0134±0,00107	0,0209±0,000980	0,0173±0,00288
Jesús	0,0426±0,00298	0,651±0,0913	0,0160±0,00441	0,00323±0,000212	0,00342±0,000529
Bleu de La Manche	0,287±0,0345	1,11±0,184	0,0187±0,00376	0,00717±0,000898	0,00669±0,000712
Purple Peruvian	0,579±0,0711	2,33±0,0799	-	0,0179±0,00434	0,0113±0,00409
Morada	-	-	0,0512±0,00677	-	-

nd: no detectado.

4.4.5. Índices de selección

Los índices de selección en planta y en tubérculo a lo largo de las sucesivas generaciones clonales se recogen en la Tabla 4.13. En el año 2014 y tras la realización de los cruzamientos, se sembraron un total de 1109 semillas. Tras la recolección se obtuvieron 161 clones CL1 (~15%) que constituyeron la primera CG1. En 2015 se seleccionaron un total de 34 (~21%) clones CL2 que fueron sujetos a caracterización morfológica y agronómica (CG2). De estos, en 2016 se seleccionaron un total de 12 clones CL3 (~35%) que fueron sometidos a una evaluación del rendimiento, calidad industrial y organoléptica, presencia de resistencias y algunos aspectos relativos a la composición química, tales como el contenido de los minerales K, Mg, Fe y Zn, compuestos fenólicos, antocianinas, carotenoides y capacidad antioxidante (CG3).

Tabla 4.13. Índices de selección en planta y en tubérculo en las sucesivas generaciones clonales del programa de mejora genética.

Generación clonal	Clones	Selección planta (%)	Selección tubérculo (%)	Selección (%)
SG	1109	63,4	22,9	14,5
CG1	161	61,0	34,3	21,1
CG2	34	64,7	54,5	35,3
CG3	12	-	-	-

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1. Cruzamientos y semillas

Los cultivares de patata más extendidos pertenecen a la especie *S. tuberosum*, la cual es tetraploide y cuenta con múltiples especies emparentadas con distintos niveles de ploidía (Hawkes, 1994). A diferencia de las especies diploides, que presentan a menudo autoincompatibilidad y se comportan como especies fundamentalmente alógamas, la mayoría de las tetraploides se comportan como autógamas debido al fenómeno de interacción competitiva (Frankel y Galun, 1977). A pesar del interés que suscitan muchas especies diploides, su utilización directa en programas de cruzamientos se ve lastrada por problemas de hibridación interespecífica (Camadro *et al.*, 2004). Con la finalidad de explicar el desarrollo embrionario anormal fruto de algunos cruzamientos, Johnston *et al.* (1980) propusieron un modelo basado en el concepto de ploidía efectiva o Número de Balance del Endospermo (EBN), el cual debe encontrarse en proporción 2:1 en el endospermo, aportado por los genitores femenino y masculino respectivamente.

No obstante, los fallos observados en los cruzamientos realizados en el presente trabajo se deben fundamentalmente a la existencia de otras barreras pre-cigóticas relacionadas mayoritariamente con la androesterilidad (Howard, 1970), condición habitual en cultivares tetraploides y otros taxones relacionados (Grun *et al.*, 1962, 1970). Esta puede obedecer a diferentes causas, tales como la indehiscencia de anteras, la presencia de fusiones antera-pistilo, la ausencia de polen viable y la producción de flores deformadas o de polen contraído e irregular (Salaman, 1910; Salaman y Lesley, 1922; Larrosa *et al.*, 2005; Marfil *et al.*, 2009). Respecto al origen genético de la androesterilidad, la existencia de interacciones núcleo-citoplasma se asocia a los genes dominantes *Ms*, que interactúa con el citoplasma del grupo *Tuberosum* produciendo esterilidad masculina y *Rt*, que restaura la fertilidad (Iwanaga *et al.*, 1991b; Carputo y Frusciante, 2011).

El uso de giberelinas para la germinación de semillas y tubérculos de patata y otras especies del género *Solanum* ha sido propuesto por distintos autores (Spicer y Dione, 1961). Aunque su utilidad para romper la dormancia fisiológica de semillas y propágulos es considerable (Alexopoulos *et al.*, 2008), su efectividad depende tanto de las condiciones de uso como del tipo de material empleado, pudiendo provocar además efectos significativos en la producción de las plantas generadas, tales como la reducción del tamaño medio de los tubérculos y un aumento en la producción de tallos y estolones (Smeltzer y MacKay, 1963). La presencia de posibles efectos en el desarrollo de las plantas ha de ser considerada a la hora de proceder a la selección.

4.5.2. Primeros ciclos de selección: aspectos morfológicos

La obtención de nuevos cultivares de patata mediante ciclos de selección consecutivos constituye un proceso lento y con altos requerimientos de recursos, pudiendo alargarse entre 10 y más de 30 años desde los cruzamientos iniciales hasta el registro final del nuevo cultivar (Gebhardt, 2013; Haverkort *et al.*, 2009). El número de semillas que es necesario evaluar para seleccionar un nuevo cultivar se ha estimado entre 500.000 y 2.000.000 (Wenzel *et al.*, 1983), descartándose en las primeras fases de selección entre un 90 y un 99% de los individuos estudiados (Tai y Young, 1984; Jasnky, 2009). En consonancia con los autores mencionados previamente, el porcentaje de genotipos eliminados ascendió al 97% durante los primeros estadios del programa de mejora, lo cual se ajusta a las prácticas desarrolladas en otros procesos similares (López-Pardo, 2013). Los criterios de selección varían en función del objetivo del programa de mejora y del uso final deseado para el nuevo cultivar (Mackay, 2005). Sin embargo, durante estas primeras etapas, el aspecto fundamental es la morfología de los tubérculos (Burton, 1989). Además de aspectos como el color de la carne y la piel, es imprescindible prestar atención a otros aspectos tales como la textura de la piel, el tamaño y la forma de los tubérculos, la presencia de defectos o alteraciones en los mismos, la profundidad de los ojos o la incidencia de patógenos, ya que determinan en buena medida su aptitud comercial (Dale y Mackay, 1994). Otras características relativas al rendimiento, la duración del ciclo o la duración de la dormancia son asimismo fundamentales en este sentido. No obstante, su evaluación puede no ser completa durante las fases más tempranas, siendo necesarios varios ciclos de selección consecutivos en campo y almacén para la determinación de aspectos agronómicos y productivos.

Además de los aspectos puramente agronómicos o morfológicos que afectan a los procesos de producción, almacenamiento y procesado, existen numerosos condicionantes culturales que determinan las preferencias de los consumidores respecto a características como el color, la textura y la forma de los tubérculos. Por esta razón, el cultivar de patata preferido por los consumidores (ideotipo) varía en función de las regiones consideradas. Cuesta-Subía (2013) caracterizó el ideotipo de patata en el Norte y Centro de Ecuador como productor de tubérculos de color rojo o rosado, con ojos superficiales y tamaño medio a grande, mientras que los tubérculos ideales en el Sur de Ecuador se definen por su color amarillo, ojos de profundidad media y tamaño grande. En EEUU, donde las preferencias de los consumidores han sido estudiadas en detalle desde mediados del siglo XX (USDA, 1948), las patatas más habituales pueden agruparse en tres tipos básicos: *russet* (caracterizadas por una piel rugosa, de color marrón oscuro y carne blanca), Yukon (piel suave, de color amarillo y carne blanca) y red (piel cerosa, de color rosado y carne blanca) (Greenway *et al.*, 2010).

En Maine, Jemison *et al.* (2008) confirmaron que la patata preferida por los consumidores se caracteriza por una forma regular, ausencia de defectos externos y piel lisa. Asimismo, la proximidad de la localidad de producción (producción local) es un aspecto cada vez más valorado. En distintos países de Europa existen diferencias relativas a las preferencias de color y forma de los tubérculos, siendo los tubérculos redondos de carne blanca valorados muy positivamente en los países anglosajones y los oblongos de carne amarilla preferidos en Francia (Rouselle-Bourgeois y Rouselle, 1998).

De acuerdo con Renatus (2005), los objetivos más frecuentemente perseguidos por los mejoradores se pueden resumir en dos tipos de patatas para el mercado de tubérculos frescos: un tipo de buena apariencia, alto rendimiento, múltiples usos y bajo precio, y otro con características diferenciadas destinado a mercados específicos. La gran diversidad de distribuciones, combinaciones e intensidades de pigmentación observada entre los clones avanzados obtenidos presenta un gran potencial para diferentes usos en el mercado de especialidades.

En la actualidad, los tubérculos de carne intensa y uniformemente pigmentada son particularmente demandados por consumidores domésticos y restaurantes para la elaboración de purés, patatas asadas, cocidas o cocinadas al vapor (HZPC, 2016; PVMI, 2016). Los tubérculos que combinan diferentes colores e intensidades de pigmentación distribuidas en forma de patrones regulares o irregulares resultan interesantes para su transformación, fundamentalmente para la elaboración patatas fritas en hojuelas estilo *chips*. Este tipo de aperitivos se comercializan en las grandes superficies de muchas regiones del mundo, siendo los productos 'Tika Papa' y 'Jalca Chips' algunos de los ejemplos más significativos (Devaux *et al.*, 2006, 2011).

Además del aspecto estético, existen diferentes estudios que vinculan de forma directa el consumo de patatas pigmentadas con una reducción de la inflamación y el estrés oxidativo en el ser humano (Kaspar *et al.*, 2011). A esto se suma la creciente evidencia procedente de estudios *in vitro*, así como de ensayos *in vivo* realizados tanto con animales como con seres humanos (Robert *et al.*, 2006; Han *et al.*, 2007ab, 2008; Robert *et al.*, 2008; Reddivari *et al.*, 2010; Kaspar *et al.*, 2011; Madiwale *et al.*, 2011). Además de su uso en fresco o en forma de aperitivos, los cultivares con elevada concentración de pigmentos puede utilizarse para elaborar colorantes y otros aditivos ricos en fibra, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante (Toma *et al.*, 1979; Giusti y Wrolstad, 2003; Nayak *et al.*, 2011; Tarazona-Díaz y Aguayo, 2013; Lachman *et al.*, 2016).

En este sentido, y dado que el contenido de compuestos fenólicos es mayor en la piel, resulta particularmente interesante el aprovechamiento de la misma, considerada habitualmente un residuo, para la elaboración de bioproductos ricos en compuestos fenólicos con un bajo coste (Moure *et al.*, 2001; Wijngaard *et al.*, 2009; Al-Weshahy *et al.*, 2012). De hecho, la mayor parte de las investigaciones en este sentido han sido realizadas a partir de pieles de patatas (Kanatt *et al.*, 2005; Koduvayur-Habeebullah *et al.*, 2010; Amado *et al.*, 2014). Al igual que otros compuestos procedentes del metabolismo secundario de las plantas, los ácidos fenólicos y polifenoles intervienen en la respuesta de los vegetales a situaciones de estrés biótico (Rosenthal y Berenbaum, 1992). Por otra parte, algunos autores han observado una correlación positiva entre la concentración de compuestos fenólicos en la piel de los tubérculos y la presencia de resistencia a la roña común de la patata (*Streptomyces* spp.) (Shingai *et al.*, 2011).

4.5.3. Ciclos avanzados de selección: rendimiento, aspectos cualitativos, resistencias y composición química

4.5.3.1. Evaluación agronómica

La obtención de nuevos cultivares con un buen rendimiento constituye uno de los objetivos fundamentales de los mejoradores (Rousselle-Bourgeois y Rousselle, 1998). Algunas investigaciones sugieren que un buen desarrollo de las plantas procedentes de semilla indica frecuentemente una mayor homogeneidad de la producción y el rendimiento, aunque con tendencia hacia ciclos más tardíos (Ortiz y Golmirzaie, 2003). No obstante, aunque este aspecto se valora desde los primeros ciclos de selección, no se recomienda su consideración como un criterio principal en la selección durante las primeras generaciones clonales (Maris, 1988; Gopal *et al.*, 1992). La presencia de interacciones significativas entre los genotipos y las generaciones clonales, más intensa durante las primeras generaciones, aconseja evaluar los aspectos agronómicos más relevantes a partir de la tercera o la cuarta generación clonal (Lambert *et al.*, 2006).

A modo de ejemplo, Ruiz de Galarreta *et al.* (2006) no encontraron ninguna correlación significativa entre el número de tubérculo, el peso medio de los tubérculos y la producción total en las generaciones clonales CL1 y CL2. Numerosos trabajos han discutido acerca de la posibilidad de seleccionar con éxito en estado de plántula procedente de semilla en caracteres relacionados con el desarrollo y el rendimiento (Umaerus, 1970; Zadina, 1971; Krug *et al.*, 1974ab; Killick, 1977). La escasa frecuencia de selección de un mismo clon en base al rendimiento en distintas localidades en generaciones tempranas sugiere que la discriminación visual en estas fases puede ser insuficiente (Blomquist y Lauer, 1962; Davies y Johnston, 1965, 1966, 1969; Harris *et al.*, 1967; Davies y Johnston, 1968, 1974).

La conclusión general que puede extraerse de dichos trabajos es que, mientras que dicha selección puede ser adecuada en el caso algunos caracteres, tales como la duración del ciclo, la longitud de los estolones o el desarrollo (Krug *et al.*, 1974ab; Tai, 1975), la valoración de características relativas a la producción o a la forma de los tubérculos no estaría justificada, salvo si las plántulas se cultivan en campo o en macetas de gran tamaño (Zadina, 1971; Swiezynski, 1978; Neele *et al.*, 1988). En el presente trabajo, la selección para estos caracteres se inició de forma sistemática en la CG2. No obstante, durante las primeras generaciones también se tuvieron en cuenta aspectos como la duración del ciclo, el número de tubérculos por planta, su tamaño medio y el desarrollo vegetativo de las plantas. De acuerdo con lo expuesto por Tai y Young (1984), el mantenimiento de una presión de selección moderada a lo largo de múltiples generaciones puede constituir una aproximación adecuada. Aunque durante la transición entre CG1 y CG2, el índice de selección fue mucho más bajo (~21%), para la obtención de CL3 a partir de CL2, se aplicó una intensidad de selección de en torno a un 35%. De acuerdo con Maris (1988) y Neele *et al.* (1989), una intensidad de selección constante en torno al 30-40% podría ser óptima durante los primeros años, ya que el esquema clásico basado en una selección fuerte durante la CG1 seguido por una serie de ciclos más suavizados en los años siguientes podría estar sobreestimando la bondad de la selección visual en las primeras generaciones. La mayoría de las líneas seleccionadas presentaron desarrollo intermedio o alto (~85%), un ciclo semitardío o tardío (~90%) y una producción uniforme o muy uniforme (~80%). Entre los clones con mayor producción y peso medio destacaron 'NK-14/035', 'NK-14/153' y 'NK-14/161'.

4.5.3.2. *Evaluación de la calidad industrial y organoléptica*

La selección tardía se centra a menudo en características como la estabilidad de la respuesta a distintas formas de preparación y la ausencia de defectos como los asociados a fenómeno de pardeamiento (Burton, 1989; Storey, 2007). Los caracteres fundamentales más reconocidos por los consumidores a la hora de evaluar la aptitud de la patata para uso doméstico son la textura y el sabor (Lugt, 1960; Maga, 1994; Jansky, 2010b; McKenzie y Corrigan, 2016). Algunos de los principales aspectos que determinan el sabor son la concentración de glicoalcaloides (Ross *et al.*, 1978; Valkonen *et al.*, 1996b), la concentración de ácidos orgánicos derivados de la oxidación incompleta de azúcares, aminoácidos, ácido ascórbico y ácidos fenólicos (Lisinska y Aniolowski, 1990), la concentración de almidón y azúcares libres (Solms y Wyler, 1979; Vainionpaa *et al.*, 2000) y la acción de los ribonucleótidos como potenciadores del sabor, conocidos como compuestos umami (Solms, 1971; Solms y Wyler, 1979; Maga y McNeill, 1986; Halpern, 2000), en cuya formación participarían también azúcares (Beksan *et al.*, 2003) o elementos como el K (Ugawa y Kurihara, 1994; Bethke y Jansky, 2008).

En el caso de la textura, los factores principales son la materia seca, estrechamente relacionada con el contenido de almidón (Jansky, 2008; Leung *et al.*, 1983; van Dijk *et al.*, 2002) y el tamaño y estructura de los gránulos de almidón (Thybo y Martens, 1999). A pesar de constituir un carácter complejo, a menudo suele evaluarse clasificando a los tubérculos de acuerdo a una escala basada en el grado de harinosidad o cerosidad de la patata (Faulks y Griffiths, 1983; van Marle *et al.*, 1997). Esta clasificación fue establecida por Salaman (1926) e inicialmente estaba constituida por cuatro categorías basadas en la calidad tras el cocinado y los usos más apropiados en cada caso: harinosas (se desintegran durante la cocción y se desmoronan fácilmente), cerradas (no se desintegran ni se desmoronan, se rompen fácilmente), cerosas (carne firme, únicamente se rompen mediante amasado) y jabonosas (similar a las cerosas, pero acuosas y translúcidas). Las patatas harinosas se caracterizan por presentar un alto contenido de almidón (20-22%) y una elevada proporción de amilosa que le otorga una textura más seca. A los cultivares con un menor contenido de almidón (16-20%) y una mayor proporción de amilopectina se les clasifica como cerosos (Furrer *et al.*, 2016). Entre las clones seleccionadas (CL3), se identificaron algunos clones con buena aptitud, tanto para uso doméstico como para transformación. Entre los primeros, cabe destacar las líneas 'NK-14/078', 'NK-14/125', 'NK-14/153', 'NK-14/157', 'NK-14/158' y 'NK-14/161', con una pigmentación morada o roja intensa y uniforme y características adecuadas para distintas formas de procesado. Por otra parte, los clones 'NK-14/087', 'NK-14/130', 'NK-14/158', 'NK-14/130' y 'NK-14/069', con diferentes patrones e intensidades de pigmentación, fueron clasificados como mediana o altamente aceptables para la fritura tipo *chips* y arrojaron valores de materia seca próximos al 20% PF, considerado el umbral de aptitud para este tipo de fritura (Kirkman, 2007).

4.5.3.3. *Evaluación de resistencias*

La obtención de nuevos cultivares resistentes constituye un objetivo muy importante en la mejora genética vegetal, ya que por una parte permite incrementar el desarrollo y el rendimiento de los cultivos y por otra, podría contribuir a reducir el consumo de productos fitosanitarios (Robinson *et al.*, 1996). En el presente trabajo, se identificaron dos clones resistentes a *PVY_{adg}* ('NK-14/078' y 'NK-14/087') y uno más resistente a *G. rostochiensis* (Ro 1/4) ('NK-14/054') mediante marcadores moleculares. A pesar de este hallazgo, es imprescindible confirmar estas resistencias mediante bioensayos en sucesivas generaciones clonales. Aunque estas resistencias fueron inicialmente introducidas a partir de genotipos procedentes de especies nativas y silvestres (Muñoz *et al.*, 1975; Uhrig y Wenzel, 1981; Vallejo *et al.*, 1994a), la utilización de cultivares del entorno genético *Tuberosum* presenta una ventaja a nivel práctico ya que facilita la realización de cruzamientos y reduce la presencia de características deletéreas (López-Pardo, 2013).

4.5.3.4. *Determinación de caracteres de interés asociados a la calidad nutricional y al potencial bioactivo*

En lo referente a la concentración de minerales, las concentraciones de K, Mg, Fe y Zn se situaron dentro de los intervalos normales (Navarre *et al.*, 2016). No obstante, algunos de los clones mostraron concentraciones de minerales superiores a la media de los parentales, siendo este el caso de la línea 'NK-14/087' (K = 5,00 g kg⁻¹ PF, Mg = 0,220 g kg⁻¹ PF y Fe = 0,00651 g kg⁻¹ PF). En términos generales, la contribución de los clones CL3 seleccionados a la ingesta diaria de K se situaría en torno a un 10-20% por ración (100 g) de acuerdo con los valores de ingesta adecuados propuestos por la EFSA (2016), lo que coincide con el porcentaje del 13-25% publicado por Storey y Anderson (2013). En el caso del Mg, esta ascendería aproximadamente a un 10% de la ingesta adecuada en adultos (EFSA, 2015a). La aportación de estos clones a la ingesta adecuada de Fe y Zn en adultos sería mucho más modesta, de en torno al 3-6% y el 2-4% por ración respectivamente (EFSA, 2014, 2015b). Sin embargo, de acuerdo con las conclusiones extraídas en la sección *Discusión* del Capítulo 3 (apartados 3.5.1.1 y 3.5.1.2), sería necesario considerar datos procedentes de distintos ambientes para poder extraer conclusiones relativas al componente genotípico de la composición mineral. Por otra parte, durante la última década, numerosos investigadores han prestado especial atención a la identificación de fuentes de fitoquímicos que además de sus propiedades funcionales, pueden tener otras aplicaciones como la preservación del color y el sabor o el aumento de la vida media de los alimentos (Wijngaard *et al.*, 2009; O'Shea *et al.*, 2012; Arun *et al.*, 2015).

La elevada concentración de antocianinas, compuestos fenólicos, carotenoides y capacidad antioxidante exhibida por clones como 'NK-14/006', 'NK-14/035', 'NK-14/078', 'NK-14/087', 'NK-14/125', 'NK-14/153', 'NK-14/157', 'NK-14/158' y 'NK-14/161' convierte a estos clones en un recurso potencial para la elaboración de bioproductos con efectos beneficiosos para la salud (Akyol *et al.*, 2016). En algunos de los clones CL3, los valores obtenidos superan a los de los controles con mayor contenido de estos compuestos (~200% en AMT, ~60% en FST y ~20% CAH), careciendo de las características morfológicas y agronómicas no deseadas que presentan la mayoría de cultivares antiguos empleados actualmente, tales como ciclos tardíos, estolones largos, tubérculos alargados ('fingerling') o de pequeño tamaño, ojos profundos o producción escasa. La concentración de antocianinas de 'NK-14/161' (1,80 g CGE kg⁻¹ PF), 'NK-14/158' (1,71 g CGE kg⁻¹ PF) y 'NK-14/078' (1,60 g CGE kg⁻¹ PF) fueron comparables a las propias de frutos como la aronia (Kraemer-Schafhalter *et al.*, 1996), el arándano (Mazza y Miniati, 1993), el arándano rojo (Timberlake, 1988), la mora negra (Mazza y Miniati, 1993), la grosella negra (Timberlake, 1988) o la uva negra (Mazza y Miniati, 1993). Asimismo, su contenido de compuestos fenólicos sería equiparable al de fresas y cebollas rojas y podría superar a la espinaca china, la remolacha, el melón y los pimientos (Lin y Tang, 2007).

En este sentido, es importante considerar la importancia de las patatas en el consumo total de compuestos fenólicos en la dieta, que asciende hasta un 25-50% aproximadamente (Chun *et al.*, 2005; Brat *et al.*, 2006; Liu, 2013). Considerando que las concentraciones más elevadas obtenidas en clones CL3 son del orden de 10 veces superiores a las medidas por Chun *et al.* (2005), la sustitución de los cultivares convencionales por clones como 'NK-14/161' y 'NK-14/158' podría contribuir a multiplicar por cuatro la ingesta diaria de compuestos fenólicos. No obstante, la evaluación de las interacciones GEI en el contenido de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante es imprescindible para asistir la selección de clones con concentraciones elevadas y estables. Además, para preservar lo más íntegramente posible el perfil y los niveles de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante, es importante tener en cuenta el efecto que pueden tener sobre estos factores el momento de la cosecha, la conservación de los tubérculos y las condiciones de procesamiento. A menudo, los tubérculos inmaduros presentan concentraciones superiores de fitoquímicos. Reyes *et al.* (2004) observaron una reducción del contenido de antocianinas (~20-60%) y compuestos fenólicos (~1-30%) durante la maduración, aunque también apreciaron una inversión de la tendencia en los tubérculos de mayor tamaño. Este constituye un aspecto a tener en cuenta a la hora de planificar el momento de recolección de la patata, particularmente en aquellas destinadas a la producción de tubérculos con elevada concentración de fitoquímicos para la elaboración de alimentos funcionales o aditivos ricos en compuestos bioactivos (Timberlake y Henry, 1988; Akyol *et al.*, 2016).

Por otro lado, la aplicación de enmiendas de calcio (Ca) en una fase previa a la cosecha ha sido utilizada con éxito para incrementar el contenido de los ácidos cafeico y clorogénico en los tubérculos (Ngadze *et al.*, 2014). Asimismo, otros autores han logrado aumentar la concentración de compuestos fenólicos mediante tratamientos curativos basados en el Ca en fase de post-cosecha (Wang *et al.*, 2015). Además de incrementar la concentración de las enzimas polifenol-oxidasa (PPO) y peroxidasa (POD), los cuales están envueltos en el metabolismo de los fenoles, el Ca favorece la acumulación de compuestos fenólicos promoviendo la actividad de la fenilalanina (Castañeda y Pérez, 1996). Respecto a las condiciones de almacenamiento, Jansen y Flamme (2006) no observaron cambios en la concentración de antocianinas tras 135 días de almacenamiento en frío (~4°C). Por el contrario, Lewis *et al.* 1999 describieron un aumento en el contenido de antocianinas, flavonoides y ácidos fenólicos tras 120 días de almacenamiento en frío y ningún cambio después de un periodo similar de almacenamiento a temperaturas de 10°C, 18°C y 26°C. A pesar de que el efecto del almacenamiento a temperatura fría arroja resultados dispares (Stushnoff *et al.*, 2008; Madiwale *et al.*, 2011; Singh y Saldaña, 2011; Külen *et al.*, 2013), temperaturas más elevadas parecen presentar un efecto nulo o negativo en la concentración de compuestos fenólicos (Andre *et al.*, 2009a).

Por otra parte, el tiempo de almacenamiento afecta de forma significativa a la concentración de dichos compuestos. De acuerdo con Külen *et al.* (2013), los niveles de fenoles se reducirían durante los primeros dos meses de almacenamiento en frío respecto a los niveles de referencia obtenidos tras la cosecha, incrementándose posteriormente a los cuatro meses y alcanzándose concentraciones similares a las iniciales al cabo de siete meses de almacenamiento a baja temperatura. Blessington *et al.* (2010) señalaron una reducción en el contenido de compuestos fenólicos al cabo de cuatro meses de almacenamiento en frío.

Las preferencias regionales relativas al consumo de los tubérculos también tienen una gran importancia en la medida en la que afectan al contenido de nutrientes y compuestos bioactivos. Dado que algunos minerales, tales como Ca, K, Mg, Fe y Mn, se acumulan en la piel, estos pueden perderse durante su preparación o procesado (Wszelaki *et al.*, 2005). Además, de acuerdo a la bibliografía consultada, la mayor parte de los compuestos fenólicos de la patata (~50%) se acumulan en la piel y en los tejidos adyacentes (Al-Weshahy y Venket-Rao, 2013; Albishi *et al.*, 2013), por lo que su eliminación reduce significativamente la ingesta de estos fitoquímicos.

A pesar de que el procesamiento de la patata no parece afectar en gran medida al contenido mineral de la patata (True *et al.*, 1979b), el lavado de elementos que se produce en presencia de agua en estado líquido en torno a los tubérculos o la contaminación del producto por transferencia desde el agua o la superficie de cocinado puede alterar dramáticamente los niveles de algunos de ellos (Dilworth *et al.*, 2007). Storey y Anderson (2013) reportaron un incremento en la concentración de K del 34% aproximadamente en tubérculos asados. Además, algunos productos elaborados a base de patata contienen cantidades significativas de tococromanos procedentes de la migración de estos compuestos desde los aceites, que a menudo son medios de fritura ricos en vitamina E (Fillion and Henry, 1998; Chun *et al.*, 2006; Falk y Munné-Bosch, 2010).

El tratamiento térmico de los tubérculos constituye otro factor que tiende a reducir la concentración de las vitaminas B1, B2, B3, B6, B9 y C en distinta medida dependiendo de múltiples factores (Augustin *et al.*, 1978; Keller *et al.*, 1990; Golaszewska y Zalewski, 2001; Navarre *et al.*, 2010; Lachman *et al.*, 2013). En general, se considera que la retención de vitaminas es mayor en tubérculos cocinados en el microondas, ya que no implica la utilización de agua que puede favorecer el lavado de este tipo de compuestos (Furrer *et al.*, 2016). Asimismo, las condiciones de preparación y procesamiento de los tubérculos pueden afectar tanto a la concentración como a la estabilidad de los compuestos bioactivos presentes en los tubérculos (Patras *et al.*, 2010; Palermo *et al.*, 2013; Furrer *et al.*, 2016).

El almacenamiento de tubérculos cortados puede favorecer la acumulación de derivados del ácido cafeico y flavonoides hasta multiplicar por 10 o más la concentración inicial de algunos de estos compuestos en función del tiempo y las condiciones de preservación (Tudela *et al.*, 2002). En general, el procesamiento térmico conlleva una reducción de la concentración de compuestos fenólicos, disminuyendo entre un 10 y un 60% de media con una gran variabilidad en función del genotipo, el contenido inicial y el tipo de tratamiento térmico empleado (Tudela *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2009; Perla *et al.*, 2012; Tierno *et al.*, 2015).

Im *et al.* (2008) evaluaron la concentración de ácido clorogénico en patatas sometidas a distintas formas de cocinado, incluyendo las técnicas de asado, salteado, cocinado al microondas, al vapor o fritura, concluyendo que la mayoría de métodos de procesado conllevaban pérdidas de en torno a un 20 o 40% del contenido inicial. Esta disminución podría estar asociada a un proceso de isomerización del ácido clorogénico a ácido neoclorogénico, manteniéndose estables los niveles de ácido criptoclorogénico (Maeder *et al.*, 2009). Los resultados de Xu *et al.* (2009) arrojan una gran variabilidad en lo referente al efecto de los procesos de cocido, asado y cocinado al microondas en la concentración de determinados ácidos fenólicos individuales.

Así como los ácidos cafeico y neoclorogénico (5-CQA) se incrementaron de forma significativa tras someter los tubérculos a todos los tratamientos citados, los niveles de ácido criptoclorogénico (4-CQA) se redujeron en todos los casos, aunque la retención fue mayor en tubérculos cocidos, y los de ácido clorogénico (3-CQA) oscilaron incrementándose o reduciéndose drásticamente en función del cultivar y la forma de cocinado. En la misma línea, Perla *et al.* (2012) detectaron una reducción en la concentración de flavonoides y flavonoles tras el asado, cocido y cocinado al microondas de tubérculos de distintos cultivares de patata, siendo este menos acusado en aquellos sometidos al tratamiento de cocción. En consonancia con esta reducción, los autores mencionados cuantificaron la pérdida de capacidad antioxidante entre un 10 y un 60%.

No obstante, algunos autores como Burgos *et al.* (2013a) han constatado un incremento del contenido de fenoles (~15-20%) y capacidad antioxidante (~10-20%) en patata tras su sometimiento a un proceso de cocción. Por otra parte, Deußer *et al.* (2012) no observaron ningún cambio en la concentración de rutina, 3-CQA o ácido ferúlico tras la cocción, aunque sí pudieron constatar un incremento en el contenido de catequina, vainillina y 4-CQA. En otros casos, el proceso de cocción no tuvo ningún efecto sobre la concentración total de compuestos fenólicos (Mulinacci *et al.*, 2008). De la misma forma, Navarre *et al.* (2010) obtuvieron valores de 3-CQA y flavonoles más elevados en tubérculos asados, cocidos, cocinados al vapor o en el microondas.

A pesar de que la concentración de quercetina se redujo significativamente, el contenido de algunos ácidos fenólicos, incluyendo los ácidos 5-CQA, cafeico, vainílico, p-cumárico y la epicatequina, se incrementó en tubérculos asados, fritos y cocinados en el microondas respecto a los niveles encontrados en tubérculos crudos (Blessington *et al.*, 2010). En este sentido, resultados similares han sido obtenidos en distintos productos de origen vegetal sometidos a tratamiento térmico (Yamaguchi *et al.*, 2001; Dewanto *et al.*, 2002; Miglio *et al.*, 2008). Aunque este fenómeno suele explicarse por un aumento de la extractabilidad de dichos compuestos asociado a un cambio en la estructura de la matriz o a la inactivación de enzimas vinculadas a la degradación de dichas moléculas (Tierno *et al.*, 2015), otros autores sugieren que estos cambios no pueden ser atribuidos únicamente a dichos procesos (Navarre *et al.*, 2010). En el caso concreto de las antocianinas, los estudios publicados arrojan resultados dispares, habiéndose constatado tanto disminuciones en torno a un 15-30% (Mulinacci *et al.*, 2008; Tierno *et al.*, 2015) como incrementos drásticos en el contenido total de antocianinas monoméricas (Lachman *et al.*, 2012, 2013) tras el procesamiento térmico de los tubérculos. En el caso de Lachman *et al.* (2012) este incremento fue muy significativo, situándose entre un 220-1146%.

Por otro lado, Lachman *et al.* (2013) reportaron un aumento generalizado de la concentración de antocianinas tras la cocción (28-1343%), así como de ácido clorogénico en los cultivares 'Highland Burgundy Red' y 'Valfi'. Por otra parte, Lemos y Sivaramareddy (2013) encontraron niveles de antocianinas más elevados en patatas sometidas a fritura francesa o *french fries*, lo que sugeriría una transferencia de compuestos desde el medio (aceite) hacia el producto (patata). En términos generales, los glucósidos de antocianidinas altamente acilados presentan una mayor estabilidad térmica en comparación con los glucósidos simples (Giusti y Wrolstad, 1996; Rodríguez-Saona *et al.*, 1998; Giusti y Wrolstad, 2003).

En el caso de los carotenoides, Fernández-Orozco *et al.* (2013) han sugerido que las condiciones de almacenamiento pueden jugar un papel en la modulación de las rutas carotenogénicas y en consecuencia, la concentración y composición de los carotenoides en los tubérculos. Burgos *et al.* (2012) reportaron una reducción significativa de la concentración de violaxantina, anteraxantina, β -caroteno y zeaxantina en distintos cultivares nativos adscritos a las especies *S. phureja* y *S. goniocalyx* tras la cocción, así como un incremento en la concentración de luteína y carotenoides totales (2-17%) en la mayoría de ellos, e incluso de β -caroteno o zeaxantina en algunas entradas aisladas. Sin embargo, de acuerdo con lo expuesto por Burmeister *et al.* (2011), el proceso de cocción reduciría la concentración de carotenoides totales entre un 7 y un 50% respecto a los niveles encontrados en tubérculos crudos de *S. tuberosum* y *S. phureja*.

Asimismo, se identificaron cambios desde formas trans hacia formas isoméricas 9-cis y 13-cis. Conclusiones similares fueron extraídas por Tierno *et al.* (2015), el proceso de cocción redujo la concentración de carotenoides totales en la mayoría de los clones que conformaban la colección de clones avanzados procedentes de cruzamientos realizados entre *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, *S. tuberosum* subsp. *andigena* y *S. stenotomum* objeto del estudio (16-68%). Las pérdidas fueron mayores en los genotipos con un menor contenido inicial. Al igual que en el caso particular del β -caroteno, la disminución de los carotenoides totales también fue significativa en tubérculos de boniato secados al sol (~25-35%), fritos (~25-35%), cocidos (~10-15%) y asados en el horno (~10%) según Vimala *et al.* (2011).

Además de a la concentración final, el procesamiento de los tubérculos también puede afectar a la biodisponibilidad de nutrientes, vitaminas y fitoquímicos. Según lo expuesto por Gahlalwal y Segal (1998), distintas modalidades de asado pueden incrementar la biodisponibilidad de los minerales de la patata. Aunque la presencia de vitamina C mejora la absorción de minerales, la presencia de fitato, oxalato y compuestos fenólicos limita su absorción (Frossard *et al.*, 2000; Brown *et al.*, 2005b). Este fenómeno debe tenerse en cuenta en la medida en que la obtención de genotipos con alta producción de fenoles puede reducir la biodisponibilidad de los minerales presentes en los tubérculos (Frossard *et al.*, 2000). A pesar de la ausencia de datos relativos a la biodisponibilidad de antocianinas, compuestos fenólicos y carotenoides en patata y en qué medida pueden afectar a la misma las distintas formas de procesado, es importante asumir algunas consideraciones generales procedentes de numerosos trabajos realizados en otros alimentos de origen vegetal (Crozier *et al.*, 2009; Del Rio *et al.*, 2010; Manach *et al.*, 2004, 2005b; McGhie y Walton, 2007).

La biodisponibilidad del ácido clorogénico se considera moderada, dado que aproximadamente entre un 10 y un 30% del mismo se absorbe en el intestino delgado (Olthof *et al.*, 2001; Farah *et al.*, 2008; Erk *et al.*, 2012; Stalmach *et al.*, 2014). Por el contrario, estudios realizados con animales y seres humanos indican que habitualmente se absorbe menos de un 2% de todas las antocianinas presentes (Faria *et al.*, 2013), siendo probablemente aún menor en el caso de las antocianinas aciladas, las cuales constituyen las formas más habituales en patatas pigmentadas (Kurilich *et al.*, 2005). En esta misma línea, la evidencia disponible procedente de experimentos *in vivo* indica que los fenoles procedentes del boniato (*I. batatas*) se absorben en el aparato digestivo de animales y seres humanos (Suda *et al.*, 2002; Harada *et al.*, 2004; Oki *et al.*, 2006). No obstante, y a juzgar por los resultados recogidos por Miranda *et al.* (2013) procedentes de experimentos *in vitro*, la absorción por parte de células intestinales Caco-2 podría ser inferior al 1%. Otro factor a considerar es la existencia de interacciones entre el almidón y los compuestos fenólicos.

La presencia de azúcares libres o determinadas formas de almidón puede incrementar la absorción de fenoles, tanto en humanos (Schramm *et al.*, 2003; Cohen *et al.*, 2011), como en animales (Neilson *et al.*, 2010, 2011; Peters *et al.*, 2010), debido probablemente a un aumento de la solubilidad de los flavonoides y a la interacción con mecanismos específicos de absorción en el intestino, incluyendo interacciones con transportadores de glucosa como SGLT1 y GLUT2 (Farrel *et al.*, 2013). La absorción de los carotenoides está muy relacionada con el consumo de lípidos en forma de triacilglicéridos que favorecen la micelarización de los carotenoides y la formación de quilomicrones en el intestino (Reboul *et al.*, 2006; Goltz y Ferruzzi, 2013). La presencia de aceites condiciona en gran medida la absorción de estos compuestos considerando el bajo contenido de lípidos de los tubérculos (Bouchon, 2009).

Burgos *et al.* (2013b) determinaron que la biodisponibilidad relativa de carotenoides como la luteína y la zeaxantina podía ascender hasta un 95 y un 71% respectivamente, lo que concuerda con los datos obtenidos en otros alimentos de origen vegetal (Garrett *et al.*, 2000; Kean *et al.*, 2008; Failla *et al.*, 2014). La biodisponibilidad de los carotenos es generalmente muy inferior (Huo *et al.*, 2007). En el caso del β -caroteno, su biodisponibilidad es inferior al 3% en el caso de boniatos de carne naranja (Failla *et al.*, 2009), la cual puede ser incrementada *in vitro* hasta más de un 20% mediante tratamiento térmico y adición de lípidos (Bengtsson *et al.*, 2009). La similitud de ambas matrices sugiere que es posible que los efectos del procesamiento y la adición de lípidos en la patata tengan unas características similares, aunque son necesarios experimentos específicos para confirmarlo.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos se desprenden las siguientes conclusiones:

1. Se ha caracterizado una colección de entradas de patata intensamente pigmentadas correspondientes a cultivares y clones avanzados mediante descriptores morfológicos y marcadores moleculares SSR. Un total de 28 descriptores mostraron diferencias significativas relacionadas con el ciclo vegetativo y la morfología de las inflorescencias, tallos, hojas y tubérculos. Asimismo, todas las entradas mostraron patrones diferenciados tras el genotipado. El análisis de grupos implementado a partir de los datos procedentes de ambas aproximaciones generó patrones de agrupación similares.
2. En la evaluación agronómica se observaron rendimientos variables. En general, todas presentaron una maduración intermedia o tardía. Los cultivares 'Bleu de La Manche', 'Jesús' y 'Blue Congo' mostraron una buena adaptación y rendimientos elevados en términos de producción total, número y peso medio de los tubérculos.
3. Tras la evaluación de la calidad organoléptica e industrial los cultivares más aptos para *chips* fueron 'CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa', con contenidos de materia seca y almidón muy elevados y bajas concentraciones de azúcares reductores. Por otro lado, los cultivares 'Highland Burgundy Red', 'Valfi' y 'Violet Queen' serían aptos para ensaladas (tipo A), 'CIP-7002/34' y 'Roja Ojosa' serían adecuados para asado (tipo C) y la mayor parte de la colección para uso múltiple (tipo B). Los cultivares 'Blue Star', 'Bleu de La Manche' y 'Jesús' presentaron concentraciones elevadas de proteína bruta.
4. Se han identificado un total de seis genotipos resistentes a PVY ('Entzia', 'Jesús', 'Kasta', 'Morada', 'NK-08/349', 'NK-08/362' y 'Roja Ojosa') mediante la utilización de marcadores moleculares. Asimismo, se detectó presencia de resistencia al nematodo *G. rostochiensis* (Ro 1/4) en otras seis entradas ('Blue Star', 'Entzia', 'Jesús', 'Kasta', 'Morada' y 'NK-08/349').
5. Entre los cultivares más ricos en K y Mg destacó 'NK-08/349', mientras que 'CIP-7002/34' y 'NK-08/360' destacaron por su contenido de Fe y Zn. Las concentraciones de vitamina C obtenidas en la colección no mostraron una gran variabilidad y fueron en general reducidas. Los cultivares 'Purple Peruvian', 'Violet Queen' y 'Vitelotte Noir' mostraron concentraciones de antocianinas monoméricas totales, compuestos fenólicos solubles totales y capacidad antioxidante hidrofílica comparables a las que pueden encontrarse en fresas o arándanos.

- 5 (Continuación). En el caso de los carotenoides, destacaron los cultivares 'CIP-7002/34', 'Morada' y 'Roja Ojosa' por su elevado contenido. La cuantificación del contenido de minerales, compuestos bioactivos y capacidad antioxidante permitió la identificación de posibles parentales aptos para su incorporación en un programa de mejora genética de patata.
6. Las estimaciones de heredabilidad en sentido amplio H^2 de los minerales K, Mg, Fe y Zn sugieren la posibilidad de seleccionar genotipos superiores, aunque los valores relativamente bajos (0,203-0,595) dificultan la implementación de un programa de mejora específico, siendo necesarios sucesivos ciclos de ensayos y selección. Las estimaciones de H^2 de los caracteres antocianinas monoméricas totales (AMT), compuestos fenólicos solubles totales (FST), carotenoides totales (CT) y capacidad antioxidante hidrofílica (CAH) fueron muy elevadas (0,850-0,950), sugiriendo la existencia de suficiente variación genética heredable en el germoplasma de patata para mejorar la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en patata.
7. El efecto del ambiente fue mayor en minerales como el K, así como en los caracteres AMT, FST, CT y CAH. Los genotipos más estables de la colección fueron 'Bleu de La Manche' (Fe), 'Blue Congo' (K y Zn), 'NK-08/349' (Mg), 'Purple Peruvian' y 'Violet Queen' (AMT y FST), 'CIP-7002/34' y 'Vitelotte Noir' (CT), y 'Bleu de La Manche' y 'British Columbia Blue' (CAH). Los genotipos 'Blue Congo' (Mg y Zn), 'Entzia', 'NK-08/349' y 'NK-08/362' fueron situados entre las primeras posiciones de los *rankings* que combinan estabilidad y rendimiento para al menos dos minerales, lo que los convierte en genotipos interesantes desde el punto de vista de la biofortificación. Los cultivares 'Violet Queen', 'Vitelotte Noir' y 'Purple Peruvian' (AMT, FST y CAH), 'CIP-7002/34' y 'Morada' (CT) destacaron por su elevada concentración y estabilidad en los caracteres relacionados con el contenido de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante. Asimismo, se obtuvieron correlaciones fenotípicas positivas significativas entre los minerales K, Mg, Fe y Zn, así como entre los caracteres AMT, FST y CAH.
8. Tras el análisis genético del modelo North Carolina II (NCD II), se determinó que las fuentes de variación *set*, ambiente, parental masculino, parental femenino e interacción parental femenino · parental masculino contabilizaron la mayor parte de la variabilidad. Los mayores valores de h^2 se estimaron en los caracteres AMT y CT, los cuales están positivamente correlacionados con la intensidad de la pigmentación morada – roja y amarilla – naranja en cada caso. Los valores de h^2 obtenidos sugieren que existe suficiente variación genética aditiva en los caracteres estudiados para obtener clones mejorados con un elevado contenido de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.

-
9. Las correlaciones genotípicas halladas entre AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH} fueron significativas y positivas. En la mayoría de los casos estas fueron considerablemente menores que las correlaciones fenotípicas. Esto sugiere que existen influencias ambientales significativas e importantes efectos genéticos no aditivos.
 10. La significación de GCA_m y GCA_f en ambos sets indica que la varianza genética aditiva contabilizada por los parentales fue muy importante. Las familias de ambos sets exhibieron una importante variabilidad, destacando positivamente las generadas a partir de los parentales femeninos 'Purple Peruvian' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'NK-08/349' (CT) en el set 1 y 'Rouge de Flandes' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'CIP-7002/34' (CT) en el set 2. En cuanto a los parentales masculinos, se identificaron algunos genotipos con un efecto GCA positivo coincidentes en su mayoría con genotipos intensamente pigmentados, tales como 'Bleu de La Manche' (AMT, FST y CAH_{ABTS}) y 'Morada' (CT) en el set 1 y 'British Columbia Blue' (AMT y CAH_{ABTS}) y 'Entzia' (CT) en el set 2. Entre los cruzamientos identificados con mayor producción de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante (SCA) destacaron 'Purple Peruvian' · 'Bleu de La Manche' (AMT, FST y CAH_{ABTS}) y 'NK-08/349' · 'Morada' (CT) en el set 1 y 'Rouge de Flandes' · 'Blue Congo' (AMT, FST, CAH_{ABTS} y CAH_{DPPH}) y 'CIP-7002/34' · 'British Columbia Blue' (CT) en el set 2.
 11. Los resultados sugieren que la concentración de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante se encuentra determinada principalmente por la GCA, aunque el efecto de la SCA fue significativo en todos los casos. La identificación de aptitudes combinatorias permitió la identificación de parentales y cruzamientos con una alta producción de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante.
 12. El porcentaje de genotipos descartados ascendió al 97% durante los primeros estadios del programa de mejora. Aunque durante la transición entre la CG1 y la CG2 el índice de selección fue de aproximadamente el 21%, para la obtención de CL3 a partir de CL2 se aplicó una intensidad de selección moderada (~35%). A lo largo las fases más avanzadas, los aspectos relativos al rendimiento y la uniformidad fueron fundamentales en el proceso de selección.
 13. Entre los clones seleccionadas (CL3), se identificaron algunos clones con buena aptitud, tanto para uso doméstico como para transformación. Entre los primeros, cabe destacar las líneas 'NK-14/078', 'NK-14/125', 'NK-14/153', 'NK-14/157', 'NK-14/158' y 'NK-14/161', con una pigmentación morada o roja intensa y uniforme y características adecuadas para distintas formas de procesado.
-

- 13 (Continuación). Por otra parte, los clones 'NK-14/087', 'NK-14/130', 'NK-14/158', 'NK-14/130' y 'NK-14/069', con diferentes patrones e intensidades de pigmentación, fueron clasificados como mediana o altamente aceptables para la fritura tipo *chips* y arrojaron valores de materia seca próximos al 20% PF.
14. Se identificaron dos clones resistentes a *PVY_{adg}* ('NK-14/078' y 'NK-14/087') y uno más resistente a *G. rostochiensis* (Ro 1/4) ('NK-14/054') mediante marcadores moleculares. No obstante, es necesario confirmar estas resistencias mediante bioensayos en sucesivas generaciones clonales.
15. Algunos clones avanzados derivados de cruzamientos realizados con genitores ricos en minerales mostraron concentraciones de minerales superiores a la media de los parentales, siendo este el caso de la línea 'NK-14/087'. La elevada concentración de antocianinas, compuestos fenólicos, carotenoides y capacidad antioxidante exhibida por clones como 'NK-14/006', 'NK-14/035', 'NK-14/078', 'NK-14/087', 'NK-14/125', 'NK-14/153', 'NK-14/157', 'NK-14/158' y 'NK-14/161' convierte a estos clones en una fuente de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante comparable a frutos como la mora o la grosella negra, además de en un recurso potencial para la elaboración de bioproductos con efectos beneficiosos para la salud. En algunos de los clones CL3, los valores obtenidos superan a los de los controles con mayor contenido de estos compuestos, careciendo de las características morfológicas y agronómicas no deseadas que presentan la mayoría de cultivares antiguos empleados actualmente.

REFERENCIAS

-
- Abdallah NA. 2010. Amflora: Great expectation for GM Crops in Europe. *GM Crops* 1: 3: 109-112.
- Acquaah G. 2012. Principles of plant genetics and breeding. Wiley-Blackwell, Oxford, RU, 758 p.
- Aguilera JM y Gloria-Hernandez H. 2000. Oil absorption during frying of frozen parfried potatoes. *J Food Sci.* 65: 476--479.
- Ah-Hen K, Fuenzalida C, Hess S, Contreras A, Vega-Gálvez A y Lemus-Mondaca R. 2012. Antioxidant Capacity and Total Phenolic Compounds of Twelve Selected Potato Landrace Clones Grown in Southern Chile. *Chil J Agric Res.* 72: 3-9.
- AHDB. 2007. AHDB Potato Variety Database. AHDB, Kenilworth, RU. URL: <http://varieties.ahdb.org.uk/>
- Akopyanz N, Bukanov NO, Westblom TU y Berg DE. 1992. PCR-based RFLP analysis of DNA sequence diversity in the gastric pathogen *Helicobacter pylori*. *Nucleic Acids Res.* 20: 6221-6225.
- Akyol H, Riciputi Y, Capanoglu E, Caboni MF y Verardo V. 2016. Phenolic Compounds in the Potato and Its Byproducts: An Overview. *Int J Mol Sci.* 17: 835.
- Al-Saikhan MS, Howard LR y Miller Jr JC. 1995. Antioxidant activity and total phenolics in different genotypes of potato (*Solanum tuberosum* L.). *J Food Sci.* 60: 341–343.
- Al-Weshahy A y Rao VA. 2012. Potato peel as a source of important phytochemical antioxidant nutraceuticals and their role in human health—A review. In *Phytochemicals as Nutraceuticals—Global Approaches to Their Role in Nutrition and Health*. InTech, Rijeka, Croacia, pp. 207–224.
- Al-Weshahy A y Rao VA. 2013. Isolation and characterization of functional components from peel samples of six potatoes varieties growing in Ontario. *Food Res Int.* 42: 1062–1066.
- Alaimo K, Olson CM y Frongillo EA. 2001. Food insufficiency and children's health status in the United States: Findings from NHANES III. USDA/ERS 2nd FANRR-11-2. pp. 110–121.
- Albishi T, John J, Al-Khalifa A y Shahidi F. 2013. Phenolic content and antioxidant activities of selected potato varieties and their processing by-products. *J Funct Foods* 5: 590–600.
- Alefeld FGC. 1866. *Landwirtschaftliche flora*. Weigant & Hempel, Berlín, Alemania.
- Alexopoulos AA, Aivalakis G, Akoumianakis KA y Passam HC. 2008. Effect of gibberellic acid on the duration of dormancy of potato tubers produced by plants derived from true potato seed. *Postharvet Biol Tech.* 49: 424-430.
- Alfthan G, Laurinen MS, Valsta LM, Pastinen T y Am A. 2003. Folate intake, plasma folate and homocysteine status in a random Finnish population. *Eur J Clin Nutr.* 57: 81-88.
- Alor N, López-Pardo R, Barandalla L, Ríos D, Ritter E y Ruiz de Galarreta JI. 2015. New Sources of Resistance to Potato Pathogens in old Varieties of the Canary Islands. *Potato Res.* 58: 135-146.
- Álvarez-Rixo JA. 1868. Las papas: Memoria sobre su introducción, cultivo, importancia notable de su producto en estas islas, y recomendable cualidad para los navegantes por ser dicho tubérculo eficaz preservativo contra la enfermedad del escorbuto. *Boletín de la Real Sociedad de amigos del País de Gran Canaria* 68: 55-59.
- Amado I, Franco D, Sánchez M, Zapata C y Vázquez J. 2014. Optimisation of antioxidant extraction from *Solanum tuberosum* potato peel waste by surface response methodology. *Food Chem.* 165: 290–299
- Ames M y Spooner DM. 2008. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. *Am J Bot.* 95: 252–257.
- Amorati R y Valgimigli L. 2015. Advantages and limitations of common testing method for antioxidants. *Free Radic Res.* 49: 1-17.
- Amrein TM, Bachmann S, Noti A, Biedermann M, Barbosa MF, Biedermann-Brem S, Grob K, Keiser A, Realini P, Escher F y Amado R. 2003. Potential of acrylamide formation, sugars, and free asparagine in potatoes: A comparison of cultivars and farming systems. *J Agric Food Chem.* 51: 5556–5560.
- Andre CM, Ghislain M, Bertin P, Oufir M, Herrera MR, Hoffmann L, Hausman JF, Larondelle Y y Evers D. 2007a. Andean potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) as a source of antioxidant and mineral micronutrients. *J Agric Food Chem.* 55: 366–378.
- Andre C, Oufir M, Guignard C, Hoffmann L, Hausman J, Evers D y Larondelle Y. 2007b. Antioxidant profiling of native Andean potato tubers (*Solanum tuberosum* L.) reveals cultivars with high levels of β -carotene, α -tocopherol, chlorogenic acid, and petanin. *J Agric Food Chem.* 55: 10839–10849.
- Andre CM, Schaffleitner R, Guignard C, Oufir M, Alvarado-Aliaga CA, Nomberto G, Hoffman L, Hausman JF, Evers D y Larondelle Y. 2009a. Modification of the Health-Promoting Value of Potato Tubers Field Grown under Drought Stress: Emphasis on Dietary Antioxidant and Glycoalkaloid Contents in Five Native Andean Cultivars (*Solanum tuberosum* L.). *J Agric Food Chem.* 57: 599-609.
-

-
- Andre C, Schafleitner R, Legay S, Lefèvre I, Aliaga C, Nomberto G, Hoffmann L, Hausman J, Larondelle Y y Evers D. 2009b. Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress. *Phytochemistry* 70: 1107–1116.
- Andre C, Oufir M, Hoffmann L, Hausman J, Rogez H, Larondelle Y y Evers D. 2009c. Influence of environment and genotype on polyphenol compounds and *in vitro* antioxidant capacity of native andean potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *J Food Compos Anal.* 22: 517–524.
- Antolovich M, Prenzler P, Robards K y Ryan D. 2000. Sample preparation in the determination of phenolic compounds in fruits. *Analyst.* 125: 989-1009.
- AOAC. 1990. Official Methods of AOAC international (OMA) (15º ed.). AOAC, Arlington, VA, EEUU.
- AOAC, 1996. Official Methods of AOAC international (OMA) (16º ed.). AOAC, Arlington, VA, EEUU.
- Arslanoglu F, Aytac S y Oner EK. 2011. Morphological characterization of the local potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes collected from the Eastern Black Sea region or Turkey. *Afric J Biotech.* 10: 922-932.
- Arts IC y Hollman PC. 2005. Polyphenols and disease risk in epidemiologic studies. *Am J Clin Nutr.* 81: 317–325.
- Arun K, Chandran J, Dhanya R, Krishna P, Jayamurthy P y Nisha P. 2015. A comparative evaluation of antioxidant and antidiabetic potential of peel from young and matured potato. *Food Biosci.* 9: 36–46.
- Asano K, Kobayashi A, Tsuda S, Nishinaka M y Tamiya S. DNA-marker assisted evaluation of potato genotypes for potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan. *Breed Sci.* 62: 142-150.
- Ashkenazi V, Chani E, Lavi U, Levy D, Hillel J y Veilleux RE. 2001. Development of microsatellite markers in potato and their use in phylogenetic and fingerprinting analyses. *Genome* 44: 50–62.
- Augustin J. 1975. Variations in the Nutritional Composition of Fresh Potatoes. *J Food Sci.* 40: 1295-1299.
- Augustin J, Johnson SR, Teitzel C, True RH, Hogan JM, Toma RB, Shaw RL y Deutsch RM. 1978. Changes in the nutrient composition of potatoes during home preparation: II. Vitamins. *Am Potato J.* 55: 653--662.
- Ayvaz H, Bozdogan A, Giusti MM, Mortas M, Gómez R y Rodríguez-Saona LE. 2016. Improving the Screening of Potato Breeding Lines for Specific Nutritional Traits Using Portable Mid-Infrared Spectroscopy and Multivariate Analysis. *Food Chem.* 211: 374-382.
- Aziz A, Yasin M, Randhawa MA, Yasmin R, Yahangir MA y Sohail M. 2013. Nutricional and antioxidant profile of some selected Pakistani potato cultivars. *Pak J Food Sci.* 23: 87-93
- Bakker E, Achenbach U, Bakker J, Van Vliet J, Peleman J, Segers B, Van der Heijden S, Van der Linde P, Graveland R, Hutten R, Van Eck H, Coppoolse E, Van der Vossen E, Bakker J y Goverse A. 2004. A high-resolution map of the *H1* locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Theor Appl Genet.* 109: 146-152.
- Ballvora A, Hesselbach J, Niewöhner J, Leister D, Salamini F y Gebhardt C. 1995. Marker enrichment and high-resolution map of the segment of potato chromosome VII harbouring the nematode resistance gene *Gro1*. *Mol Gen Genet.* 249: 82-92.
- Balsano A y Alisi A. 2009. Antioxidant effects of natural bioactive compounds. *Curr Pharm Des.* 15: 3063-3073.
- Bamberg JB, Palta JP, Peterson LA, Martin M y Krueger AR. 1993. Screening tuber-bearing *Solanum* (potato) germplasm for efficient accumulation of tuber calcium. *Am Potato J.* 70: 219-226.
- Bamberg JB, Palta JP, Peterson LA, Martin M y Krueger AR. 1998. Fine screening potato (*Solanum*) species germplasm for tuber calcium. *Am J Potato Res.* 75: 181- 186.
- Bamberg JB y del Río A. 2005. Conservation of Potato Genetic Resources. En: Razdan MK y Mattoo AK (eds.), Genetic Improvement of *Solanaceous* Crops. Volume I: Potato. Science Publishers, Plymouth, EEUU, p. 476.
- Bamberg JB y del Río A. 2011. Use of native potatoes for research and breeding. *HortScience* 46: 1444-1445.
- Bandini JB. 1816. Lecciones elementales de agricultura teórica, práctica y económica (Vol. 1). Imprenta Bazzanti, San Cristóbal de La Laguna, Tenerife, España.
- Barandalla L, Ruiz de Galarreta JI, Ríos D y Ritter E. 2006. Molecular analysis of local potato cultivars from Tenerife Island using microsatellite markers. *Euphytica* 152: 283-291.
-

-
- Barba A, Calabretti A, d'Amore M, Piccinelli A y Rastrelli. L. 2008. Phenolic constituents levels in cv. Agria potato under microwave processing. *LWT Food Sci Technol.* 41: 1919–1926.
- Barchend G y Peter K. 1998. Field testing of transgenic potatoes for resistance to PVY. Proceedings of the International Symposium, Rostock, Alemania, 4: 12-13.
- Barker H. 1996. Inheritance of resistance to potato viruses Y and A in progeny obtained from potato cultivars containing gene *Ry*, evidence for a new gene for extreme resistance to PVA. *Theor Appl Genet.* 93: 710–716.
- Barker H. 1997. Extreme resistance to potato virus V in clones of *Solanum tuberosum* that are also resistant to potato viruses Y and A: Evidence for a locus conferring broad-spectrum potyvirus resistance. *Theor Appl Genet.* 95: 1258-1262.
- Barone A, Ritter E, Schachtschabel U, Debener T, Salamini F y Gebhardt C. 1990. Localization by Restriction Fragment Length Polymorphism Mapping in Potato of a Major Dominant Gene Conferring Resistance to the Potato Cyst Nematode *Globodera rostochiensis*. *Mol Gen Genet.* 224: 177–182.
- Barone A. 2004. Molecular marker-assisted selection for potato breeding. *Am J Potato Res.* 81: 111-117.
- Barredo A. 1993. Desarrollo y análisis de métodos de selección de variedades de patata para la producción industrial de productos destinados a la alimentación (Tesis Master). UPH/EHU, Vitoria-Gasteiz, España.
- Barros F, Awika JM y Rooney LW. 2012. Interaction of tannins and other sorghum phenolic compounds with starch and effects on *in vitro* starch digestibility. *J Agric Food Chem.* 60: 11609-11617.
- Bartley GE y Scolnik PA. 1995. Plant Carotenoids: Pigments for Photoprotection, Visual Attraction, and Human Health. *Plant Cell* 7: 1027-1038.
- BASF. 2010. Amflora. BASF, Ludwigshafen, Alemania. URL: <http://berichte.basf.de>
- Bates D, Maechler M, Bolker B y Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw.* 67: 1-48.
- Bauhin C. 1596. *Phytopinax: Sebastianum Henricpetri*, Basilea, Suiza.
- Beecher GR. 2003. Overview of dietary flavonoids: nomenclature, occurrence and intake. *J Nutr.* 133: 3248-254.
- Bejarano L, Mignolet E, Devaux A, Espinola N, Carraso E Y Larondelle Y. 2000. Glycoalkaloids in potato tubers: The effect of variety and drought stress on the α -solanine and α -chaconine contents of potatoes. *J Sci Food Agric.* 80: 2096–2100.
- Bekaert S, Storozhenko S, Mehrshahi P, Bennet MJ, Lambert W, Gregory 3rd JF, Schubert K, Hugenholtz J, Van Der Straeten D y Hanson AD. 2007. Folate biofortification in food plants. *Trends Plant Sci.* 13: 28-35.
- BeMiller JN y Whistler RL. 2009. Starch: Chemistry and Technology. Potato starch: Production, Modifications and Uses (3^a ed.). Academic Press, EEUU, pp. 511-539.
- Bendahmane M, Kanyuka K y Baulcombe DC. 1999. The *Rx* gene from potato controls separate virus resistance and cell death responses. *Plant Cell.* 11: 781-91.
- Bendich A y Olson JA. 1989. Biological actions of carotenoids. *FASEB J.* 3: 1927-1932.
- Bengtsson A, Larsson-Alminger M y Svanberg U. 2009. In vitro bioaccessibility of β - carotene from heat-processed orange-fleshed sweet potato. *J Agric Food Chem.* 57: 9693-9698.
- Bertoft E y Blennow A. 2009. Structure of Potato Starch. En: Singh J y Kaur L (eds.), *Advances in Potato Chemistry and Technology*. Academic Press, EEUU, pp. 83-98.
- Bertrand C, Collard Y y Mackill DJ. 2008 Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Phil Trans R Soc B.* 363: 557-572.
- Best GW. 1870. *Best's Potato Book*. Reprinted Publishing. Provo, UT, EEUU, 110 p.
- Bibak A, Sturup S, Haahr V, Gundersen P y Gundersen V. 1999. Concentrations of 50 major and trace elements in Danish agricultural crops measured by inductively coupled plasma mass spectrometry. 3. Potato (*Solanum tuberosum* Folva). *J Agric Food Chem.* 47: 2678–2684.
- Birhman RK y Kaul ML. 1989. Flower production, male sterility and berry setting in andigena potato. *Theor Appl Genet.* 78: 884-888.
- Biryukova VA, Zhuravlev AA, Abrosimova SB, Kostina LI, Khromova LM, Shmyglya IV, Morozova NN y Kirsanova SN. 2008. Use of molecular markers of potato golden nematode resistance genes *H1* and *GRO1*. *Russ Agric Sci.* 34: 365–368.
- Bisognin DA, Rigão MH, Lopes SJ y Storck L. 2012. Heritability and correlation among potato tuber traits. *Crop Breed Appl Tech.* 12: 215-219.
-

- Biswas AK, Sahoo J y Chatli MK. 2011. A simple UV-Vis spectrophotometric method for determination of β -carotene content in raw carrot, sweet potato and supplemented chicken meat nuggets. *LWT-Food Sci Technol.* 44: 1809-1813.
- Bitter G. 1912. Solana nova vel minus cognita. *Feddes Repert.* 10: 531–532.
- Black W, Mastenbroek C, Mills WR y Peterson LC. 1953. A proposal for an international nomenclature of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. *Euphytica* 2: 173-178.
- Blennow A, Bay.Smidt AM, Leonhardt P, Bandsholm O y Madsen HM. 2003. Starch paste stickiness is a relevant native starch selection criterion for wet-end paper manufacturing. *Starch* 55: 381-389.
- Blessington T, Nzaramba M, Scheuring D, Hale A, Reddivari L y Miller J. 2010. Cooking methods and storage treatments of potato: Effects on carotenoids, antioxidant activity, and phenolics. *Am J Potato Res.* 87: 479–491.
- Blois MS. 1958. Antioxidant determinations by the use of a stable free radical. *Nature* 29: 1199-1200.
- Blomquist AW y Lauer FI. 1962. First clonal generation potato progeny performance at two Minnesota locations. *Am Potato J.* 39: 460-463.
- Bonierbale MW, Plaisted RL y Tanksley SD. 1988. RFLP maps based on common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics* 120: 1095-1103.
- Bonierbale M, Amorós W, Espinoza J, Mihovilovich E, Roca W y Gómez R. 2004. Recursos Genéticos de la papa: don del pasado, legado para el futuro. *Suplemento ALAP* 1: 9-12.
- Bonierbale M, Amorós W, Burgos G, Salas E y Juárez H. 2007. Prospects for enhancing the nutritional value of potato by plant breeding. AP A Conference Proceedings, Alejandía, Egipto, 7: 26-46.
- Bonierbale M, Grüneberg W, Amorós W, Burgos G, Salas E, Porras E y zum Felde T. 2009. Total and individual carotenoid profiles in *Solanum phureja* cultivated potatoes: II. Development and application of near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) calibrations for germplasm characterization. *J Food Compos Anal.* 22: 509-516.
- Bornet B, Goraguer G, Joly G y Branchard B. 2002. Genetic diversity in European and Argentinian cultivated potatoes (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) detected by inter-simple sequence repeats (ISSRs). *Genome* 45: 481–484.
- Borruay A, Cotrina F, Mula J y Vega C. 2000. Calidad industrial y culinaria de las variedades de patata. En: Pascualena J y Ritter E (eds.), Libro de Actas del Congreso Iberoamericano de Investigación y Desarrollo en Patata – Patata 2000, Vitoria-Gasteiz, España, pp. 351-364.
- Bouchon P. 2009. Understanding oil absorption during deep-fat frying. *Adv Food Nutr Res.* 57: 209-234.
- Bradeen JM y Haynes KG. 2011. Introduction to Potato. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), Genetics, Genomics and Breeding of Potato. Science Publishers, CRC Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 1-19.
- Bradshaw JE y Mackay GR. 1994. Breeding strategies for clonally propagated potatoes. En: Bradshaw JE y Mackay GR (ed.), Potato genetics. CAB International, Wallingford, RU, pp. 467-497.
- Bradshaw JE, Stewart HE, Wastie RL, Dale MFB y Phillips MS. 1995. Use of seedling progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. *Theor Appl Genet.* 90: 899-905.
- Bradshaw JE, Hackett CA, Meyer RC, Milbourne D, McNicol JW, Phillips MS y Waugh R. 1998a. Identification of AFLP and SSR markers associated with quantitative resistance to *Globodera pallida* (Stone) in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) with a view to marker-assisted selection. *Theor Appl Genet.* 97: 202–210.
- Bradshaw JE, Dale MFB, Swan GEL, Todd D y Wilson RN. 1998b. Early-generation selection between and within pair crosses in potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. *Theor Appl Genet.* 97: 1331-1339.
- Bradshaw JE, Todd D y Wilson RN. 2000. Use of tuber progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. *Theor Appl Genet.* 100: 772-781.
- Bradshaw JE, Dale MFB y Mackay GR. 2003. Use of midparent values and progeny tests to increase the efficiency of potato breeding for combined processing quality and disease and pests resistance. *Theor Appl Genet.* 107: 36-42.
- Bradshaw JE y Ramsay G. 2005. Utilisation of the Commonwealth Potato Collection in potato breeding. *Euphytica* 146: 9-19.
- Bradshaw JE, Bryan, GJ y Ramsay G. 2006a. Genetic Resources (Including Wild and Cultivated *Solanum* Species) and Progress in their Utilisation in Potato Breeding. *Potato Res.* 49: 49-65.
-

-
- Bradshaw JE, Bryan GJ, Lees AK, McLean K y Solomon-Blackburn RM. 2006b. Mapping the R10 and R11 genes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) present in the potato (*Solanum tuberosum*) R gene differentials of Black. *Theor Appl Genet.* 112: 744–751.
- Bradshaw JE, Hackett CA, Lowe R, McLean K, Stewart HE, Tierney I, Vilaro MDR. y Bryan GJ. 2006c. Detection of a quantitative trait locus for both foliage and tuber resistance to late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] on chromosome 4 of a dihaploid potato clone (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*). *Theor Appl Genet.* 113: 943-951.
- Bradshaw JE. 2007a. The Canon of Potato Science: 2. Population Genetics. *Potato Res.* 50: 211-214.
- Bradshaw JE. 2007b. The canon of Potato Science: 4. Tetrasomic Inheritance. *Potato Res.* 50: 219-222.
- Bradshaw JE. 2007c. Potato Breeding Strategy. En: Vreugdenhil D (ed.), *Potato Biology and Biotechnology Advances and Perspectives*. Elsevier, Oxford, RU, pp. 157-177.
- Bradshaw JE. 2007d. Breeding Potato as a Major Staple Crop. En: Kang MS y Priyadarshan (eds.), *Breeding Major Food Staples*. Blackwell Publishing, Oxford, RU, pp. 277-332.
- Bradshaw JE, Hackett CA, Pande B, Waugh R y Bryan GJ. 2008. QTL mapping of yield, agronomic and quality traits in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*). *Theor Appl Genet.* 116: 193-211.
- Bradshaw JE. 2009. A genetic perspective on yield plateau in potato. *Potato J.* 36: 79-94.
- Bradshaw JE y Ramsay G. 2009. Potato Origin and Production. En: Singh J y Kaur L (eds.), *Advances in Potato Chemistry and Technology*. Academic Press Inc., EEUU, pp. 1-26.
- Bradshaw JE, Dale MFB y Mackay GR. 2009. Improving the yield, processing quality and disease and pest resistance of potatoes by genotypic recurrent selection. *Euphytica* 170: 215-227
- Bradshaw JE y Bonierbale M. 2010. Potatoes. En: Bradshaw JE (ed.), *Root and tuber crops*. Springer, Nueva York, NY, EEUU, pp. 1-52.
- Brand JC, Nicholson PL, Thorburn AW y Truswell AS. 1985. Food processing and the glycemic index. *Am J Clin Nutr.* 42: 1192-1196.
- Brat P, Georgé S, Bellamy A, Chaffaut LD, Scalbert A, Mennen L, Arnault N y Amiot, MJ. 2006. Daily polyphenol intake in France from fruit and vegetables. *J Nutr* 136: 2368-2373.
- Braun A y Wenzel G. 2005. Molecular analysis of genetic variation in potato (*Solanum tuberosum* L.). I. German cultivars and advanced clones. *Potato Res.* 47: 81-92.
- Bravo L. 1998. Polyphenols: Chemistry, dietary sources, metabolism and nutritional significance. *Nutr Rev.* 56: 317–333.
- Brenes A, Rivera C y Vazquez V. 2002. Principales enfermedades y plagas de la papa en Costa Rica. EUNED, San José, Costa Rica, 120 p.
- Bretting PW y Widlechner MP. 1995. Genetic markers and plant genetic resources management. *Plant Breed Rev.* 31: 11-86.
- Brevik A, Vollset SE, Tell GS, Retisum H, Ueland PM, Loeken EB, Drevon CA y Andersen LF. 2005. Plasma concentration of folate as a biomarker for the intake of fruit and vegetables: the Hordaland Homocysteine Study. *Am J Gun Nutr.* 81: 434-439.
- Brierley ER, Bonner PLR y Cobb AH. 1996. Factors influencing the free amino acid content of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers during prolonged storage. *J Sci Food Agric.* 70: 515-525.
- Britton G. 1995. Structure and Properties of Carotenoids in Relation to Function. *FASEB J.* 9: 1551-1558.
- Broadley MR, White PJ, Bryson RJ, Meacham MC, Bowen HC, Johnson SE, Hawkesford MJ, McGrath SP, Zhao FJ, Breward N, Harriman M y Tucker M. 2006. Biofortification of UK food crops with selenium. *Proc Nutr Soc.* 65: 169-181.
- Broadley MR y White PJ. 2010. Eat roots and leaves. Can edible horticultural crops address dietary calcium (Ca), magnesium (Mg) and potassium (K) deficiencies in humans? *Proc Nutr Soc.* 69: 601-612.
- Brown CR, Edwards CG, Yang CP y Dean BB. 1993. Orange flesh trait in potato: inheritance and carotenoid content. *J Am Soc Hort Sci.* 118: 145-150.
- Brown SM y Kresovich S. 1996. Molecular characterization for plant genetic resources conservation. En: Paterson H (ed.), *Genome Mapping of Plants*. Landes Co., Georgetown, TX, EEUU, pp. 85-93.
- Brown CR, Wrolstad R, Durst R, Yang CP y Clevidence B. 2003. Breeding studies in potatoes containing high concentrations of anthocyanins. *Am J Potato Res.* 80: 241–249.
- Brown CR. 2005. Antioxidants in potato. *Am J Potato Res.* 62: 163–172.
-

-
- Brown CR, Culley D, Yang C, Durst R y Wrolstad R. 2005a. Variation of anthocyanin and carotenoid contents and associated antioxidant values in potato breeding lines. *J Am Soc Hort Sci.* 130: 174–180.
- Brown C, Moore M, Ashok A, Boge W y Yang CP. 2005b. Genetic variation of mineral content in potato and nutritional considerations. Proceedings of the Washington State Potato Conference; Moses Lake, WA, EEUU.
- Brown CR, Kim TS, Ganga Z, Haynes K, De Jong D, Jahn M, Paran I y De Jong W. 2006. Segregation of total carotenoid in high level potato germplasm and its relationship to β -carotene hydroxylase polymorphism. *Am J Potato Res.* 83: 365–372.
- Brown CR, Culley D, Bonierbale M y Amorós W. 2007. Anthocyanin, carotenoid content, and antioxidant values in native South American potato cultivars. *Hort Sci.* 42: 1733–1736.
- Brown CR. 2008. Breeding for phytonutrient enhancement of potato. *Am J Potato Res.* 85: 298–307.
- Brown CR, Haynes KG, Moore M, Pavek MJ, Hane DC, Love SL, Novy RG y Miller Jr. JC. 2010. Stability and Broad-Sense Heritability of Mineral Content in Potato: Iron. *Am J Potato Res.* 87: 390-396.
- Brown CR, Haynes KG, Moore M, Pavek MJ, Hane DC, Love SL, Novy RG y Miller Jr. JC. 2011. Stability and Broad-Sense Heritability of Mineral Content in Potato: Zinc. *Am J Potato Res.* 88: 238-244.
- Brown CR, Haynes KG, Moore M, Pavek MJ, Hane DC, Love SL, Novy RG y Miller Jr. JC. 2012. Stability and Broad-Sense Heritability of Mineral Content in Potato: Calcium and Magnesium. *Am J Potato Res.* 89: 255-261.
- Brown CR, Haynes KG, Moore M, Pavek MJ, Hane DC, Love SL y Novy RG. 2013. Stability and Broad-Sense Heritability of Mineral Content in Potato: Potassium and Phosphorus. *Am J Potato Res.* 90: 516-523.
- Brown CR, Haynes KG, Moore M, Pavek MJ, Hane DC, Love SL, Novy RG y Miller Jr. JC. 2014. Stability and Broad-Sense Heritability of Mineral Content in Potato: Copper and Sulphur. *Am J Potato Res.* 91: 618-624.
- Brown CR y Henfling JW. 2014. A History of the Potato. En: Navarre R y Pavek M (eds.), *Potato Botany, Production and Uses*. CABI, Londres, RU, pp. 1-11.
- Brücher H. 1964. El origen de la papa (*Solanum tuberosum*): nuevas consideraciones sobre un antiguo problema. *Physis* 68: 439–452
- Bruusaard JH, Ldwik MR, van den Berg H, Brants HA y Goldbohm RA. 1997. Folate intake and status among adults in the Netherlands. *Eur J Clin Nutr.* 51: S46-50.
- Bryan GJ, McNicoll J, Ramsay G, Meyer RC y DeJong WS. 1999. Polymorphic simple sequence repeat markers in chloroplast genomes of *Solanaceous* plants. *Theor Appl Genet.* 99: 859-867.
- Bryan GJ, McLean K, Bradshaw JE, De Jong WS, Phillips M, Castelli L y Waugh R. 2002. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei*. *Theor Appl Genet.* 105: 68–77.
- Bryan GJ. 2011. Mapping Complex Potato Traits. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), *Genetics, Genomics and Breeding of Potato*. CRC Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 113-132.
- Bub AMD, Möseneder J, Wenzel G, Rechkemmer G y Briviba K. 2008. Zeaxanthin is bioavailable from genetically modified zeaxanthin-rich potatoes. *Eur J Nutr.* 47: 99-103.
- Bukasov SM. 1933. The potatoes of South America and their breeding possibilities. (According to data gathered by expeditions of the Institute of Plant Industry to Central and South America.). *Bull Appl Bot Genet Plant Breed Leningrad.* Supl. 58. pp. 1-192.
- Bukasov SM. 1937. Potato breeding. En: Vavilov NI (ed.), *Theoretical Principles of Plant Breeding* 3: 3–75. Kolos, Leningrado, Rusia.
- Bukasov SM. 1971. Cultivated potato species. En: Bukasov SM (ed.), *Flora of cultivated plants* (Vol. 9). Kolos, Leningrad, Rusia, pp. 5-40.
- Bukasov SM. 1978. Systematics of the potato. *Trudy Prikl Bot.* 62: 3-35. En: Kothetar VS y Dhote AK (eds.), *Systematics, Breeding and Seed Production of Potatoes*. APC, Nueva Delhi, India, pp. 1-42.
- Burbank L. 1914. The potato itself – Who will improve it further? En: Whitson J, John R y Williams HS (eds.), *Luther Burbank: His Methods and Discoveries and Their Practical Application*. Luther Burbank Press, Nueva York, NY, EEUU, pp. 267–302.
- Burgos G, Amorós W, Marote M, Stangoulis J y Bonierbale M. 2007. Iron and zinc concentration of native potato cultivars from a human nutrition perspective. *J Sci Food Agric.* 87: 668-675.
- Burgos G, De Haan S, Salas E y Bonierbale M. 2009a. Protein, Iron, Zinc and Calcium Concentrations of Potato Following Traditional Processing as “Chuño.” *J Food Compos Anal.* 22: 617–619.
-

-
- Burgos G, Salas E, Amorós W, Auqui M, Muñoa L, Kimura M y Bonierbale M. 2009b. Total and individual carotenoid profiles in *Solanum phureja* of cultivated potatoes: I. Concentrations and relationships as determined by spectrophotometry and HPLC. *J Food Comp Anal.* 22: 503–508.
- Burgos G, Amoros W, Salas E, Muñoa L, Sosa P, Díaz C y Bonierbale M. 2012. Carotenoid concentrations of native Andean potatoes as affected by cooking. *Food Chem.* 133: 1131-1137.
- Burgos G, Amoros W, Muñoa L, Sosa P, Cayhualla E, Sanchez C, Díaz C y Bonierbale M. 2013a. Total phenolic, total anthocyanin and phenolic acid concentrations and antioxidant activity of purple-fleshed potatoes as affected by boiling. *J Food Compos Anal.* 30: 6–12.
- Burgos G, Muñoa L, Sosa P, Bonierbale M, Zum-Felde T y Díaz C. 2013b. *In vitro* bioaccessibility of lutein and zeaxanthin of yellow fleshed boiled potatoes. *Plant Foods Hum Nutr.* 68: 385-390.
- Burkhardt CR, Christ BJ y Haynes KG. 2007. Non-additive genetic variance governs resistance to fusarium dry rot in a diploid hybrid potato population. *Am J Potato Res.* 84: 199.
- Burlingame B, Mouillé B y Charrondièrre R. 2009. Nutrients, bioactive non-nutrients and anti-nutrients in potatoes. *J Food Compos Anal.* 22: 494–502.
- Burmeister A, Bondiek S, Apel L, Kühne C, Hillebrand S y Fleischmann P. 2011. Comparison of carotenoid and anthocyanin profiles of raw and boiled *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja* tubers. *J Food Compos Anal.* 24: 865–872.
- Burton WG. 1989. The Potato (3^a ed.). Longman Scientific & Technical, Harlow, RU, 742 p.
- Bushway RJ, Savage SA y Ferguson BS. 1987. Inhibition of acetyl cholinesterase by solanaceous glycoalkaloids and alkaloids. *Am Potato J.* 64: 409-413.
- Buso JA, Boiteux LS, Tai GCC y Peloquin SJ. 1999. Chromosome regions between centromere and proximal crossovers are the physical sites of major effect loci for yield in potato: genetic analysis employing meiotic mutants. *Proc Natl Acad Sci USA.* 96: 1773–1778.
- Buso JA, Boiteux LS y Peloquin SJ. 2000. Heterotic effects for yield and tuber solids and type of gene action for five traits in 4x potato families derived from interploidy (4x-2x) crosses. *Plant Breed.* 122: 229-232.
- Cabello R, De Mendiburu F, Bonierbale M, Monneveux P, Roca W y Chujoy E. 2012. Large-scale evaluation of potato improved varieties, genetic stocks and landraces for drought tolerance. *Am J Potato Res.* 89: 400-110.
- Cabello R, Monneveux P, De Mendiburu F y Bonierbale M. 2013. Comparison of yield based drought tolerance indices in improved varieties, genetic stocks and landraces of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Euphytica* 193: 147-156.
- Cadima X, Veramendi S y 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: 18–30.
- Cakmak I, Pfeiffer WH y McClafferty B. 2010. Biofortification of durum wheat with zinc and iron. *Cereal Chem.* 87: 10-20.
- Camadro EL y Espinillo JC. 1990. Germplasm transfer from the wild tetraploid species *Solanum acaule* Bitt. to the cultivated potato *S. tuberosum* L. using 2n eggs. *Am Potato J.* 67: 737–749.
- Camadro EL, Carputo D y Peloquin SJ. 2004. Substitutes for genome differentiation in tuber-bearing *Solanum*: interspecific pollen-pistil incompatibility, nuclear-cytoplasmic male sterility, and endosperm. *Theor Appl Genet.* 109: 1369-1376.
- Camire ME, Kubow S y Donnelly DJ. 2009. Potatoes and Human Health. *Crit Rev Food Sci Nutr.* 49: 823-840.
- Campbell R, Ducreux LJ, Morris WL, Morris JA, Suttle JC, Ramsay G, Bryan GJ, Hedley PE y Taylor MA. 2010. The metabolic and developmental roles of carotenoid cleavage dioxygenase4 from potato. *Plant Physiol.* 154: 656–664.
- Cantos E, Tudela JA, Gil MI y Espin JC. 2002. Phenolic compounds and related enzymes are not rate-limiting in browning development of fresh-cut potatoes. *J Agric Food Chem.* 50: 3015-3023.
- Caromel B, Mugniéry D, Lefebvre V, Andrzejewski S, Ellissèche D, Kerlan MC, Rousselle P y Rousselle-Bourgeois F. 2003. Mapping QTLs for resistance against *Globodera pallida* (Stone) Pa2/3 in a diploid potato progeny originating from *Solanum spagazzinii*. *Theor Appl Genet.* 106: 1517–1523.
- Caromel B, Mugniéry D, Kerlan MC, Andrzejewski S, Palloix A, Ellissèche D, Rousselle-Bourgeois F y Lefebvre V. 2005. Resistance quantitative trait loci originating from *Solanum sparsipilum* act independently on the sex ratio of *Globodera pallida* and together for developing a necrotic reaction. *Mol Plant Microbe Interact.* 18: 1186–1194.
-

-
- Carroll CP. 1982. A mass-selection method for the acclimatization and improvement of edible diploid potatoes in the United Kingdom. *J Agric Sci Camb.* 99: 631-640.
- Carputo D, Speggorin M, Garrefa P, Raio A y Monti LM. 1996. Screening for resistance to tuber soft rot and blackleg in diploid *Solanum* species and *S. tuberosum* haploids. *J Genet Breed.* 50: 221-226.
- Carputo D, Cardi T, Speggorin M, Zoina A y Frusciante L. 1997. Resistance to blackleg and tuber soft rot in sexual and somatic interespecific hybrids with different genetic background. *Am Potato J.* 74: 161-172.
- Carputo D, Aversano R y Frusciante L. 2004. Terminology for Polyploids Based on Cytogenetic Behavior: Consequences in Genetic and Breeding. *Plant Breed Rev.* 26: 105-124.
- Carputo D, Aversano R y Frusciante L. 2005. Breeding potato for quality traits. *Acta Hort.* 684: 55-64.
- Carputo D y Frusciante L. 2011. Classical Genetics and Traditional Breeding. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), *Genetics, Genomics and Breeding of Potato*. CRC Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 20-40.
- Carrasco A, Ruiz de Galarreta JI y Ritter E. 2000. Transfer of PLRV resistance from *Solanum verrucosum* Schlecht to potato (*S. tuberosum* L.) by protoplast electrofusion. *Potato Res.* 43: 31-42.
- Casañas R, González M, Rodríguez E, Marrero A y Díaz C. 2002. Chemometric studies of chemical compounds in five cultivars of potatoes from Tenerife. *J Agric Food Chem.* 50: 2076–2082.
- Castañeda P y Pérez L. 1996. Calcium ions promote the response of citrus limon against fungal elicitors or wounding. *Phytochem.* 42: 595–598.
- Cavatorta J, Perez KW, Gray SM, Van Eck J, Yeam I y Jahn M. 2011. Engineering virus resistance using a modified potato gene. *Plant Biotechnol J.* 9: 1014-1021.
- Cazzonelli CI. 2011. Carotenoids in Nature: Insights from Plants and Beyond. *Funct Plant Biol.* 38: 833-847.
- Cevallos-Casals BA y Cisneros-Zevallos L. 2003. Stoichiometric and kinetic studies of phenolic antioxidants from Andean purple corn and red-fleshed sweetpotato. *J Agric Food Chem.* 51: 3313–3319.
- Cha MS, Kim S y Park TH. 2011. Effects of gibberellic acid treatment and light conditions on germination of true potato seed. *Afr J Agric Res.* 6: 6720-6725.
- Chakraborty S, Chakraborty N y Datta A. 2000. Increased nutritive value of transgenic potato by expressing a nonallergenic seed albumin gene from *Amaranthus hypochondriacus*. *Proc Natl Acad Sci USA.* 97: 3724-3729.
- Chen L, Guo X, Xie C, He L, Cai X, Tian L, Song B y Liu J. 2013. Nuclear and cytoplasmic genome components of *Solanum tuberosum* + *S. chacoense* somatic hybrids and three SSR alleles related to bacterial wilt resistance. *Theor Appl Genet.* 126: 1861-1872.
- Chucair AJ, Rotstein NP, Sangiovani JP, During A, Chew EY y Politi LE. 2007. Lutein and zeaxanthin protect photoreceptors from apoptosis induced by oxidative stress: relation with docosahexanoic acid. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 48: 5168-5177.
- Chun OK, Kim DO, Smith N, Schroeder D, Han JT y Lee CY. 2005. Daily consumption of phenolics and total antioxidant capacity from fruit and vegetables in the American diet. *J Sci Food Agric.* 85: 1715-1724.
- Chun J, Lee J, Ye L, Exler J y Eitenmiller RR. 2006. Tocopherol and tocotrienol contents of raw and processed fruits and vegetables in the United States diet. *J Food Compos Anal.* 19: 196-204.
- Christ BJ, Haynes KG y Vinyard BT. 2002. Inheritance of Early Blight Resistance from Open Pollinated 4x-2x Potato Hybrids. *Am J Potato Res.* 79: 403-410.
- Clark RL, Shands HI, Bretting PK y Eberhart SA. 1997. Germplasm regeneration. Developments in population genetics and their implications. Managing large diverse germplasm collections. *Crop Sci.* 37: 1-6.
- Clifford MN. 1999. Chlorogenic acids and other cinnamates – nature, occurrence and dietary burden. *J Sci Food Agric.* 79: 362–372.
- Clusius C. 1576. *Rariorum aliquot stirpium per Hispanias observatarum historia*. Plantin, Antwerp, Bélgica.
- Clusius C. 1601. *Rariorum plantarum historia*. Plantin, Antwerp, Bélgica.
- Cockerham G. 1943. Potato breeding for virus resistance. *Ann Appl Biol.* 30: 105-108.
- Cockerham CC. 1963. Estimation of genetic variances. En: Hanson WD, Robinson HF (eds), *Statistical genetics and plant breeding*, NAS – NRC Pub 982, Washington DC, EEUU.
- Cockerham G. 1970. Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y. *Heredity* 25: 309-348.
- Cohen R, Schwartz B, Peri I y Shimoni E. 2011. Improving bioavailability and stability of genistein by complexation with high-amylose corn starch. *J Agric Food Chem.* 59: 7932-7938.
-

-
- Collard BCY, Jahufer MZZ, Brouwer JB y Pang ECK. 2005. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica* 142: 169–196.
- Colton LM, Groza HI, Wielgus SM y Jiang J. 2006. Marker-Assisted Selection for the Broad-Spectrum Potato Late Blight Resistance Conferred by Gene RB Derived from a Wild Potato Species. *Crop Sci.* 46: 589-594.
- Comstock RE y Robinson HF. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-266.
- Comstock RE y Robinson HF. 1952. Estimation of average dominance of genes. En: Gowen JW (ed). Heterosis. Iowa State College Press, Amsterdam, Iowa, EEUU. pp. 494- 516.
- Condori B, Hijmans RJ, Ledent JF y Quiroz R. 2014. Managing potato biodiversity to cope with frost risk in the high Andes: a modeling perspective. *PLOS ONE* 9: e81510.
- Connor AM. 2001. Variation and heritability of antioxidant activity and its relationship to anthocyanin content and total phenolic content in blueberry (*Vaccinium* subspecies *Cyanococcus*) (Tesis doctoral), Universidad de Minnesota, St. Paul, MN, EEUU.
- Connor AM, Luby JJ y Tong CBS. 2002. Variation and Heritability Estimates for Antioxidant Activity, Total Phenolic Content, and Anthocyanin Content in Blueberry Progenies. *J Amer Soc Hort Sci.* 127: 82-88.
- Connor AM, Stephens MJ, Hall HK y Alspach K. 2005a. Variation and heritabilities of antioxidant activity and total phenolic content estimated from a red raspberry factorial experiment. *J Amer Soc Hort Sci.* 130: 403-411.
- Connor AM, Mc Ghie TK, Stephens MJ, Hall HK y Alspach K. 2005b. Variation and Heritability Estimates of and Their Relationship to Antioxidant Activity in a Red Raspberry Factorial Mating Design. *J Amer Soc Hort Sci.* 130: 534-542.
- Contreras A, Ciampi L, Padulosi S y Spooner DM. 1993. Potato germplasm collecting expedition to the Guaitecas and chonos Archipelagos, Chile, 1990. *Potato Res.* 36: 309-316.
- Contreras A. 2008. Uso de especies silvestres y cultivadas en el mejoramiento de la papa agro sur. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile, 36: 115-129.
- Cook JD y Reddy MB. 2001. Effect of ascorbic acid intake on nonheme-iron absorption from a complete diet. *Am J Clin Nutr.* 71: 73–93.
- Coombs JJ, Lynn MF y Douches DS. 2004. An Applied Fingerprinting System for Cultivated Potato Using Simple Sequence Repeats. *Am J Potato Res.* 81: 243-250.
- Corbeil RR y Searle SR. 2012. Restricted Maximum Likelihood (REML) Estimation of Variance Components in the Mixed Model. *Technometrics* 18: 31-38.
- Correll DS. 1962. The potato and its wild relatives. Texas Research Found.. Renner, TX, EEUU, 606 p.
- Côté MJ, Leduc L y Reid A. 2013. Evaluation of simple sequence repeat (SSR) markers established in Europe as a method for the identification of potato varieties grown in Canada. *Am J Potato Res.* 90: 340–350.
- Coutrez-Geerinck D. 1975. The effect of mineral nutrition on the distribution of free amino acids in tubers of cv. Gari. *Potato Res.* 18: 16-27.
- Cox DJ y Frey KJ. 1984. Combining ability and the selection of parents for interspecific oat matings. *Crop Sci.* 24: 963-967.
- Craft CC, Siegelman HW y Butler WL. 1958. Study of the phenolic compounds in potato tubers during storage. *Am Potato J.* 35: 651-661.
- Crossa J. 1990. Statistical analysis of multilocation trials. *Adv Agron.* 44:55-85.
- Crozier A, Jaganath I y Clifford MN. 2009. Dietary phenolics: chemistry, bioavailability and effects on health. *R Soc Chem.* 26: 1001-1043.
- Cuesta-Subía X. 2013. Potato quality traits: variation and genetics in Ecuadorian potato landraces (Tesis doctoral). Universidad de Wageningen, Wageningen, Holanda, 206 p.
- Cunningham CE y Stevenson FJ. 1963. Inheritance of factors affecting potato chip color and their association with specific gravity. *Am Potato J.* 40: 253-265.
- D'hoop BB, Paulo MJ, Mank RA, van Eck HJ y van Eeuwijk FA. 2008. Association mapping of quality traits in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Euphytica* 161: 47–60.
- Dabholkar AR. 1999. Elements of biometrical genetics. Concept Pub. Co., Nueva Delhi, India, 431 p.
- Dakora FD y Phillips DA. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant Soil.* 245: 35–47.
-

- Dakora FD. 2003. Defining new roles for plant and rhizobial molecules in sole and mixed plant cultures involving symbiotic legumes. *New Phytol.* 158: 39–49.
- Dale MFB y Phillips MS. 1982. An investigation of resistance to the white potato-cyst nematode. *J Agric Sci.* 99: 325-328.
- Dale MFB y Mackay GR. 1994. Inheritance of table and processing quality. En: Bradshaw JE y Mackay GR (eds). *Potato Genetics*. CAB International, Londres, RU, pp. 285-306.
- Dale M, Griffiths DW y Todd DT. 2003. Effects of genotype, environment, and postharvest storage on the total ascorbate content of potato (*Solanum tuberosum*) Tubers. *J Agric Food Chem.* 51: 244-248.
- Dale MFB y Bradshaw JE. 2006. Modern methods for modern potato breeding programmes. En: Haase N y Haverkort AJ (eds.), *Potato Developments in a Changing Europe*. Academic Publishers, Wageningen, Holanda, pp. 36-45.
- Danert S. 1956. Zur Systematik von *Solanum tuberosum* L. *Kulturpflanze.* 4: 83–128.
- Dao L y Friedman M. 1992. Chlorogenic acid content of fresh and processed potatoes determined by ultraviolet spectroscopy. *J Agric Food Chem.* 40: 2152–2156.
- Davies HT y Johnston GR. 1965. First clonal generation potato seedling selection at two locations. *Am Potato J.* 42: 186-189.
- Davies HT y Johnston GR. 1968. Second clonal generation potato seedling at two locations. *Am Potato J.* 45: 150-153.
- Davies HT y Johnston GR. 1974. Reliability of potato selection in the first clonal generation. *Am Potato J.* 51: 8-11.
- Davies HV. 1996. Recent developments in our knowledge of potato transgenic biology. *Potato Res.* 39: 411-427.
- Davis D. 2009 Declining fruit and vegetable nutrient composition: what is the evidence? *HortScience* 44: 1519.
- De Bokx JA. 1972. Viruses of potatoes and seed-potato production. En: de Boks JA y van der Vant JPH (eds), Wageningen, Holanda, 233 p.
- De Candolle AP. 1886. Nouvelles recherches sur le type sauvage de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*). *Archives des Sciences Physiques et Naturelles* (Ser.) 4 15: 31–438.
- De Haan S. 2006. Catálogo de variedades de papa nativa de Huancavelica. CIP (ed.). Lima, Perú, 208 p.
- De Haan S. 2009. Potato diversity at height: multiple dimensions of farmer driven in situ conservation in the Andes. Tesis doctoral, CIP, Wageningen, Holanda, 245 pp.
- De Haan S, Burgos G, Arcos J, Ccanto R, Scurrah M, Salas E y Bonierbale M. 2010. Traditional Processing of Black and White *Chuño* in the Peruvian Andes: Regional Variants and Effect on the Mineral Content of Native Potato Cultivars. *Econ Bot.* 64: 217-234.
- De Haan S y Rodríguez F. 2016. Potato Origin and Production. En: Singh J y Kaur L (eds.) *Advances in Potato Chemistry and Technology*. Academic Press Inc., EEUU, pp. 1-33.
- De Jong H. 1987. Inheritance of pigmented tuber flesh in cultivated diploid potatoes. *Am Potato J.* 64: 337–343.
- De Jong H. 1991. Inheritance of anthocyanin pigmentation in the cultivated potato: a critical review. *Am Pot J.* 68: 585–593.
- De Jong W, Forsyth A, Leister D, Gebhardt C y Baulcome DC. 1997. A potato hypersensitive resistance gene against potato virus X maps to resistance gene cluster on chromosome 5. *Theor Appl Genet.* 95: 246-252.
- De Jong WS, Eannetta NT, De Jong DM y Bodis M. 2004. Candidate gene analysis of anthocyanin pigmentation loci in the *Solanaceae*. *Theor Appl Genet.* 108: 423–432.
- De Koeper D, Chen H y Gustafson V. 2011. Molecular Breeding for Potato Improvement. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), *Genetics, Genomics and Breeding of Potato*. CRC Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 41-67.
- De Mendiburu F. 2009. Una herramienta de análisis estadístico para la investigación agrícola. Universidad Nacional de Ingeniería (UNI), Lima, Perú, 284 p.
- De Vicente MC, Guzmán FA, Engels J y Rao VR. 2005. Genetic characterization and its use in decision making for the conservation of crop germplasm. *The Role of Biotechnology*, Turín, Italia, 8 p. URL: <http://www.fao.org/biotech/docs/vicente.pdf>
- De Vries A. 2016. Package 'ggdendro': Create Dendrograms and Tree Diagrams Using 'ggplot2'. URL: <https://github.com/andrie/ggdendro>
- Debener T, Salamini F y Gebhardt C. 1990. Phylogeny of wild and cultivated *Solanum* species based on nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *Theor Appl Genet.* 79: 360-368.
-

-
- Del Rio D, Borges G y Crozier A. 2010. Berry flavonoids and phenolics: Bioavailability and evidence of protective effects. *Br J Nutr.* 104: S67-S90.
- Dekkers JCM. 2003. Commercial application of marker and gene assisted selection in livestock: strategies and lessons. 54th Annual Meeting of the EAAP, Roma, Italia.
- Dellaert LMW, Vinke JH y Meijer K. 1988. The inheritance of resistance to the potato cyst nematode *Globodera pallida* Pa3 in wild *Solanum* species with broad spectrum resistance. *Euphytica* 27: 105-116.
- Desborough SL. 1975. Potato protein determined by the bromophenol blue dyebinding method and other methods. *Potato Res.* 18: 273-281.
- Desborough S y Lauer FI. 1977. Improvement of potato protein, II. Selection for protein and yield. *Am Potato J.* 54: 371-376.
- Desborough SL, Liener IE y Lulai EC. 1981. The nutritional quality of potato protein from intraspecific hybrids. *Plant Foods Hum Nutr.* 31: 11-20.
- Deshpande SS y Salunkhe DK. 1982. Interactions of tannic acid and catechin with legume starches. *J Food Sci.* 47: 2080-2081.
- Deußer H, Guignard C, Hoffmann L y Evers D. 2012. Polyphenol and glycoalkaloid contents in potato cultivars grown in Luxembourg. *Food Chem.* 135: 2814-2824.
- Devaux A, Thiele G, López G y Velasco C. 2006. Papa Andina: Innovación para el Desarrollo en los Andes, 2002-2006. CIP, Lima, Perú, 79 p.
- Devaux A, Ordinola M y Horton D (eds.). 2011. Innovation for Development: The Papa Andina Experience. CIP, Lima, Peru, 431 p.
- Dewanto V, Wu X, Adom KK y Liu RH. 2002. Thermal processing enhances the nutritional value of tomatoes by increasing total antioxidant activity. *J Agric Food Chem.* 50: 3010-3014.
- Dice LR. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* 26: 297-302.
- Dieters MJJ. 1996. Genetic parameters for slash pine (*Pinus elliottii*) grown in south-east Queensland, Australia: Growth, stem straightness and crown effects. *For Genetics.* 3: 27-36.
- Dilworth LL, Omoruyi FO y Asemota HN. 2007. *In vitro* availability of some essential minerals in commonly eaten processed and unprocessed Caribbean tuber crops. *BioMetals* 20: 37-42.
- Ding M, Tier B y Yan W. 2007. Application of GGE biplot analysis to evaluate genotype (G), Environment (E) and GxE interaction on *P. radiata*. A case study. Australasian Forestry Genetics Conference Breeding for WoodQuality Hobart, Tasmania, Australia.
- Diniz MCDR, Pinto CABP y Lambert ES. 2006. Sample size for family evaluation in potato breeding programs. *Ciência e Agrotecnologia* 30: 277-282.
- Diretto G, Welsch R, Tavazza R, Mourgues F, Pizzichini D, Beyer P y Giuliano G. 2007a. Silencing of beta-carotene hydroxylase increases total carotenoid and β -carotene levels in potato tubers. *BMC Plant Biol.* 11: 1-8.
- Diretto G, Al-Babili S, Tavazza R, Papacchioli V, Beyer P y Giuliano G. 2007b. Metabolic engineering of potato carotenoid content through tuber-specific overexpression of a bacterial mini-pathway. *PLOS ONE* 2: e350.
- Dixon R y Paiva N. 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *Plant Cell* 7: 1085-1097.
- Dodds KS y Long DH. 1955. The inheritance of colour in diploid potatoes. I. Types of anthocyanidins and their genetic loci. *J Genet.* 53: 136-149.
- Dodds KS. 1962. Classification of cultivated potatoes. En: Correll DS (ed.), The potato and its wild relatives. Texas Research Foundation, Botanical Studies. Renner, TX, EEUU, 606 p.
- Dörmann P. 2007. Functional diversity of tocopherols in plants. *Planta* 225: 269-276.
- Dorozhkin BN, Sakara NA, Novoselov AK y Reiter SA. 1979. Evaluation of combining ability of potato varieties for yield and its components by the two-tester topcross method. *Sov Genet.* 15: 1359-1364.
- Douches DS, Maas D, Jastrzebski K y Chase RW. 1996. Assessment of potato breeding progress in the USA over the last century. *Crop Sci.* 36: 1544-1552.
- Doyle E. 1797. Tratado sobre el cultivo, uso y utilidades de las patatas o papas. Imp. D. Josef Collado, Madrid, España. 240 p.
- Drake F. 1628. The World Encompassed. Hakluyt Society, Londres, RU.
- Ducreux LJM, Morris WL, Hedley PE, Shepherd T, Davies HV, Millam S y Taylor MA. 2005. Metabolic engineering of high carotenoid potato tubers containing enhanced levels of β -carotene and lutein. *J Exp Bot.* 56: 81-89.
-

- Dudley JW y Moll RH. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. *Crop Sci.* 9: 257–262.
- Dugo G, La Pera L, Lo Turco V, Giuffrida D y Restuccio S. 2004. Determination of copper, zinc, selenium, lead and cadmium in potatoes (*Solanum tuberosum* L.) using potentiometric stripping methods. *Food Addit Contam.* 7: 649-657.
- Dunal MF. 1852. *Solanum*. En: De Candolle AP. (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* Masson V, París, Francia, 13: 1–690.
- Dunnet JM. 1960. Inheritance to resistance to potato root ellworm in a breeding line stemming from *S. multidissectum* Hawkes. Report of the Scottish Plant Breeding Station 1960: 39-46.
- ECPD. 2016. The European Cultivated Potato Database. URL: <https://www.europotato.org/>
- EFSA. 2006. Tolerable Upper Intake Levels for Vitamins and Minerals. Scientific Committee on Food y Scientific Panel on Dietetic Products, Nutrition and Allergies, EFSA, Bruselas, Bélgica. 68 p.
- EFSA. 2013. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for vitamin C. EFSA, Parma, Italia, 68 p.
- EFSA. 2014. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for Zinc. *EFSA J.* 12: 3844-3920.
- EFSA. 2015a. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for Magnesium. *EFSA J.* 13: 4186-4249.
- EFSA. 2015b. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for Iron. *EFSA J.* 13: 4254-4369.
- EFSA. 2016. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for Potassium. *EFSA J.* 14: 4592-4648.
- Ehlenfeldt MK y Hanneman Jr RE. 1988. Genetic control of Endosperm Balance Number (EBN): three additive loci in a threshold-like system. *Theor Appl Genet.* 75: 825-832.
- Ekin Z. 2011. Some analytical quality characteristics for evaluating the utilization and consumption of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Afr J Biotechnol.* 10: 6001- 6010.
- Ellenby C. 1948. Resistance to potato root eelworm. *Nature* 162: 704.
- Ellenby C. 1954. Tuber forming species and varieties of the genus *Solanum* tested for resistance to the potato root ellworm *Heterodera rostochiensis* Wollen weber. *Euphytica* 3: 195-202.
- Ellisseche D. 1999. Aspectos fisiológicos del crecimiento y del desarrollo. En: Mundiprensa (ed.), *La patata*. Madrid, España, pp. 75-129.
- Engel KH. 1964. Methoden der Kartoffelzüchtung unter besonderer Berücksichtigung der Selektionsverfahren auf Leistung. *Züchter.* 34: 235-242.
- Engel FA. 1970. Explorations of the Chilca Canyon, Peru. *Current Anthropol.* 11: 55-58.
- Ensminger A, Ensminger ME y Konlande JE. 1994. *Foods and Nutrition Encyclopedia* (2º ed.). CRC Press. Boca Ratón, FL, EEUU, 1104 p.
- Ereifej KI, Shibli RA, Ajlouni MM y Hussein A. 1998. Mineral contents of whole tubers and selected tissues of ten potato cultivars grown in Jordan. *J Food Sci Technol.* 35: 55-58.
- Erk T, Williamson G, Renouf M, Marmet C, Steiling H, Dionisi F, Barron D, Melcher R y Richling E. 2012. Dose-dependent absorption of chlorogenic acids in the small intestine assessed by coffee consumption in ileostomists. *Mol Nutr Food Res.* 56: 1488-1500.
- Espín JC, García-Conesa MT y Tomás-Barberán FA. 2007. Nutraceuticals: Facts and fiction. *Phytochemistry* 68: 22.24.
- Essati M, Lopez AD, Rodgers A, van der Hoorn S y Murray CJL. 2002. Selected major risk factors and global and regional burden of disease. *Lancet* 360: 1347–1360.
- Estrada NR. 1978. Breeding frost resistant potatoes for the tropical highlands. En: Li PH y Sakai A (eds.), *Plant cold hardness and freezing stress* (Vol. 1), Academic press, Londres, RU, pp. 333-341.
- Estrada N. 2000. *La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa*. PROINPA-CID-CIP, La Paz, Bolivia, 372 p.
- EUSKALMET. 2016. Datos estaciones meteorológicas: Lecturas diarias. EUSKALMET, Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, España. URL: <http://www.euskalmet.euskadi.net/>
- Evers D y Deuber H. 2012. Potato Antioxidant Compounds: Impact of Cultivation Methods and Relevance for Diet and Health. En: Bouayed J (ed.), *Nutrition, Well-Being and Health*. InTech, Rijeka, Croacia, 234 p.
- Ewing EE y Struick PC. 1992. Tuber formation in Potato: induction, initiation and growth. *Hortic Rev.* 14: 89-198.
- Ezekiel R, Paul V, Singh B, Peshin A y Shekhawat GS. 2000. Effect of low temperature, desprouting and gibberellic acid treatment on little tuber formation on potatoes during storage. *J Indian Potato Assoc.* 27: 13–23.
- Ezekiel R y Singh B. 2007. Changes in contents of sugars, free amino acids and phenols in four varieties of potato tubers stored at five temperatures for 180 days. *J Food Sci Tech.* 44: 471–477.
-

-
- Ezekiel R, Singh B, Kumar D y Kumar A. 2008a. Effect of growing location on the processing quality of two potato cultivars stored at low temperature. *Indian J Hort.* 65: 52–59.
- Ezekiel R, Singh B y Datta PS. 2008b. Chipping quality of γ -irradiated potatoes of three Indian cultivars stored at 8, 12 and 16 °C. *J Food Sci Tech.* 45: 36–43.
- Ezekiel R, Singh N, Sharma S y Kaur A. 2013. Beneficial phytochemicals in potato – a review. *Food Res Int.* 50: 487-496.
- Fageria NK, Bali Gar VC y Clark RB. 2002. Micronutrients in crop production. *Adv Agron.* 77: 185-268.
- Failla ML, Thakkar SK y Kim JY. 2009. In vitro bioaccessibility of beta-carotene in orange fleshed sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.). *J Agric Food Chem.* 57: 10922-10927.
- Fairweather-Tait SJ. 1983. Studies on the availability of iron in potatoes. *Brit J Nutr.* 50: 15–23.
- Falconer FS y Mackay TFC. 1996. Introduction to quantitative genetics (2^a ed.). Longman Group Ltd., Edinburgo, RU, 464 p.
- Falk J y Munné-Bosch S. 2010. Tocochromanol functions in plants: antioxidation and beyond. *J Exp Bot.* 61: 1549-1566.
- Faller ALK y Fialho E. 2009. The antioxidant capacity and polyphenol content of organic and conventional retail vegetables after domestic cooking. *Food Res Int.* 42: 210-215.
- FAO. 2008. Nueva luz sobre un tesoro enterrado. Año Internacional de la Papa. FAO, Roma, Italia, 148 p.
- FAO. 2010. The Second Report on the State of the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. FAO, Roma, Italia.
- FAO. 2012. FAOSTAT database. Roma, Italia. URL: <http://faostat.fao.org>
- FAO. 2016. FAOSTAT database collections. FAO, Roma, Italia. URL: <http://faostat3.fao.org>
- Farah A, Monteiro M, Donangelo CM y Lafay S. 2008. Chlorogenic acids from green coffee extract are highly bioavailable in humans. *J Nutr.* 138: 2309-2315.
- Faria PA, Fernandes I, Mateus N y Calhau C. 2013. Bioavailability of anthocyanins. En: Ramawat KG y Mérillon JM (eds.), Natural products. Springer, Berlin-Heidelberg, Alemania, pp. 2465-2487.
- Farrell TL, Ellam SL, Forrelli T y Williamson G. 2013. Attenuation of glucose transport across Caco-2 cell monolayers by a polyphenol-rich herbal extract: interactions with SGLT1 and GLUT2 transporters. *BioFactors Oxf Engl.* 39: 448--456.
- Farshadfar E. 2008. Incorporation of AMMI Stability Value and grain yield in a single non-parametric index (GSI) in bread wheat. *Pak J Bio Sci.* 11: 1791-1796.
- Faulks RM y Griffiths NM. 1983. Influence of variety, site and storage on physical, sensory and compositional aspects of mashed potato. *J Sci Food Agric.* 34: 979-986.
- Felcher KJ y Douches D. 2012. Marker-Assisted Selection for PVY Resistance in Potato. Plant Breeding and Genomics. URL: <http://articles.extension.org/pages/32468/marker-assisted-selection-for-pvy-resistance-in-potato>
- Fernandes G, Velangi A y Wolever TMS. 2005. Glycemic index of potatoes commonly consumed in North America. *J Am Diet Assoc.* 105: 557-562.
- Fernandes-Santos CA y Simon PW. 2006. Heritabilities and minimum gene number estimates of carrot carotenoids. *Euphytica* 151: 79-86.
- Fernandez-Orozco R, Gallardo-Guerrero L y Hornero-Méndez D. 2013. Carotenoid profiling in tubers of different potato (*Solanum* sp.) cultivars: accumulation of carotenoids mediated by xanthophyll esterification. *Food Chem.* 141: 2864–2872.
- Fillion L y Henry CJK. 1998. Nutrient losses and gains during frying: a review. *Int J Food Sci Nutr.* 49:157-168.
- Finkers-Tomczak A, Bakker E, de Boer J, van der Vossen E, Achenbach U, Golas T, Suryaningrat S, Smant G, Bakker J y Goverse A. 2011. Comparative sequence analysis of the potato cyst nematode resistance locus *H1* reveals a major lack of co-linearity between three haplotypes in potato (*Solanum tuberosum* ssp.) *Theor Appl Genet.* 122: 595-608.
- Finotti E, Bertone A y Vivanti V. 2006. Balance between nutrients and anti-nutrients in nine Italian potato cultivars. *Food Chem.* 99: 698–701.
- Fisher RA. 1935. The Design of Experiments. Oliver & Boyd, Edimburgo, RU. 139 p.
- Flanders KL, Hawkes JG, Radcliffe EB y Lauer FI. 1992. Insect resistance in potatoes: sources, evolutionary relationships, morphological and chemical defenses, and ecogeographical associations. *Euphytica* 61: 83-111.
- Flis B, Hennig J, Strzelczyk-Zyta D, Gebhardt C y Marczewski W. 2005. The *Ry-fsto* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122₇₁₈ in PVY resistant potato cultivars. *Mol Breed.* 15: 95-101.
-

-
- Floegel A, Kim DO, Chung SJ, Koo SI y Chun OK. 2011. Comparison of ABTS/DPPH assays to measure antioxidant capacity in popular antioxidant-rich US foods. *J Food Compos Anal.* 24: 1043-1048.
- Fock I, Collonnier C, Purwito A, Luisetti J, Souvannavong V, Vedel F, Servaes A, Ambroise A, Kodja H, Ducreux G y Sihachaki D. 2000. Resistance to bacterial wilt in somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja*. *Plant Sci.* 160: 165-176.
- Fock I, Collonnier C, Luisetti J, Purwito A, Souvannavong V, Vedel F, Servaes A, Ambroise A, Kodja H, Ducreux G y Sihachaki D. 2001. Use of *Solanum stenotomum* for introduction of resistance to bacterial wilt in somatic hybrids of potato. *Plant Physiol Biochem.* 39: 899-908.
- Fong SF y Redshaw ES. 1973. A simple device for the determination of potato tuber specific gravity. *Am Potato J.* 50: 254-256.
- Forbes-Hernández TY, Giampieri F, Gasparri M, Mazzoni L, Quiles JL, Alvarez-Suarez JM y Battino M. 2014. The effects of bioactive compounds from plant foods on mitochondrial function: a focus on apoptotic mechanisms. *Food Chem Toxicol.* 68: 154-162.
- Foster-Powell K, Holt SH y Brand-Miller JC. 2002. International table of glycemic index and glycemic load values: 2002. *Am J Clin Nutr.* 76: 5-56.
- Fox J y Weisberg S. 2011. An R Companion to Applied Regression (2ª ed). Thousand Oaks, CA, EEUU. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Francis FJ. 1989. Food colorants: Anthocyanins. *Crit Rev Food Sci Nutr.* 28: 273-314.
- Frankel R y Galun E. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. En: Grossman M, Linskens HF, Maliga P y Riley R (eds.), Monographs on Theoretical and Applied Genetics, Springer-Verlag, Berlín, Alemania, 281 p.
- Friedman M. 1997. Chemistry, biochemistry, and dietary role of potato polyphenols. A review. *J Agric Food Chem.* 45: 1523–1540.
- Friedman M y McDonald GM. 1997. Potato glycoalkaloids: chemistry, analysis, safety, and plant physiology. *Crit Rev Plant Sci.* 16: 55-132.
- Friedman M, Fitch TE, Levin CE y Yokoyama WH. 2000. Feeding tomatoes to hamster reduces their plasma low-density lipoprotein cholesterol and triglycerides. *J Food Sci.* 65: 897-900.
- Friedman M. 2006. Potato glycoalkaloids and metabolites: roles in the plant and in the diet. *J Agric Food Chem.* 54: 8655-8681.
- Friedman M, McQuistan T, Hendricks JD, Pereira C y Bailey GS. 2007. Protective effect of dietary tomatine against dibenzo[a,1]pyrene (DBP)-induced liver and stomach tumors in rainbow trout. *Mol Nutr Food Res.* 51: 1485-1491.
- Friedman M y Carol EL. 2009. Análisis and biological activities of potato glycoalkaloids. En: Singh J y Kaur L (eds.). Advances in Potato Chemistry and Technology. Academic Press, EEUU. pp. 127-161.
- Frossard E, Bucher E, Machler E, Mozafar A y Hurrell R. 2000. Potential for increasing the content and bioavailability of Fe, Zn and Ca in the plants for human nutrition. *J Sci Food Agric.* 80: 861–879.
- Fulladoisa AC, Navarro FM, Kota R, Severson K, Palta JP y Charkowski AO. 2015. Application of Marker Assisted Selection for *Potato Virus Y* Resistance in the University of Wisconsin Potato Breeding Program. *Am J Potato Res.* 92: 444-450.
- Fuller JM y Howard HW. 1974. Breeding for resistance to the white potato cyst nematode *Heterodera pallida*. *Ann Appl Biol.* 77: 121-128.
- Furrer AN, Chegeni M y Ferruzzi MG. 2016. Impact of Potato Processing on Nutrients, Phytochemicals and Human Health. *Crit Rev Food Sci Nutr.* doi: 10.1080/10408398.2016.1139542.
- Gahlawat P y Sehgal S. 1998. Protein and starch digestibilities and mineral availability of products developed from potato, soy and corn flour. *Plant Foods Hum Nutr Dordr Neth.* 52: 151-160.
- Galek R, Rurek M, De Jong W, Pietkiewicz G, Augustyniak H y Sawicka-Sienkiewicz E. 2011. Application of DNA markers linked to the potato *H1* gene conferring resistance to pathotypes Ro1 of *Globodera rostochiensis*. *J Appl Genet.* 52: 407-411.
- Galliard T. 1973. Lipids of potato tubers. 1. Lipid and fatty acid composition of tubers from different varieties of potato. *J Sci Food Agric.* 24: 617--622.
- Gálvez R y Brown C.R. 1980. Inheritance of extreme resistance to PVY derived from *Solanum tuberosum* spp. *andigena*. *Am Potato J.* 57: 476-477.
- Gandolfi-Benites FR y Pereira-Pinto CAB. 2011. Genetic gains for heat tolerance in potato in three cycles of recurrent selection. *Crop Breed Appl Biotech.* 11: 133-140.
- Garrett DA, Failla M y Sarama R. 2000. Estimation of carotenoid bioavailability from fresh stir-fried vegetables using an *in vitro* digestion/Caco-2 cell culture model. *J Nutr Biochem.* 11: 574-580
-

-
- Gaur PC, Gopal J y Rana MS. 1983. Combining ability for yield and its components and tuber dry matter in potato. *Indian J Agr Sci*. 53: 876–879.
- Gaur PC, Gopal J y Rana MS. 1985. Combining ability performance of recently developed potato hybrids. *J Indian Potato Assoc*. 12: 195-198.
- Gaur PC y Pandey SK. 2000. Potato improvement in sub-tropics. En: Khurana SMP, Shekhawat GS, Singh BP y Pandey SK (eds.), *Potato, Global Research & Development*, Indian Potato Association, Shimla, India. pp. 52-63.
- Gavrilenko T, Antonova O, Ovchinnikova A, Novikova L, Krylova E, Mironenko N, Pendinen G, Islamshina A, Shvachko N, Kiru S, Kostina L, Afanasenko O y Spooner D. 2010. A microsatellite and morphological assessment of the Russian National cultivated potato collection. *Gen Res Crop Evol*. 57: 1151–1164.
- Gebhardt C, Ritter E, Debener T, Schnachtschabel U, Walkemeier B, Uhrig H y Salamini F. 1989. RFLP analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum*. *Theor Appl Genet*. 78: 65-75.
- Gebhardt C, Mugniery D, Ritter E, Salamini F y Bonnel E. 1993. Identification of RFLP markers closely linked to the *H1* gene conferring resistance to *Globodera rostochiensis* in potato. *Theor Appl Genet*. 85: 541–544.
- Gebhardt C y Valkonen JPT. 2001. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annu Rev Phytopathol*. 39: 79-102.
- Gebhardt C, Bellin D, Henselewski H, Lehmann W, Schwarzfischer J y Valkonen JPT. 2006. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. *Theor Appl Genet*. 112: 1458-1464.
- Gebhardt C. 2011. Population Genetics and Association Mapping. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), *Genetics, Genomics and Breeding of Potato*. CRC Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 133-152.
- Gebhardt C. 2013. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. *Trends Genet*. 29: 248-256.
- Geiringer H. 1948. Contribution to the heredity theory of multivalents. *J Math Phys*. 1: 246-278.
- Geiringer H. 1949. Chromatid segregation of tetraploids and hexaploids. *Genetics* 34: 665-684.
- Genet RA. 1985. *Potato Agronomy: An Overview*. Potato Growing: A Changing Scene. Lincoln, RU, 9 p.
- Gerard J. 1579. *The Herball or Generall Historic of Plantes*. John Norton, Londres, RU.
- Gerard J. 1596. *Catalogus Arborum, Fruticum ac Plantarum tam indigenarium quam exoticarum in horto J. Gerardi nascentium*, Londres, RU.
- Ghislain M, Zhang D, Fajardo D, Huamán Z y Hijmans RJ. 1999. Marker-assisted sampling of the cultivated Andean potato *Solanum phureja* collection using RAPD markers. *Gen Res Crop Evol*. 46: 547–555.
- Ghislain M, Rodríguez F, Villamón F, Núñez J, Waugh R y Bonierbale M. 2000. Establishment of Microsatellite Assays for Potato Genetic Identification. CIP Report, pp.167-174.
- Ghislain M, Spooner DM, Rodríguez F, Villamón F, Núñez J, Vásquez C, Waugh R y Bonierbale M. 2004. Selection of highly informative and user-friendly microsatellites (SSRs) for genotyping of cultivated potato. *Theor Appl Genet*. 108: 881–890.
- Gibson RS. 1994. Zinc nutrition in developing countries. *Nutr Res Rev*. 7: 141–173.
- Gibson RS. 2006. Zinc: the missing link in combating micronutrient malnutrition in developing countries. *Proc Nutr Soc*. 65: 51–60.
- Giusti MM y Wrolstad RE. 1996. Radish anthocyanin extract as a natural red colorant for maraschino cherries. *J Food Sci*. 61: 688–694.
- Giusti MM y Wrolstad RE. 2001. Current protocols in food analytical chemistry. En: *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, I. John Wiley and Sons, Chichester, pp. F1.2.1.–F1.2.13.
- Giusti MM y Wrolstad RE. 2003. Acylated anthocyanins from edible sources and their applications in food systems. *Biochem Eng J*. 14: 217-225.
- Giusti MM, Polit MF, Ayvaz H, Tay D y Manrique I. 2014. Characterization and Quantitation of Anthocyanins and Other Phenolics in Native Andean Potatoes. *J Agric Food Chem*. 62: 4408-4416.
- Glendinning DR. 1975. Neotuberosum: new potato breeding material. 1. The origin, composition, and development of the *Tuberosum* and *Neo-Tuberosum* gene pools. *Potato Res*. 18: 256–261.
- Glendinning DR. 1983. Potato introductions and breeding up to the early 20th century. *New Phytol*. 94: 479–505.
- Golaszewska B y Zalewski S. 2001. Optimisation of potato quality in culinary process. *Pol J Food Nutr Sci*. 10: 59-63.
-

- Goltz SR y Ferruzzi MG. 2013. Carotenoid bioavailability: Influence of dietary lipid and fiber. En: Tanumihardjo SA (ed.), Carotenoids and human health. Humana Press, pp. 111--128.
- Gómez R. 2000. Guía para las caracterizaciones morfológicas básicas en colecciones de papa. CIP, Lima, Perú, 27 p.
- Gomez-Pablos C y Rios D. 2006. Cocinando con papas antiguas de Tenerife. Tenerife, España.
- Gopal J. 1992. Early generation selection for agronomic characters in a potato breeding programme. *Theor Appl Genet.* 84: 709-713.
- Gopal J y Minocha J. 1997. Effectiveness of selection at microtuber crop level in potato. *Plant Breed.* 116: 293-95.
- Gopal J. 1998a. Identification of superior parents and crosses in potato breeding programmes. *Theor Appl Genet.* 96: 287-293.
- Gopal J. 1998b. General combining ability and its repeatability in early generations of potato breeding programmes. *Potato Res.* 41: 21-28.
- Gopal J. 2001. Between and within variation and family selection in potato breeding programmes. *J Genet Breed.* 36: 201-208.
- Gopal J, Kumar V, Pandey SK, Kumar R, Pande PC y Singh SV. 2007. Morphological descriptors for dus testing of potato varieties. *Potato J.* 34: 59-60.
- Gopal J, Kumar V y Luthra SK. 2008. Top-cross vs. poly-cross as alternative to test-cross for estimating the general combining ability in potato. *Plant Breed.* 127: 441-445.
- Gorbatenko LE. 1989. Systematic conspectus of section *Petota* Dumort. of the genus *Solanum* L. in South America (en Ruso). *Trudy Prikl Bot.* 126: 92-108.
- Görg R, Schachtschabel U, Ritter E, Salamini F y Gebhardt C. 1992. Discrimination among 136 tetraploid potato varieties by fingerprints using highly polymorphic DNA markers. *Crop Sci.* 32: 815-819.
- Goss EM, Tabima JF, Cooke DEL, Restrepo S, Fry WE, Forbes GA, Fieland VJ, Cardenas M y Grünwald N.J. 2014. The Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans* originated in central Mexico rather than the Andes. *Proc Nat Acad Sci USA.* 111: 8791-8796.
- Gottschalk K y Ezekiel R. 2006. Storage. En: Gopal J y Khurana SMP (eds.), Handbook of potato production, improvement, and postharvest management. FP Press, Nueva York, NY, EEUU, p. 514.
- Gould WA. 1999. Potato Production, Processing and Technology. CTI Pub., MD, EEUU. 259 p.
- Goyer A y Navarre DA. 2007. Determination of folate concentrations in diverse potato germplasm using a trienzyme extraction and a microbiological assay. *J Agric Food Chem.* 55: 3523-3528.
- Goyer A y Navarre DA. 2009. Vitamin B9 is higher in developmentally younger potato tubers. *J Sci Food Agric.* 89: 579-583.
- Grace S. 2005. Phenolics as antioxidants. En: Smirnoff N. (ed.), Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants. Blackwell Pub., Oxford, RU, pp. 141-168.
- Granado R, Olmedilla B, Blanco I y Rojas-Hidalgo E. 1996. Major fruit and vegetable contributors to the main serum carotenoids in the Spanish diet. *Eur J Clin Nutr.* 50: 246-250.
- Grant V. 1971. Polyploidy. En: Grant V. Plant Speciation. Univ. de Columbia, Nueva York, pp. 283-353.
- Grassert V, Vogel J y Bartel W. 1984. Einfluss der sorte und einiger umwelfaktoren auf die neigung von kartoffelknollen zur zuckerbildung während einer mehrmonatigen lagerung bei 4° C. *Potato Res.* 27: 365-372.
- Gravouille JM y Gehanne N. 1990. Etude comparative de variétés destinées á la transformation en chips. En: La Pomme de Terre Française 460: 205-210.
- Greenway GA, Guenther JF, Makus LD y Pavek MJ. 2010. Fresh potato and meat preferences by U.S. region. *J Food Dist Res.* 41: 12-25.
- Gregory P. 1984. Glycoalkaloid composition of potatoes: diversity and biological implication. *Am Potato J.* 61: 115-122.
- Griffiths W, Dale F, Morris W y Ramsay G. 2007. Effects of season and postharvest storage on the carotenoid content of *Solanum phureja* potato tubers. *J Agric Food Chem.* 55: 379-385.
- Grosso G, Bei R, Mistretta A, Marventano S, Calabrese G, Masuelli L, Giganti MG, Modesti A, Galvano F y Gazzolo D. 2013. Effects of vitamin C on health: A review of evidence. *Frontiers Biosci.* 18: 1017-1029.
- Grun P, Aubertin M y Radlow A. 1962. Multiple differentiation of plasmons of diploid species of *Solanum*. *Genetics* 47: 1321-1333.
- Grun P. 1970. cytoplasmic sterilities that separate the cultivated potato from its putative diploid ancestors. *Evolution* 24: 750-758.
- Grun P. 1990. The evolution of the cultivated potatoes. *Econ Bot.* 44: 39-55.
-

-
- Grüneberg WJ, Manrique K, Zhang D y Hermann M. 2005. Genotype x environment interactions for a diverse set of sweetpotato clones evaluated across varying ecogeographic conditions in Peru. *Crop Sci.* 451: 2160-2171.
- Grünwald NJ y Flier WG. 2005. The biology of *Phytophthora infestans* at its center of origin. *Ann Rev Phytopathol.* 43: 171–90.
- Grzebisz W. 2011 Magnesium - Food and human health. *J Elem.* 16: 299-323.
- Gubarev MI, Enioutina EY, Taylor JL, Visic DM y Daynes RA. 1998. Plant-derived glycoalkaloids protect mice against lethal infection with *Salmonella typhimurium*. *Phytother Res.* 12: 79-88.
- Haase NU. 2007. The canon of potato science: 48. Maillard Reaction. *Potato Res.* 50: 407-409.
- Habeebullah SFK, Grejsen HD y Jacobsen C. 2012. Potato peel extract as a natural antioxidant in chilled storage of minced horse mackerel (*Trachurus trachurus*): Effect on lipid and protein oxidation. *Food Chem.* 131: 843–851.
- Häkkinen S, Heinonen M, Kärenlampi S, Mykkänen H, Ruuskanen J y Törrönen R. 1999. Screening of selected flavonoids and phenolic acids in 19 berries. *Food Res Int.* 32: 345-353.
- Haldane JBS. 1930. Theoretical genetics of autopolyploids. *J Genet.* 22: 349-372.
- Hale AL, Reddivari L, Nzaramba MN, Bamberg JB y Miller JC Jr. 2008. Interspecific variability for antioxidant activity and phenolic content among *Solanum* species. *Am J Potato Res.* 85: 332–341.
- Hallauer AR, Carena MJ y Filho JBM. 2010. Quantitative genetics in maize breeding. (6^o ed.). Springer, Ames, IA, EEUU, 663 p.
- Halpern BP. 2000. Glutamate and the flavor of foods. *J Nutr.* 130: 910s-914s.
- Halton TL, Willett WC, Liu S, Manson JE, Stampfer MJ y Hu FB. 2006. Potato and french fry consumption and risk of type 2 diabetes in women. *Am J Clin Nutr.* 83: 284-290.
- Hämäläinen JH, Watanabe KN, Valkonen JPT, Arihata A, Plaisted RL, Pehu E, Miller L y Slack SA. 1997. Mapping and marker-assisted selection for a gene for extreme resistance to potato virus Y. *Theor Appl Genet.* 94: 192-197.
- Hamster W y Hills U. 2003. World catalogue of potato varieties. Agrimedia GmbH, Bergen, Alemania, 248 p.
- Hamilton E. 1934. American treasure and the price revolution in Spain, 1501–1650. Univ. de Harvard, Cambridge, MA, EEUU.
- Hamouz K, Lachman J, Dvorák P, Jůzl M y Pivec V. 2006. The effect of site conditions, variety and fertilization on the content of polyphenols in potato tubers. *Plant Soil Environ.* 52: 407–412.
- Hamouz K, Lachman J, Hejtmánková K, Pazderů K, Čížek M y Dvořák P. 2010. Effect of natural and growing conditions on the content of phenolics in potatoes with different flesh colour. *Plant Soil Environ.* 56: 368–374.
- Hamouz K, Lachman J, Pazderů K, Tomášek J, Hejtmánková K y Pivec V. 2011. Differences in anthocyanin content and antioxidant activity of potato tubers with different flesh colour. *Plant Soil Environ.* 57: 478-485.
- Hamouz K, Lachman J, Pazderů K, Hejtmánková K, Cimr J, Musilová J, Pivec V, Orsák M y Svobodová A. 2013. Effect of cultivar, location and method of cultivation on the content of chlorogenic acid in potatoes with different flesh colour. *Plant Soil Environ.* 59: 465–471.
- Han J, Kozukue N, Young K, Lee K and Friedman M. 2004. Distribution of ascorbic acid in potato tubers and in home-processed and commercial potato foods. *J Agric Food Chem.* 52:6516–6521.
- Han KH, Matsumoto A, Shimada K, Sekikawa M y Fukushima M. 2007a. Effects of Anthocyanin-Rich Purple Potato Flakes on Antioxidant Status in F344 Rats Fed a Cholesterol-Rich Diet. *Brit J Nutr.* 98: 914–921.
- Han KH, Shimada KI, Sekikawa M y Fukushima M. 2007b. Anthocyanin-Rich Red Potato Flakes Affect Serum Lipid Peroxidation and Hepatic SOD mRNA Level in Rats. *Biosci Biotechnol Biochem.* 71: 1356-1359.
- Han KH, Hayashi N, Hashimoto N, Shimada K, Sekikawa M, Noda T y Fukushima M. 2008. Feeding potato flakes affects cecal short-chain fatty acids, microflora and fecal bile acids in rats. *Ann Nutr Metab.* 52: 1-7.
- Hane DC y Hamm PB. 1999. Effects of seedborne potato virus Y infection in two potato cultivars expressing mild disease symptoms. *Plant Dis.* 83: 43-45.
- Hanhineva K, Törrönen R, Bondia-Pons I, Pekkinen J, Kolehmainen M, Mykkänen H y Poutanen K. 2010. Impact of dietary polyphenols on carbohydrate metabolism. *Int J Mol Sci.* 11: 1365-1402.
- Hanneman RE. 1989. The Potato germplasm resource. *Am Potato J.* 66: 655–667.
-

-
- Harada K, Kano M, Takayanagi T, Yamakawa O y Ishikawa F. 2004. Absorption of acylated anthocyanins in rats and humans after ingesting an extract of *Ipomoea batatas* purple sweet potato tuber. *Biosci Biotechnol Biochem.* 68: 1500--1507.
- Harlan JR y de Wet MJM. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon.* 20: 509-517.
- Harris RE, Davies HT y Cannon HB. 1967. Selection of clonal potato seedlings at three widely separated locations. *Am Potato J.* 44: 24-29.
- Harris PM. 1978. The potato crop. Chapman & Hall, Londres, RU, 730 p.
- Hartley HO. 1952. The use of range in analysis of variance. *Biometrika* 37: 271-280.
- Hatier JHB y Gould KS. 2009. Anthocyanin Function in Vegetative Organs. En: Gould K, Davies KM y Winefield C (eds.), Anthocyanins. Biosynthesis, Functions, and Applications. Springer-Verlag, Nueva York, NY, EEUU, pp. 1-18.
- Hatzis CM, Bertsiadis GK, Linardakis M, Scott JM y Kafatos AG. 2006. Dietary and other lifestyle correlates of serum folate concentrations in a healthy adult population in Crete, Greece: a cross-sectional study. *Nutr J.* 5: 5.
- Hauben L, Moore ERB, Vauterin L, Steenackers M, Mergaert J, Verdonck C y Swings J. 1998. Phylogenetic position of phytopathogens within the *Enterobacteriaceae*. *Syst Appl Microbiol.* 21: 384-397.
- Haverkort AJ, Boonekamp PM, Hutten R, Jacobsen E, Lotz LAP, Kessel GJT, Visser RGF y van der Vossen EAG. 2008. Societal costs of late blight in potato and prospects of durable resistance through cisgenic modification. *Potato Res.* 51: 47-57.
- Haverkort AJ, Struik PC, Visser RG y Jacobsen E. 2009. Applied biotechnology to combat late blight in potato caused by *Phytophthora infestans*. *Potato Res.* 52: 249-264.
- Hawkes JG. 1941. Potato Collecting Expeditions in Mexico and South America. Bulletin of the Imperial Bureau of Plant Breeding and Genetics. School of Agriculture, Cambridge, RU.
- Hawkes JG. 1958. Significance of wild species and primitive forms for potato breeding. *Euphytica* 7: 257-270.
- Hawkes JG. 1962. The origin of *Solanum juzepczukii* Buk. and *S. curtilobum* Juz. & Buk. *Z Pflanzenzüch.* 47: 1-14.
- Hawkes JG. 1979a. Evolution and polyploidy in potato species. En: Hawkes JG (eds.), The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. *Linn Soc Symp Ser.* 7: 637-646.
- Hawkes JG. 1979b. Genetic poverty of the potato in Europe. En: Zeven AZ y van Harten AM (eds.) Broadening the genetic base of crops. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Holanda, pp. 19-27.
- Hawkes JG. 1990. The Potato: Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. Belhaven, Londres, RU.
- Hawkes JG y Francisco-Ortega J. 1992. The potato in Spain during the late 16th century. *Econ Bot.* 46: 86-97.
- Hawkes JG y Francisco-Ortega J. 1993. The early history of the potato in Europe. *Euphytica* 70: 1-7.
- Hawkes JG. 1994. Origins of cultivated potatoes and species relationships. En: Potato Genetics. Bradshaw JE y Mackay GR (Eds). CAB International, Oxford, RU, pp. 3-42.
- Hawkes JG y Hjerting JP. 1969. The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay: a biosystematic study. Oxford University Press, Oxford, RU.
- Hayes RJ y Thill CA. 2002. Selection for cold chipping genotypes from three early generations in a potato breeding program. *Euphytica* 128: 353-362.
- Haynes FL. 1980. Progress and Future Plans for the Use of *Phureja-Stenotomum* Populations. Utilization of the Genetic Resources of the Potato III, CIP, Lima, Perú. pp. 80-88.
- Haynes KG, Haynes FL y Henderson WR. 1989. Heritability of Specific Gravity of Diploid Potato under High Temperature Growing Conditions. *Crop Sci.* 29: 622-625.
- Haynes KG. 1990. Covariances between diploid parent and tetraploid offspring in tetraploid - diploid crosses of *Solanum tuberosum* L. *J Hered.* 81: 208-210.
- Haynes KG y Douches DS. 1993. Estimation of the coefficient of double reduction in the cultivated tetraploid potato. *Theor Appl Genet.* 85: 857-862.
- Haynes KG, Sieczka JB, Henninger MR y Fleck DL. 1996. Clone x environment interactions for yellow-flesh intensity in tetraploid potatoes. *J Amer Soc Hort Sci.* 121: 175-177.
- Haynes KG. 2000. Inheritance of yellow-flesh intensity in diploid potatoes. *J Am Soc Hort Sci.* 125: 63-65.
- Haynes KG. 2001. Variance components for yield and specific gravity in a diploid potato population after two cycles of recurrent selection. *Am J Potato Res.* 78: 69.
- Haynes KG y Christ BJ. 2006. Recurrent maternal half-sib selection improves resistance to foliar late blight in a diploid hybrid *Solanum phureja-Solanum stenotomum* population. *Am J Potato Res.* 83: 181-188.
-

-
- Haynes KG, Clevidence BA, Rao DD y Vinyard BT. 2009a. Stability of potato tuber carotenoid content in storage. *Am J Potato Res.* 86: 146.
- Haynes KG, Christ BJ, Burkhart CR y Vinyard BT. 2009b. Heritability of Resistance to Common Scab in Diploid Potatoes. *Am J Potato Res.* 86: 165-170.
- Haynes K, Clevidence BA, Rao D, Vinyard BT y White JM. 2010. Genotype x Environment Interactions for Potato Tuber Carotenoid Content. *J Amer Soc Hort Sci.* 135: 250–258.
- Haynes KG, Yencho GC, Clough ME, Henninger MR y Sterrett SB. 2012. Genetic variation for potato tuber micronutrient content and implications for biofortification of potatoes to reduce micronutrient malnutrition. *Am J Potato Res.* 89: 192-198.
- Hawkes JG y Hjerting JP. 1989. The Potatoes of Bolivia: Their Breeding value and Evolutional Relationships. Universidad de Oxford, Oxford, RU, 504 p.
- Hermesen JGT y Verdenius. 1973. Selection from *S. tuberosum* group phureja of genotypes combining high-frequency haploid induction with homozygosity for embryo-spot. *Euphytica* 22: 244-259.
- Hermundstad SA y Peloquin SJ. 1985. Germplasm enhancement with potato hybrids. *J Hered.* 76: 463–467.
- Herriot AB y Haynes FL. 1984. The heritability of resistance to early blight disease in diploid potato (*S. tuberosum* subsp. *phureja* y *stenotomum*). *Am Potato J.* 61: 524 (abst.).
- Hidalgo OA y Echandi E. 1982. Evaluation of potato clones for resistance to tuber and stem rot induced by *Erwinia chrysanthemi*. *Am Potato J.* 59: 585-592.
- Hijmans RJ y Spooner DM. 2001. Geographic distribution of wild potato species. *Am J Bot.* 88: 2101–2112.
- Hijmans RJ, Spooner DM, Salas AR, Guarino L y de la Cruz J. 2002. Atlas of Wild Potato. Systematic and ecogeographic studies on crop gene pools. IPGRI, Roma, Italia, 130 p.
- Hijmans RJ, Gavrilenko T, Stephenson S, Bamberg J, Salas A y Spooner DM. 2007. Geographical and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*). *Glob Ecol Biogeogr.* 16: 485-195.
- Hijmans JR, Jacobs M, Bamberg JB y Spooner DM. 2003. Frost tolerance in wild potato species: assessing the predictivity of taxonomic, geographic and ecologic factors. *Euphytica* 130: 47–59.
- Hill J, Becker HC y Tigerstedt PMA. 1998. Quantitative and ecological aspects of plant breeding. Springer Holanda, Dordrecht, Holanda, 267 p.
- Hils U y Pieterse L. 2007. World Catalogue of Potato Varieties 2007. Agrimedia GmbH, Clenze, Alemania.
- Hillis DM y Bull JJ. 1993 An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Syst Biol.* 42: 182-192.
- Hirschi KD. 2009. Nutrient biofortification of food crops. *Annu Rev Nutr.* 29: 401- 421.
- Hoff JE, Jones CM, Wilcox GE y Castro MD. 1971. The effect of nitrogen fertilization on the composition of free amino acid pool of potato tubers. *Am Potato J.* 48: 390-394.
- Holland JB, Nyquist WE y Cervantes-Martínez CT. 2003. Estimating and Interpreting Heritability for Plant Breeding: An Update. *Plant Breed Rev.* 22: 9-112.
- Hooker WJ. 1980. Compendio de enfermedades de la patata. CIP, Lima, Peru. 166 p.
- Hoover R. 2001. Composition, molecular structure, and physicochemical properties of tuber and root starches: a review. *Carbohydr Polym.* 45: 253-267.
- Horton S, Alderman H y Rivera JA. 2008. The Challenge of Hunger and Malnutrition. Copenhagen Consensus, 40 p.
- Hosaka K, Ogihara Y, Matsubayashi M y Tsunewaki K. 1984. Phylogenetic relationship between the tuberous *Solanum* species as revealed by restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA. *Jpn J Genet.* 59: 349-369.
- Hosaka K. 1986. Who is the mother of the potato? — restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA of cultivated potatoes. *Theor Appl Genet.* 72: 606–618.
- Hosaka K. 1995. Successive domestication and evolution of the Andean potatoes as revealed by chloroplast DNA restriction endonuclease analysis. *Theor Appl Genet.* 90: 356-363.
- Hosaka K. 2003. T-type chloroplast DNA in *Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* was conferred from some populations of *S. tarijense* Hawkes. *Am J Potato Res.* 80: 21-32.
- Hougas RW y Peloquin SJ. 1958. The potential of potato haploids in breeding and genetic research. *Am Potato J.* 35: 701-707.
- Howard HW. 1963. Some potato breeding problems. Annual Report on Plant Breeding 1961-1962. Institute of Cambridge, Cambridge, RU, pp. 5–21.
-

- Howard HW. 1970. The Genetics of the Potato. Logos Press, Londres, RU, 287 p.
- Howard HJ, Cole CS y Fuller JM. 1970. Further sources of resistance to *Heterodera rostochiensis* Woll. in the andigena potato. *Euphytica* 19: 210-216.
- Hu C, Tsao R, Liu R, Sullivan JA y McDonald MR. 2012. Influence of Cultivar and Year on Phytochemical and Antioxidant activity of Potato (*Solanum tuberosum* L.) in Ontario. *Can J Plant Sci.* 92: 485-493.
- Huamán Z, Williams JT, Salhuana W y Vincent L. 1977. Descriptors for the Cultivated Potato and the Maintenance and Distribution of Germplasm Collection. IBPGR, Roma, Italia, 50 p.
- Huamán Z. 1986. Botánica sistemática y morfología de la papa: Boletín 6, CIP, Lima, Perú, 22 p.
- Huamán Z, de Lindo L y Elphinstone JG. 1988. Resistance to blackleg and soft rot and its potential use in breeding. *J French ER.* 66: 357-364.
- Huamán Z. 1994. Descriptores de papa para la caracterización básica de colecciones nacionales. CIP, Lima, Perú, 4 p.
- Huamán Z. 2002. Descriptores morfológicos de la patata (*S. tuberosum* L.). CCBAT, Tenerife, España, 40 p.
- Huamán Z y Spooner DM. 2002. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *Am J Bot.* 89: 947-965.
- Hughes JC y Swain T. 1962. After-cooking blackening in potatoes. II - Core experiments. *J Sci Food Agric.* 13: 229-236.
- Huijsman CA. 1960. Some data on the resistance against the potato root ellworm (*Heterodera rostochiensis* W.) in *S. kurtzianum*. *Euphytica* 9: 185-190.
- Huo T, Ferruzzi MG, Schwartz SJ y Failla ML. 2007. Impact of fatty acyl composition and quantity of triglycerides on bioaccessibility of dietary carotenoids. *J Agric Food Chem.* 55: 8950-8957.
- HZPC. 2016. Colorful Perupas. HZPC, Holanda, Amsterdam. URL: <http://perupas.com/>
- Ieri F, Innocenti M, Andrenelli L, Vecchio V y Mulinacci F. 2011. Rapid HPLC/DAD/MS method to determine phenolic acids, glycoalkaloids and anthocyanins in pigmented potatoes (*Solanum tuberosum* L.) and correlations with variety and geographical origin. *Food Chem.* 125: 750-759.
- Ignat I, Volf I y Popa V. 2011. A critical review of methods for characterisation of polyphenolic compounds in fruits and vegetables. *Food Chem.* 126: 1821-1835.
- Ilin Z, Durovka M y Markovic V. 2002. Effect of irrigation and mineral nutrition on the quality of potato. *Acta Hort.* 579: 625-629.
- Im HW, Suh BS, Lee SU, Kozukue N, Ohnisi-Kameyama M, Levin CE y Friedman M. 2008. Analysis of phenolic compounds by high-performance liquid chromatography and liquid chromatography/mass spectrometry in potato plant flowers, leaves, stems, and tubers and in home-processed potatoes. *J Agric Food Chem.* 56: 3341-3349.
- Iriarte V, Condori B, Parapo D y Acuña D. 2009. Catálogo etnobotánico de papas nativas del altiplano norte de La Paz-Bolivia. PROINPA, Cochabamba, Bolivia.
- Irikura Y. 1989. Bareisho. En: Matsuo T (ed.), Collected data of plant genetic resources 2. Kodansha Scientific, Tokio, Japón, pp. 498-518.
- Iwanaga M, Jatala P, Ortiz R y Guevara E. 1989. Use of FDR 2n pollen to transfer resistance to root-knot nematodes into cultivated 4x potatoes. *J Am Soc Hort Sci.* 114: 1008-1013.
- Iwanaga M, Freyre R y Watanabe K. 1991a. Breaking the crossability barriers between disomic tetraploid *Solanum acaule* and tetrasomic tetraploid *S. tuberosum*. *Euphytica* 52: 183-191.
- Iwanaga M, Ortiz R, Cipar MS y Peloquin SJ. 1991b. A restorer gene for genetic-cytoplasmic male sterility in cultivated potatoes. *Am Potato J.* 68: 19-28.
- Iwanzik W, Tevini M, Stute R y Hubert R. 1983. Carotinoidgehalt und zusammensetzung verschiedencr deutscher kartoffelsorten und deren bedeutung fur die fleischfarbe der knolle. *Potato Res.* 26: 149-162.
- Jacobs JME, van Eck HJ, Horsman K, Arens PFP, Verkerk-Bakker B, Jacobsen E, Pereira A y Stiekema WJ. 1996. Mapping of resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* from the wild potato species *Solanum vernei*. *Mol Breed.* 2: 51-60.
- Jacobsen E y Hutten R. 2006. Stacking of resistance genes in potato by cisgenesis instead of introgression breeding. En: Haase N y Haverkort AJ (eds.), Potato Developments in a Changing Europe. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, Holanda, pp. 46-52.
- Jacobs MM, Vosman B, Vleeshouwers VG, Visser RG, Henken B y van den Berg RG. 2010. A novel approach to locate *Phytophthora infestans* resistance genes on the potato genetic map. *Theor Appl Genet.* 120: 785-796.
-

-
- Jacobs MMJ, Smulders MJM, van den Berg RG y Vosman B. 2011. What's in a name: genetic structure in *Solanum* section *Petota* studied using population-genetic tools. *BMC Evol Biol.* 11: 42.
- Jansen G y Flamme W. 2006. Coloured potatoes (*Solanum tuberosum* L.) – anthocyanin content and tuber quality. *Gen Res Crop Evol.* 53: 1321-1331.
- Jansen M, Hectors K, O'Brien N, Guisez Y y Potters G. 2008. Plant stress and human health; do human consumers benefit from UV-B acclimated crops? *Plant Sci.* 145: 449-458.
- Jansen MAK. 2012. Ultraviolet-B Radiation: From Stressor to Regulatory Signal. En: Shabala S (ed.), *Plant Stress Physiology*. CAB International, Londres, RU, pp. 261-291.
- Jansky S. 2006. Overcoming hybridization barriers in potato. *Plant Breed.* 125: 1–12.
- Jansky S. 2008. Genotypic and environmental contributions to baked potato flavor. *J Sci Food Agric Rev.* 85: 455-465.
- Jansky S. 2009. Breeding, Genetics, and Cultivar Development. En: Singh J y Kaur L (eds.). *Advances in Potato Chemistry and Technology*. Academic Press, EEUU, pp. 27-62.
- Jansky S, Simon R y Spooner DM. 2009. A test of taxonomic predictivity: resistance to the Colorado potato beetle in wild relatives of cultivated potato. *J Econ Entomol.* 102: 422-431.
- Jansky S. 2010a. Breeding for Disease Resistance in Potato. En: Janick J (ed.), *Plant Breeding Reviews*. John Wiley & Sons Inc., Oxford, RU.
- Jansky S. 2010b. Potato Flavor. En: Hui YH (ed.), *Handbook of Fruit and Vegetable Flavors*. John Wiley & Sons Inc., Madison, WI, EEUU, pp. 935-946.
- Jellis GJ y Boulton RE. 1984. Damage and loss caused by potato diseases. En: Wood RKS y Jellis GJ (eds.), *Plant Diseases: Infection, Damage and Loss*. Blackwell Sci.Pub., Oxford, RU, 255-266.
- Jemison JM, Sexton JP y Camire ME. 2008. Factor influencing consumer preference of fresh potato varieties in Maine. *Am J Potato Res.* 85: 140-149.
- Jena KK y Mackill DJ. 2008. Molecular markers and their use in marker-assisted selection in rice. *Crop Sci.* 48: 1266–1276.
- Jenkins DJ, Wolever TM, Taylor RH, Barker H, Fielden H, Baldwin JM, Bowling A, C, Newman HC, Jenkins AL y Goff DV. 1981. Glycemic index of foods: a physiological basis for carbohydrate exchange. *Am J Clin Nutr.* 34: 362-366.
- Jiménez ME, Rossi AM y Samman NC. 2009. Phenotypic, agronomic and nutritional characteristics of seven varieties of Andean potatoes. *J Food Comp Anal.* 22: 613–616.
- Jin LP, Qu DY, Xie KY, Bian CS y Duan SG. 2004. Potato germplasm, breeding studies in China. En: *Proceedings of the Fifth World Potato Congress*. China Press. Kunming, China, pp.175-178.
- Jing HC, Bayon C, Kanyuka K, Berry S, Wenzl P, Huttner E, Kilian A y Kosack KH. 2009. DARt markers: diversity analyses, genomes comparison, mapping and integration with SSR markers in *Triticum monococcum*. *BMC Genomics* 10: 458.
- Jo KR, Arens M, Kim TY, Jongsma MA, Visser RGF, Jacobsen E y Vossen JH. 2011. Mapping of the *S. demissum* late blight resistance gene *R8* to a new locus on chromosome IX. *Theor Appl Genet.* 123: 1331-1340.
- Johns T, Huamán Z, Ochoa CM y Schmediche PE. 1987. Relationships among wild, weed, and cultivated potatoes in the *Solanum ajanhuiri* complex. *Syst Bot.* 12: 541–552.
- Johnston SA y Hanneman RE. 1980. Support of the endosperm balance number hypothesis utilizing some tuber-bearing *Solanum* species. *Am Potato J.* 57: 7–14.
- Johnston SA, den Nijs TPM., Peloquin SJ Y Hanneman RE Jr. 1980. The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses. *Theor Appl Genet.* 57: 5–9.
- Jung CS, Griffiths HM, De Jong DM, Cheng S, Bodis M y De Jong WS. 2005. The potato P locus codes for flavonoid 3', 5'-hydroxylase. *Theor Appl Genet.* 110: 269–275.
- Juzepczuk SW y Bukasov SM. 1929. A contribution to the question of the origin of the potato. *Tr Vses S"zeda Genet Selei Semen Plemen Zhivot.* 3: 593–611.
- Juzepczuk SW. 1937. New species of the genus *Solanum* L. in the group *Tuberarium* Dun. *Izv Akad Nauk SSSR* 2: 295–331.
- Kanan W, Bijlani RL, Sachdeva U, Mahapatra SC, Shah P y Karmarkar MG. 1998. Glycaemic and insulinaemic responses to natural foods, frozen foods and their laboratory equivalents. *Indian J Physiol Pharmacol.* 42: 81-89.
- Kanatt S, Chander R, Radhakrishna P y Sharma A. 2005. Potato Peel Extract - A Natural Antioxidant for Retarding Lipid Peroxidation in Radiation Processed Lamb Meat. *J Agric Food Chem.* 53: 1499–1504.
-

- Kang MS. 1993. Simultaneous selection for yield and stability: Consequences for growers. *Agron J.* 85: 754-757.
- Kang MS y Robert Mangari. 1995. Stable: A basic program for calculating stability and yield-stability statistics. *Agron J.* 87:276-277.
- Kang MS y Gauch HG. 1996. Genotype-by-environment interaction. CRC Press, Boca Ratón, FL, EEUU, 466 p.
- Karasev AV y Gray SM. 2013. Continuous and Emerging Challenges of Potato Virus Y in Potato. *Ann Rev Phytopathol.* 51: 571-586.
- Kardolus JP, van Eck HJ y van den Berg RG. 1998. The potential of AFLPs in biosystematics: a first application in *Solanum* taxonomy (*Solanaceae*). *Plant Syst Evol.* 210: 87-103.
- Kärenlampi SO y White PJ. 2009. Potato Proteins, Lipids, and Minerals. En: Singh J y Kaur L (eds.) *Advances in Potato Chemistry and Technology*. Academic Press Inc., Oxford, RU, pp. 99-125.
- Kasai K, Morikawa Y, Sorri VA, Valkonen JPT, Gebhardt C y Watanabe KN. 2000. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ry_{adg}* based on a common feature of plant disease resistance genes. *Genome* 43: 1-8.
- Kaspar KL, Park JS, Brown CR, Mathison BD, Navarre DA y Chew BP. 2011. Pigmented potato consumption alters oxidative stress and inflammatory damage in men. *Am Soc Nutr.* 141: 108-111.
- Kawchuk L, Lynch D, Thomas J, Penner B, Sillito D y Kulcsar F. 1996. Characterization of *Solanum tuberosum* simple sequence repeats and application to potato cultivar identification. *Am Potato J.* 73: 325-335.
- Kean EG, Hamaker BR y Ferruzzi MG. 2008. Carotenoid bioaccessibility from whole grain and degermed maize meal products. *J Agric Food Chem.* 56: 9918-9926.
- Keijbets MJH y Ebbenhorst-Seller G. 1990. Loss of vitamin C (L-ascorbic acid) during long-term cold storage of Dutch table potatoes. *Potato Res.* 33: 125-130.
- Keijbets MJH. 2008. Potato processing for the consumer: Developments and future challenges. *Potato Res.* 51: 271-281.
- Keller C, Escher F y Solms J. 1990. Nutrient retention in deep fat frying - case study on chips. *Mitteilungen Aus Dem Geb Leb Hyg.* 81: 68-81.
- Kelley K, Gillen AM, Whitworth JL y Novy RG. 2007. Development of molecular markers for introgression of potato leafroll virus resistance from *S. tuberosum* into cultivated potato, Annual Meeting of the Potato Association of America, Madison, Wisconsin, July 23-27, 2006. *Am J Potato Res.* 84: 97.
- Kenny OM, McCarthy CM, Brunton NP, Hossain MB, Rai DK, Collins SG, Jones PW, Maguire AR y O'Brien NM. 2013. Anti-inflammatory properties of potato glycoalkaloids in stimulated Jurkat and Raw 264.7 mouse macrophages. *Life Sci.* 92: 775-782.
- Keukens EAJ, de Vrije T, Fabrie CHJP, Demel RA, Jongen WMF y de Kruijff B. 1992. Dual specificity of sterol-mediated glycoalkaloid induced membrane disruption. *BBA - Biomembranes* 1110: 127-136.
- Khan MF, Tabassum N, Latif A, Khalid A y Malik M. 2013. Morphological characterization of potato (*Solanum tuberosum* L.) germplasm under rainfed environment. *Afric J Biotech.* 12: 3214-3223.
- Khoshgofartmanesh AH, Schulln R, Chaney RL, Daneshbakhsh B y Afyuni M. 2010. Micronutrient-efficient genotypes for crop yield and nutritional quality in sustainable agriculture - A review. *Agron Sustainable Dev.* 30: 83-107.
- Khosravi-Boroujeni H, Mohammadifard N, Sarrafzadegan N, Sajjadi F, Maghroun M, Khosravi A, Alikhasi H, Rafieian M y Azadbakht L. 2012. Potato consumption and cardiovascular disease risk factors among Iranian population. *Int J Food Sci Nutr.* 63: 913-920.
- Killick RJ y Malcolmson JF. 1973. Inheritance in potatoes of field resistance to late blight (*Phytophthora infestans* Mont de Bary). *Physiol Pl Path.* 3: 121-123.
- Killick RJ. 1977. Genetic analysis of several traits in potato by means of a diallel cross. *Ann Appl Biol.* 86: 279-289
- Kim BK, La Bonte BR, Clark CA y Buteler MI. 1996. Heritability Estimates for Reaction Resistance to Sweetpotato Chlorotic Leaf Distortion Caused by *Fusarium lateritium*. *HortScience.* 31: 433-435.
- Kim JH, Joung H, Kim HY y Lim YP. 1998. Estimation of genetic variation and relationship in potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars using AFLP markers. *Am J Potato Res.* 75: 107-112.
- Kim-Lee H, Moon JS, Hong YJ, Kim MS y Cho HM. 2005. Bacterial wilt resistance in the progeny of the fusion hybrids between haploid of potato and *Solanum commersonii*. *Am J Potato Res.* 82: 129-137.
- Kirkman MA. 2007. Global markets for processed potato products. En: Bradshaw DV, Gebhardt C, Govers F, Mackerron DKL, Taylor MA y Ross HA (eds.), *Potato biology and biotechnology*. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda, pp. 27-44.

-
- Kita A, Bąkowska-Barczak A, Hamouz K, Kulakowska K y Lisińska G. 2013. The effect of frying on anthocyanin stability and antioxidant activity of crisps from red- and purple-fleshed potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *J Food Comp Anal.* 32:169–175.
- Kjeldahl J. 1883. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern: New method for the determination of nitrogen in organic substances. *Zeitschrift für Analytische Chemie* 22: 366-383.
- Knapp SJ, Stroup WW y Ross WM. 1985. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci.* 25: 192–194.
- Knight TA. 1807. On raising of new and early varieties of the potato (*Solanum tuberosum*). *Transactions of the Horticultural Society of London* 1: 57–59.
- Koduvayur-Habeebullah S, Nielsen N y Jacobsen C. 2010. Antioxidant activity of potato peel extracts in a fish-rape seed oil mixture and in oil-in-water emulsions. *J Am Oil Chem Soc.* 87: 1319–1332.
- Konczak I y Zhang W. 2004. Anthocyanins - More Than Nature's Colours. *J Biomed Biotechnol.* 5: 239–240.
- Kolbe H y Stefan-Beckmann S. 1997a. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). I. Leaf and stem. *Potato Res.* 40: 111-130.
- Kolbe H y Stefan-Beckmann S. 1997b. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). II. Leaf and stem. *Potato Res.* 40: 135-153.
- Kondo Y, Higashi C, Iwama M, Ishihara K, Handa S, Mugita H, Maruyama N, Koga H y Ishigami A. 2012. Bioavailability of vitamin C from mashed potatoes and potato chips after oral administration in healthy Japanese men. *Br J Nutr.* 107: 885-892.
- Kondo Y, Sakuma R, Ichisawa M, Ishihara K, Kubo M, Handa S, Mugita H, Maruyama, N, Koga H y Ishigami A. 2014. Potato chip intake increases ascorbic acid levels and decreases reactive oxygen species in SMP30/GNL knockout mouse tissues. *J Agric Food Chem.* 62: 9286-9295.
- Konings EJ, Roomans HH, Dorant E, Goldbohm RA., Saris WH y van den Brandt PA. 2001. Folate intake of the Dutch population according to newly established liquid chromatography data for foods. *Am J Clin Nutr.* 73: 765-776.
- Kotch GP, Ortiz R y Peloquin SJ. 1992. Genetic analysis by use of potato haploid population. *Genome* 35: 103-108.
- Kotikova Z, Hejtmankova A, Lachman J, Hamouz K, Trnkova E y Dvorak P. 2007. Effect of selected factors on total carotenoid content in potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Soil Environ.* 53: 355–360.
- Kraemer-Schafhalter A, Fuchs H, Strigl A, Silhar S, Kovac M y Pfannhauser W. 1996. Process consideration for anthocyanin extraction from Black Chokeberry (*Aronia melanocarpa* ELL). En: Hereld PC (ed.), Proceedings of the Second International Symposium on Natural Colorants INF/COL II, pp. 153-160.
- Kreike CM, de Koning JRA, Vinke JH, van Ooijen JW, Gebhardt C y Stiekema WJ. 1993. Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1. *Theor Appl Genet.* 87: 464–470.
- Kreike CM, de Koning JRA, Vinke JH, van Ooijen JW y Stiekema WJ. 1994. Quantitatively-inherited resistance to *Globodera pallida* is dominated by one major locus in *Solanum spegazzinii*. *Theor Appl Genet.* 88: 764–769.
- Kreike CM, Kok-Westeneng AA, Vinke JH y Stiekema WJ. 1996. Mapping of QTLs involved in nematode resistance, tuber yield and root development in *Solanum* sp. *Theor Appl Genet.* 92: 463–470.
- Krug H, Wriedt G y Weber WE. 1974a. Investigations on early selection in potato breeding. I. *Z Pflanzenzucht* 73: 141-162.
- Krug H, Wriedt G y Weber WE. 1974b. Investigations on early selection in potato breeding II. *Z Pflanzenzucht* 73: 163-193.
- Kruijer W, Boer MP, Malosetti M, Flood PJ, Bas E, Kooke R, Keurentjes JJB y van Eeuwijk FA. 2015. Marker-based estimation estimation of heritability of heritability in immortal populations. *Genetics* 199: 1-20.
- Kuhl JC. Mapping and Tagging of Simply Inherited Traits. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), Genetics, Genomics and Breeding of Potato. CRC Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 90-112.
- Kuipers AGJ, Jacobsen E y Visser RGF. 1994. Formation and deposition of amylose in the potato tuber starch granule are affected by the reduction of granule-bound starch synthase gene expression. *Plant Cell* 6: 43-52.
-

-
- Külen O Stushnoff C y Holm D. 2013. Effect of cold storage on total phenolics content, antioxidant activity and vitamin c level of selected potato clones. *J Sci Food Agric*. 93: 2437–2444.
- Kumar D y Ezekiel R. 2009. Changes in glycoalkaloids and phenolic contents in potato tubers stored under different conditions. *J Food Sci Tech*. 46: 480–483.
- Kurilich AC, Clevidence BA, Britz SJ, Simon PW y Novotny JA. 2005. Plasma and urine responses are lower for acylated vs nonacylated anthocyanins from raw and cooked purple carrots. *J Agric Food Chem*. 53: 6537-6542.
- Kwon SH y Torrie JH. 1964. Heritability and relationship among trait of two soya bean populations. *Crop Sci*. 4: 196-198.
- Lachman J, Hamouz K, Hejtmánková A, Dudjak J, Orsák M y Pivec V. 2003. Effect of white fleece on the selected quality parameters of early potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Plant Soil Environ*. 49: 370-377.
- Lachman J, Hamouz K, Orsák M, Pivec V y Dvořák P. 2008. The influence of flesh colour and growing locality on polyphenolic content and antioxidant activity in potatoes. *Sci Hort*. 117: 109–114
- Lachman J, Hamouz K, Šulc M, Orsák M, Pivec V, Hejtmánková A, Dvořák P y Čepl J. 2009. Cultivar differences of total anthocyanins and anthocyanidins in red and purple-fleshed potatoes and their relation to antioxidant activity. *Food Chem*. 114: 836–843.
- Lachman J, Hamouz K, Orsák M, Pivec V, Hejtmánková K, Pazderů K, Dvorák P y Cepl J., 2012. Impact of selected factors – cultivar, storage, cooking and baking on the content of anthocyanins in coloured-flesh potatoes. *Food Chem*. 133: 1107–1116.
- Lachman J, Hamouz K, Musilová J, Hejtmánková K, Kotíková Z, Pazderů K, Domkářová J, Pivec V y Cimr J., 2013. Effect of peeling and three cooking methods on the concentration of selected phytochemicals in potato tubers with various colour of flesh. *Food Chem*. 138: 1189–1197.
- Lachman J, Hamouz K y Matyás O. 2016. Colored Potatoes. En: Singh J y Kaur L (eds.), *Advances in Potato Chemistry and Technology*, Academic Press. Inc., EEUU, pp. 249-282.
- Laferriere LT, Helgeson JP Y Allen C. 1999. Fertile *Solanum tuberosum* + *S. commersonii* somatic hybrids as sources of resistance to bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*. *Theor Appl Genet*. 98: 1272-1278.
- Lambert ES, Pinto CABP y Menezes CB. 2006. Potato improvement for tropical conditions. I: analysis of stability. *Crop Breed Applied Biotech*. 6: 129-135.
- Landeo JA y Hanneman Jr RE. 1982. Genetic variation in *Solanum tuberosum* Group *Andigena* haploids. *Theor Appl Genet*. 62: 311315.
- Lara-Cabrera S y Spooner DM. 2005. Taxonomy of Mexican diploid wild potatoes: (*Solanum* sect. *Petota*) morphological and microsatellite data. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanic Garden* 104: 199–205.
- Larkin PJ y Scowcroft WR. 1981. Somaclonal variation-a novel source of variability from cell cultures for plant improvement. *Theor Appl Genet*. 60: 197-214.
- Larrosa FH, Camadro EL, Ispizúa V y Clausen AM. 2005. Fertilidad de polen y polen 2n en poblaciones de papas silvestres del NO Argentino. *J Basic Appl Genet*. XVII (sup.): 159-160.
- Larsson SC, Virtanen MJ, Mars M, Mannisto S, Pietinen P, Albanes D y Virtamo J. 2008. Magnesium, calcium, potassium, and sodium intakes and risk of stroke in male smokers. *Arch Intern Med*. 168: 459–465.
- Lattanzio V, Lattanzio VMT y Cardinale A. 2006. Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. En: Imperato F (ed.), *Phytochemistry: Advances in Research*. Trivandrum, Kerala, India, 66 p.
- Lawson P. 1836. *The agriculturist's manual: being a familiar description of the agricultural plants cultivated in Europe*. W Curry & Sons, Dubín, Irlanda.
- Le Clerg EL. 1966. Significance of experimental design in plant breeding. En: Frey KJ (ed.), *Plant breeding. A symposium held at Iowa state University*. Univ. de Iowa, Ames, Iowa, EEUU. pp. 243-313.
- Lee KR, Kozukue N, Han JS, Park JH, Chang E, Baek EJ, Chang JS y Friedman M. 2004. Glycoalkaloids and metabolites inhibit the growth of human colon (HT29) and liver (HepG2) cancer cells. *J Agric Food Chem*. 52: 2832-2839.
- Lefevre I, Ziebel J, Guignard C, Hausman JF, Gutierrez-Rosales RO, Bonierbale M, Hoffmann L, Schaffleitner R y Evers D. 2012. Drought impacts mineral contents in Andean potato cultivars. *J Agron Crop Sci*. 198: 196-206.
-

-
- Lekhnovich VS. 1972. Cultivated potato species. En: Bukasov SM (ed.), Flora of cultivated plants. Kolos, Leningrado, Rusia, pp 41–304.
- Lemos MA y Sivaramareddy A. 2013. Effect of oil quality on the levels of total phenolics, total anthocyanins and antioxidant activity of French fries. Inside Food Symposium, Lovaina, Bélgica.
- Lemos M, Aliyu M y Hungerford G. 2015. Influence of cooking on the levels of bioactive compounds in purple majesty potato observed via chemical and spectroscopic means. *Food Chem.* 173: 462–467.
- Leo L, Leone A, Longo C, Lombardi D, Raimo F y Zacheo G. 2008. Antioxidant compounds and antioxidant activity in “early potatoes”. *J Agric Food Chem.* 56: 4154–4163.
- Lester GE, Lewers KS, Medina MB y Saftner RA. 2012. Comparative analysis of strawberry total phenolics via Fast Blue BB vs. Folin–Ciocalteu: Assay interference by ascorbic acid. *J Food Comp Anal.* 27: 102–107.
- Leung HK, Barron FH y Davis DC. 1983. Textural and rheological properties of cooked potatoes. *J Food Sci.* 48: 1470-1474.
- Lewis CE, Walter JRL, Lancaster JE y Shutton KH. 1998. Determination of anthocyanins, flavonoids and phenolic acids in potatoes I: coloured cultivars of *Solanum tuberosum* L. *J Sci Food Agric.* 77: 45-57.
- Lewis CE, Walker JRL y Lancaster JE. 1999. Changes in anthocyanin, flavonoid and phenolic acid concentrations during development and storage of coloured potato (*Solanum tuberosum* L) tubers. *J Sci Food Agric.* 79: 311-316.
- Li PH y Sayre KD. 1975. The protein, non-protein and total nitrogen in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* potatoes. *Am Potato J.* 52: 341-350.
- Li XQ, Scanlon MG, Liu Q y Coleman WK. 2006. Processing and Value Addition. En: Gopal J y Khurana SMP (eds.), Handbook of Potato Production, Improvement, and Postharvest Management. Food Products Press, Nueva York, EEUU, pp. 523-555.
- Li L, Yang Y, Xu Q, Owsiany K, Welsch R, Chitchumroonchokchai C, Lu S, Van Eck J, Deng XX, Failla M y Thannhauser TW. 2012. The Or gene enhances carotenoid accumulation and stability during post-harvest storage of potato tubers. *Mol Plant.* 5: 339-352.
- Li L, Tacke E, Hofferbert HR, Lübeck J, Strawhald J, Draffehn AM, Walkemeier B y Gebhardt C. 2013. Validation of candidate gene markers for marker-assisted selection of potato cultivars with improved tuber quality. *Theor Appl Genet.* 126: 1039-1052.
- Lightbourn GJ y Veilleux RE. 2007. Production and Evaluation of Somatic Hybrids Derived from Monoploid Potato. *Am J Potato Res.* 84: 425-435.
- Lin JY y Tang CY. 2007. Determination of total phenolic and flavonoid contents in selected fruits and vegetables, as well as their stimulatory effects on mouse splenocyte proliferation. *Food Chem.* 101: 140-147.
- Lindhout P, Meijer D, Schotte T, Hutten RCB, Visser RGF y van Eck HJ. 2011. Towards F1 hybrid seed potato breeding. *Potato Res.* 54: 301–312.
- Lindsay H. 1973. A colorimetric estimation of reducing sugars in potatoes with 3,5-dinitrosalicylic acid. *Potato Res.* 16: 176.
- Linnaeus C. 1753. Species plantarum. Estocolmo, Suecia.
- Linnemann AR, van Es A y Hartmans KJ. 1985. Changes in the content of L-ascorbic acid, glucose, fructose, sucrose and total glycoalkaloids in potatoes (cv. Bintje) stored at 7, 16 and 28°C. *Potato Res.* 28: 271-278.
- Littell RC, Milliken GA, Stroup WW, Wolfinger RD y Schabenberger O. 2006. SAS for mixed models (2^o ed.). SAS Institute, Cary, NC, EEUU.
- Liu Q, Tarn R, Lynch D y Skjoldt NM. 2007. Physicochemical properties of dry matter and starch from potatoes grown in Canada. *Food Chem.* 105: 897-907.
- Liu Q, Donner E, Tarn R, Singh J y Chung HJ. 2009. Advanced Analytical Techniques to Evaluate the Quality of Potato and Potato Starch. En: Singh J y Kaur L (eds.) Advances in Potato Chemistry and Technology, Academic Press. Inc., EEUU, pp. 221-248.
- Liu RH. 2013. Health-Promoting Components of Fruits and Vegetables in the Diet. *Adv Nutr.* 4: 384S-92S.
- Lisińska G y Leszczyński W. 1989. Potato Science and Technology. Springer Science and Business Media, Londres, RU, 393 p.
- Lisinska G y Aniolowski K. 1990. Organic acids in potato tubers: Part 1 - The effect of storage temperatures and time on citric and malic acid contents of potato tubers. *Food Chem.* 38: 255-261.
-

- Lobo-Cabrera M. 1988. El comercio canario europeo bajo Felipe II. IDEA, 408 p.
- López-Pardo R. 2013. Incorporación de germoplasma exótico en un programa de mejora genética de patata (Tesis doctoral). UPV/EHU, Leioa, España, 277 p.
- Love SL, Pavek JJ, Thompson-Johns A y Bohl W. 1998. Breeding progress for potato chip quality in North-American cultivars. *Am Potato J.* 75: 27-36.
- Love SL. 1999. Founding clones, major contributing ancestors, and exotic progenitors of prominent North American potato cultivars. *Am J Potato Res.* 76: 263-272.
- Love SL, Salaiz T, Shafii B, Price WJ, Mosley AR y Thornton RE. 2004. Stability of Expression and Concentration of Ascorbic Acid in North American Potato Germplasm. *HortScience.* 39: 156-160.
- Lu W, Haynes K, Wiley E y Clevidence B. 2001. Carotenoid content and color in diploid potatoes. *J Am Soc Hort Sci.* 126: 722-726.
- Lu S, Van Eck J, Zhou X, López AB, O'Halloran DM, Cosman KM, Conlin BJ, Paolillo DJ, Garvin DF, Vrebalov J, Kochian LV, Kupper H, Earle ED, Cao J y Li L. 2006. The cauliflower Or gene encodes a DnaJ cysteine-rich domain-containing protein that mediates high levels of beta-carotene accumulation. *Plant Cell* 18: 3594-3605.
- Lugt C. 1960. Results of the assessment of the cooking quality of internationally exchanged potato samples. Braunschweig, Holanda Holanda, pp. 321-323.
- Luis G, Rubio C, Gonzalez-Weller D, Gutierrez A, Revert C y Hardisson A. 2011. Comparative study of the mineral composition of several varieties of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) from different countries cultivated in Canary Islands (Spain). *International. J Food Sci Tech.* 46: 774- 780.
- Luján C. 1996. Historia de la papa: origen, culturas andinas y esclarecimiento de tres hechos. Comunicaciones y Asociados Ltda. Sante Fé de Bogotá, Colombia, pp. 17-20.
- Lunden AP. 1937. Arvelighetsundersøkelser i potet. *Solanum tuberosum* L. Meldinger fra Norges Landbrukshøiskole 1937: 1-156.
- M'hamdi M, Chikh-Rouhou H, Boughalleb N y Ruiz de Galarreta J.I. 2012 Enhanced resistance to *Rhizoctonia solani* by combined expression of chitinase and RIP in transgenic potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Span J Agric Res.* 10: 778-785.
- Machida-Hirano R. 2015. Diversity of potato genetic resources. *Breed. Sci.* 65: 26-40.
- Macías A. 1986. Fuentes para el estudio de la producción agraria de las Islas Canarias: El diezmo de la diócesis Canariense (1480-1820). *Anuario de Estudios Atlánticos* 32: 269-359.
- Mackay GR. 2005. Propagation by traditional breeding methods. En: Razdan MK y Mattoo AK (eds.), Genetic improvement of solanaceous crops potato, Boca Raton, FL, EEUU, pp. 65-82.
- Mackey J. 1970. Significance of mating systems for chromosome and gametes in polyploids. *Hereditas* 66: 165-176.
- Mäder J, Rawel H y Kroh L. 2009. Composition of phenolic compounds and glycoalkaloids α -solanine and α -chaconine during commercial potato processing. *J Agric Food Chem.* 57: 6292-6297.
- Madiwale G, Reddivari L, Holm D y Vanamala J. 2011. Storage elevates phenolic content and antioxidant activity but suppresses antiproliferative and pro-apoptotic properties of colored-flesh potatoes against human colon cancer cell lines. *J Agric Food Chem.* 59: 8155-8166.
- Madiwale G. 2012. Effect of genotype, storage and processing on the polyphenolic content, composition, *in vitro* anti-cancer activity and sensory attributes of colored-flesh potatoes (Tesis de Master). Univ. de Colorado, Fort Collins, CO, EEUU, 134 p.
- Maeder JENS, Rawel H y Kroh LW. 2009. Composition of phenolic compounds and glycoalkaloids α -solanine and α -chaconine during commercial potato processing. *J Agric Food Chem.* 57: 6292-6297.
- Maga JA y McNeill JG. 1986. Nucleotide composition of incubated potatoes from five potato (*Solanum tuberosum*) cultivars. *Lebenson Wiss Technol.* 19: 31-33.
- Maga JA. 1994. Potato flavor. *Food Rev Int.* 10: 1-48.
- Magari R y Kang MS. 2003. Genotype-by-Environment Interaction Variance. En: Kang MS (Ed.), Handbook of Formulas and Software for Plant Geneticists and Breeders. Food Products Press, Nueva York-Londres-Oxford, EEUU-RU, pp. 129-136.
- MAGRAMA. 2013. Anuario de estadística 2013: Superficies y producciones de cultivos – Tubérculos para consumo humano. MAGRAMA, Madrid, España. URL: <http://www.mapama.gob.es/temas/anuario-de-estadistica/2013>
- MAGRAMA. 2016. Superficies y producciones anuales de cultivo 2014. MAGRAMA, Madrid, España. URL: <http://www.magrama.gob.es>
-

-
- Maiani G, Periago-Castón MJ, Catasta G, Toti E, Cambrodón IG, Bysted A, Granado-Lorencio F, Olmedilla-Alonso B, Knuthsen P, Valoti M, Böhm V, Mayer-Miebach E, Behnlian D y Schlemmer U. 2009. Carotenoids: Actual knowledge on food sources, intakes, stability and bioavailability and their protective role in humans. *Mol Nutr Food Res*. 53: 194--S218.
- Manach C, Scalbert A, Morand C, Remesy C y Jiménez L. 2004. Polyphenols: Food sources and bioavailability. *Am J Clin Nutr*. 79: 727-747.
- Manach C, Mazur A y Scalbert A. 2005a. Polyphenols and prevention of cardiovascular disease. *Curr Opin Lipidol*. 16: 77--84.
- Manach C, Williamson G, Morand C, Scalbert A y Rémésy C. 2005b. Bioavailability and bioefficacy of polyphenols in humans. I. Review of 97 bioavailability studies. *Am J Clin Nutr*. 81:230S-242S.
- Mann H, Iorizzo M, Gao L, D'Agostino N, Carputo D, Chiusano ML y Bradeen JM. En: Bradeen JM y Kole C (eds.), Genetics, Genomics and Breeding of Potato. Crc Press, Enfield, NH, EEUU, pp. 68-89.
- Manrique K y Hermann M. 2000. Effect of GxE interactions on root yield and beta-carotene concentration of selected sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) varieties and breeding clones. CIP, Scientist and Farmer: Partners in Research for the 21st Century, Lima, Peru. pp. 281-287.
- Mantel NA. 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res*. 27: 209-220.
- Marfil CF, Camadro EL y Masuelli RW. 2009. Phenotypic instability and epigenetic variability in a population of the wild potato *Solanum ruiz-lealii*. *BMC Plant Biol*. 9: 21.
- Maris B. 1966. The modifiability of characters important in potato breeding. *Euphytica* 15: 18-31.
- Maris B. 1969. Studies on maturity, yield, under-water weight and some other characteristics of potato progenies. *Euphytica* 18: 287-319.
- Maris B. 1988. Correlations within and between characters between and within generations as a measure for the early generation selection in potato breeding. *Euphytica* 37: 205-224.
- Marko D, Puppel N, Tjaden Z, Jakobs S y Pahlke G. 2004. The substitution pattern of anthocyanidins affects different cellular signaling cascades regulating cell proliferation. *Mol Nutr Food Res*. 48: 318-325.
- Marks GE. 1954. An acetic-carminic glycerol jelly for use in pollen fertility counts. *Stain Tech*. 29: 277.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants (3^o ed.). Academic Press, Londres, RU, 672 p.
- Martin JM, Talbert LE, Lanning SP y Blake NK. 1995. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. *Crop Sci*. 35: 104-108.
- Martínez JB. 1991. La patata frita Chips. En: Caja de Ahorros Municipal de Burgos (ed.), El cultivo de la patata para usos industriales. Burgos, España, pp. 1-20.
- Martínez-Arnaiz M. 1996. La patata de siembra en España: desenvolvimiento productivo y comercial de un cultivo normalizado y controlado. *Ería* 39-40: 109-123.
- Mather K. 1935. Reductional and equational separation of the chromosomes in bivalents and multivalents. *J Genet*. 30: 53-78.
- Mather K. 1936. Segregation and linkage in autotetraploids. *J Genet*. 32: 287-314.
- Matsubayashi M. 1991. Phylogenetic relationships in the potato and its relatives. En: Gupta PK y Tsuchiya T (eds.), Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution. Elsevier, pp. 93-118.
- Matthews REF. 1991. Plant virology (3^o ed.). Academic Press, San Diego, CA, EEUU. 864 p.
- Mattila P y Hellström J. 2007. Phenolic acids in potatoes, vegetables, and some of their products. *J Food Compos Anal*. 20: 152-160.
- Mayer JE, Pfeiffer WH y Beyer P. 2008. Biofortified crops to alleviate micronutrient malnutrition. *Curr Opin Plant Biol*. 11: 166-170.
- Mazza G, Hung J y Dench MJ. 1983. Processing/nutritional quality changes in potato tubers during growth and long term storage. *Can Inst Food Sci Technol J*. 16: 39-44.
- Mazza G y Miniati E. 1993. Introduction. En: Mazza G y Miniati E (eds.), Anthocyanins in fruits, vegetables, and grains. CRC Press, Boca Raton, FL, EEUU, pp. 1-28.
- McGhie TK y Walton MC. 2007. The bioavailability and absorption of anthocyanins: Towards a better understanding. *Mol Nutr Food Res*. 51: 702-713.
- McGill CR, Kurilich AC y Davignon J. 2013. The role of potatoes and potato components in cardiometabolic health: a review. *Ann Med*. 45: 467-473.
- McGregor CE, Lambert CA, Greyling MM, Louw JH y Warnich L. 2000. A comparative assessment of DNA fingerprinting techniques (RAPD, ISSR, AFLP and SSR) in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) germplasm. *Euphytica* 113: 135-144.
-

- McKenzie M y Corrigan V. 2016. Potato Flavor. En: Singh J y Kaur L (eds.), *Advances in Potato Chemistry and Technology*. Academic Press. Inc., EEUU, pp. 339-368.
- Medina MB. 2011a. Simple and rapid method for the analysis of phenolic compounds in beverages and grains. *J Agric Food Chem*. 59: 1565–1571.
- Medina MB. 2011b. Determination of the total phenolics in juices and superfruits by a novel chemical method. *J Funct Foods*. 3: 79–87.
- Mendiburu AO y Peloquin SJ. 1977. The significance of 2n gametes in potato breeding. *Theor Appl Genet*. 49: 53–61.
- Mendoza HA y Haynes FL. 1974. Genetic basis of heterosis for yield in the autotetraploid potato. *Theor Appl Genet*. 45: 21-25.
- Mendoza HA y Haynes FL. 1976. Variability for photoperiodic reaction among diploid and tetraploid potato clones from three taxonomic groups. *Am Potato J*. 53: 319-332.
- Mendoza HA y Haynes FL. 1977. Inheritance of tuber initiation in tuber bearing *Solanum* as influenced by photoperiod. *Am Potato J*. 54: 243-252.
- Mendoza HA. 1983. Breeding of Potato Populations at the International Potato Center. *CIP Circular* 11: 1-6.
- Mendoza HA, Martin C, Vallejo R y Espinoza J. 1986. Breeding for resistance to early blight (*Alternaria solani*). *Am Potato J*. 63: 444-445.
- Mendoza HA. 1989. Population Breeding as a Tool for Germplasm Enhancement. *Am Potato J*. 66: 639–653.
- Mengel K, Kirkby EA, Kosegarten H y Appel T. 2001. Principles of plant nutrition (5^o ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda, 848 p.
- Miglio C, Chiavaro E, Visconti A, Fogliano V y Pellegrini N. 2008. Effects of different cooking methods on nutritional and physicochemical characteristics of selected vegetables. *J Agric Food Chem*. 56: 139–147.
- Milbourne D, Meyer R, Bradshaw JE, Baird E, Bonar N, Provan J, Powell W y Waugh R. 1997. Comparison of PCR-based marker system for the analysis of genetic relationships in cultivated potato. *Mol Breed*. 3: 127–136.
- Milbourne D, Meyer RC, Collins AJ, Ramsay LD, Gebhardt C y Waugh R. 1998. Isolation, characterization and mapping of simple sequence repeat loci in potato. *Mol Gen Genet*. 259: 233-245.
- Milczarek D, Flis B y Przetakiewicz A. 2011. Suitability of Molecular Markers for Selection of Potatoes Resistant to *Globodera* spp. *Am J Potato Res*. 88: 245-255.
- Miller P y Martyn T. 1807. The gardener's and botanist's dictionary: Containing the best and the newest methods of cultivating and improving the kitchen, fruit, and flower garden, and nursery; of performing the practical parts of agriculture; of managing vineyards, and propagating all sorts of timber trees. FC & J Rivington, Londres, RU.
- Miller JT y Spooner DM. 1999. Collapse of species boundaries in the wild potato *Solanum brevicaulis* complex (*Solanaceae* S. sect. *Petota*): molecular data. *Pl Syst Evol*. 214: 103-130.
- Miller PE, Lesko SM, Muscat JE, Lazarus P y Hartman TJ. 2010. Dietary patterns and colorectal adenoma and cancer risk: a review of the epidemiological evidence. *Nutr Cancer*. 62: 413-424.
- Miranda L, Deußer H y Evers D. 2013. The impact of *in vitro* digestion on bioaccessibility of polyphenols from potatoes and sweet potatoes and their influence on iron absorption by human intestinal cells. *Food Funct*. 4: 1595-1601.
- Moisan-Thiery M, Marhadour S, Kerlan MC, Dessenne N, Perramant M, Gokelaere T y Le Hingrat Y. 2005. Potato cultivar identification using simple sequence repeats markers (SSR). *Potato Res*. 48:191-200.
- Moloney C, Griffin D, Jones PW, Bryan GJ, McLean K, Bradshaw JE y Milbourne D. 2010. Development of diagnostic markers for use in breeding potatoes resistant to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3 using germplasm derived from *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* CPC 2802. *Theor Appl Genet*. 120: 679–689.
- Mondal MAA y Hossain MM. 2006. Combining ability in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Bangladesh J Bot*. 35: 125-131.
- Mondy NI, Metcalf C y Plaisted RL. 1971. Potato flavor as related to chemical composition. 1. Polyphenols and ascorbic acid. *J Food Sci*. 36: 459-461.
- Mondy NI, Koch RL y Chandra S. 1979. Influence of nitrogen fertilization on potato discoloration in relation to chemical composition. 2. phenols and ascorbic acid. *J Agric Food Chem*. 27: 418-420.
-

-
- Mondy NL y Gosselin B. 1989. Effect of irradiation on discolouration, fenouls and lipids of potatoes. *J Food Sci.* 54: 982–984.
- Monro J, Mishra S, Blandford E, Anderson J y Genet R. 2009. Potato genotype differences in nutritionally distinct starch fractions after cooking, and cooking plus storing cool. *J Food Compos Anal.* 22: 539-545.
- Monsanto. 2000. Biotechnology. Monsanto, St. luis. MO, EEUU. URL: <http://www.monsanto.com/>
- Monteiro M, Farah A, Perrone D, Trugo LC y Donangelo C. 2007. Chlorogenic acid compounds from coffee are differentially absorbed and metabolized in humans. *J Nutr.* 137: 2196-2201.
- Monteros C, Reinoso I y Villacrés E. 2010. Papas nativas. Rescatando nuestra biodiversidad. INIAP, Quito, Ecuador, 321 p.
- Moreno JD, Del Socorro Cerón M y Valbuena RI. 2009. Papas Nativas Colombianas: catálogo de 60 variedades. CORPOICA-FONTAGRO, Bogotá, Colombia, 67 p.
- Mori M, Ohara-Takada A, Kobayashi A, Tsuda S, Matsuura-Endo C, Umemura Y, Takada N, Maida T, Kimura T, Nakao T, Yoshida T, Momota Y, Kushida A, Uehara K, Shiina R y Hayashi K. 2009a. Breeding of colored potato varieties “Kitamurasaki”, “Northan Ruby” and “Shadow Queen”. *Breed Res.* 11: 145–153.
- Mori M, Ohara-Takada A, Umemura Y, Maida T, Kimura T, Takada N, Kobayashi A, Tsuda S, Nakao T, Yoshida T, Matsuura-Endo C y y Hayashi K. 2009b. Breeding of diploid potato variety “inca no mezame” with orange in the tuber flesh color. *Breed Res.* 11: 53–58.
- Mori K, Sakamoto Y, Mukojima N, Tamiya S, Nakao T, Ishii T y Hosaka K. 2011. Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato. *Euphytica* 180: 347–355.
- Morris M, Dreher K, Ribaut JM y Khairallah M. 2003. Money matters (II): costs of maize inbred line conversion schemes at CIMMYT using conventional and marker assisted selection. *Mol Breed.* 11: 235-247.
- Morris WL, Ducreux L, Griffiths DW, Stewart D, Davies HV y Taylor MA. 2004. Carotenogenesis during tuber development and storage in potato. *J Exp Bot.* 55: 975–982.
- Moure A, Cruz J, Franco D, Domínguez J, Sineiro J, Domínguez H, Núñez JM y Parajó J. 2001. Natural antioxidants from residual sources. *Food Chem.* 72: 145–171.
- Mugniéry D y Phillips MS. 2007. The nematode parasites of potato. En: Vreugdenhil D, Bradshaw J, Gebhardt C, Govers F, Taylor M, MacKerron D y Ross H (eds.), *Potato Biology and Biotechnology. Advantages and Perspectives -Pests and Diseases.* Elsevier, Amsterdam, Holanda, pp. 569-594.
- Mulder EG. 1949. Mineral nutrition in relation to the biochemistry and physiology of potatoes. *Plant Soil.* 11: 59–121.
- Mulinacci N, Ieri F, Giaccherini C, Innocenti M, Andrenelli L, Canova G, Saracchi M y Casiraghi MC. 2008. Effect of cooking on the anthocyanins, phenolic acids, glycoalkaloids and resistant starch concentration in two pigmented cultivars of *Solanum tuberosum* L. *J Agric Food Chem.* 56: 11830–11837.
- Muller HJ. 1914. A new mode of segregation in Gregory's tetraploid primulas. *Am Nat.* 48: 508-512
- Muller KO y Black W. 1951. Potato breeding for resistance to blight and virus diseases during last hundred years. *Z Pflanzenzuchtung.* 31: 305-318.
- Muñoz FJ, Plaisted RL y Thurston HD. 1975. Resistance to potato virus Y in *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*. *Am Potato J.* 52: 107-115.
- Murniece I, Kruma Z, Skrabule I y Vaivode A. 2013. Carotenoids and phenols of organically and conventionally cultivated potato varieties. *Int J Chem Eng Appl.* 5: 342-348.
- Muthoni J, Kabira J, Shimelis H y Melis R. 2015. Tetrasomic inheritance in cultivated potato and implications in conventional breeding. *Aust J Crop Sci.* 9: 185-190.
- Mwanga ROM, Yencho GC y Moller JW. 2002. Diallel analysis of sweetpotatoes for resistance to sweetpotato virus disease. *Euphytica* 128: 237-248.
- Navarre D, Shakya R, Holden J y Crosslin J. 2009. LC-MS analysis of phenolic compounds in tubers showing zebra chip symptoms. *Am J Potato Res.* 86: 88–95.
- Navarre D, Shakya R, Holden J y Kumar S. 2010. The effect of different cooking methods on phenolics and vitamin C in developmentally young potato tubers. *Am J Potato Res.* 87: 350–359.
- Navarre DA, Pillai SS, Shakya R y Holden MJ. 2011. HPLC profiling of phenolics in diverse potato genotypes. *Food Chem.* 127: 34–41.
-

-
- Navarre DA, Goyer A y Shakya R. 2016. Nutricional Value of Potatoes: Vitamin, Phytonutrient, and Mineral Content. En: Singh J y Kaur L (eds.), *Advances in Potato Chemistry and Technology*, Academic Press Inc., EEUU, pp. 117-166.
- Nayak B, Berrios JJ, Powers JR, Tang J y Ji Y. 2011. Colored potatoes (*Solanum tuberosum* L.) Dried for antioxidant-rich value-added foods. *J Food Procces Pres*. 35: 571-580.
- Nduwumuremyi A, Tongoona P y Habimana S. 2013. Mating designs: Helpful tool for quantitative plant breeding analysis. *J Plant Breed Genet*. 1: 117-129.
- Neele AEF, Barten JHM y Louwes KM. 1988. Effects of plot size and selection intensity on efficiency of selection in the first clonal generation of potato. *Euphytica* 39: 27-35.
- Neele AEF, Nab HJ, de Jongh-de Leeuw MJ, Vroegop AP y Louwes KM. 1989. Optimising visual selection in early clonal generations of potato based on genetic and economic considerations. *Theor Appl Genet*. 78: 665-671.
- Nei M. 1973. Analyses of gene diversity in subdivided populations. *Proc Nat Acad Sci USA*. 70: 3321-3323.
- Nei M y Saitou N. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol*. 4: 406-425.
- Neilson AP, Sapper TN, Janle EM, Rudolph R, Matusheski NV y Ferruzzi MG. 2010. Chocolate matrix factors modulate the pharmacokinetic behavior of cocoa flavan-3-ol phase II metabolites following oral consumption by Sprague-Dawley rats. *J Agric Food Chem*. 58: 6685-6691.
- Neilson AP y Ferruzzi MG. 2011. Influence of formulation and processing on absorption and metabolism of flavan-3-ols from tea and cocoa. *Annu Rev Food Sci Technol*. 2: 125-151.
- Nesterenko S y Sink KC. 2003. Carotenoid Profiles of Potato Breeding Lines and Selected Cultivars. *HortScience* 38: 1173-1177.
- Ngadze E, Coutinho T, Icishahayo D y van der Waals, J. Effect of calcium soil amendments on phenolic compounds and soft rot resistance in potato tubers. *Crop Prot*. 62: 40-45.
- Nie X, Lalany F, Dickinson V, Wilson D, Singh M, De Koeyer D y Murphy A. 2016. Detection of molecular markers linked to *Ry* genes in potato germplasm for marker-assisted selection for extreme resistance to PVY in AAFC's potato breeding program. *Can J Plant Sci*. doi: 10.1139/cjps-2015-0335.
- NIVAP. 2011. NIVAP Potato Variety Catalogue 2011. NPCF. URL: <http://www.aardappelpagina.nl/uk/>
- Njoku DN, Gracen VE, Offei SK, Asante IK, Egesi CN, Kulakow P y Ceballos H. 2015. Parent-offspring regression analysis for total carotenoids and some agronomic traits in cassava. *Euphytica* 206: 657-666.
- Nováková A, Šimáčková K, Bárta J y Čurn V. 2010. Utilization of DNA markers based on microsatellite polymorphism for identification of potato varieties cultivated in the Czech Republic. *J Cent Eur Agric*. 4: 415-422.
- Ñústez CE. 2011. Variedades colombianas de papas. Facultad de Agronomía. UNC, Bogotá, Colombia.
- Nyquist WE. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Crit Rev Plant Sci*. 10: 235-322.
- Nzaramba MN, Ndambe M, Bamberg JB, Miller JC Jr. 2007. Effect of propagule type and growing environment on antioxidant activity and total phenolic content in potato germplasm. *Am J Potato Res*. 84: 323-330.
- O'Shea N, Arendt E y Gallagher E. 2012. Dietary fibre and phytochemical characteristics of fruit and vegetable by-products and their recent applications as novel ingredients in food products. *Innov Food Sci Emerg*. 16: 1-10.
- Oba K, Yamamoto A, Ohara A, Ishii G y Omemura Y. 2010. Effect of storage temperature on vitamin C levels and L-galactonolactone dehydrogenase activity of potato tubers. *J Jpn Soc Food Sci Technol*. 45: 510-513.
- OCDE. 2002. Consensus document on compositional considerations for new varieties of potatoes: key food and feed nutrients, anti-nutrients and toxicants. OCDE, París, Francia, Safety of Novel Foods and Feeds 4, ENV/JM/MONO (2002), 5, 26 p.
- Ochatt SJ, Marconi PL, Radice S, Arnozis PA y Caso OH. 1998. In vitro recurrent selection of potato: production and characterization of salt tolerant cell lines and plants. *Plant Cell Tissue Organ Cult*. 55: 1.
- Ochoa CM. 1975. Potato collecting expeditions in Chile, Bolivia & Peru and the genetic erosion of indigenous cultivars. Cambridge University Press, Cambridge, RU, pp. 167-174.
-

-
- Ochoa CM. 1990. The Potatoes of South America: Bolivia. Cambridge University Press, Cambridge, RU, 535 p.
- Ochoa CM. 1999. Las papas de sudamerica: Peru (Parte I). CIP, Lima, Perú, 1036 p.
- O'Donoghue E, Marangoni A y Yada R. 1996. The relationship of chip color with structural parameters of starch. *Am Potato J.* 73: 545–558.
- OEPP y EPPO. 2013. *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. Boletín OEPP-EPPO 43: 1119-138.
- Oerke EC, Dehne HW, Schönbeck F y Weber A. 1994. Estimated crop losses due to pathogens, animal pests and weeds. En: Crop Production and Crop Protection, Estimated Losses in Major Food and Cash Crops. Elsevier, Amsterdam, Holanda, 691-741.
- Oki T, Suda I, Terahara N, Sato M y Hatakeyama M. 2006. Determination of acylated anthocyanin in human urine after ingesting a purple-fleshed sweet potato beverage with various contents of anthocyanin by LC-ESI-MS/MS. *Biosci Biotechnol Biochem.* 70: 2540-2543.
- Oliemans HO. 1988. Het brood van de armen (The bread of the poor). SDU uitgeverij, s'Gravenhage, Holanda.
- Olthof MR, Hollman PCH y Katan MB. 2001. Chlorogenic acid and caffeic acid are absorbed in humans. *J Nutr.* 131: 66-71.
- Orozco-Orozco LF, Ramírez-Franco LA y Cotes-Torres JM. 2013. Evaluation of the Heritability of Resistance to *Phytophthora Infestans* (Mont) De Bary in a Population of *Solanum Phureja* Juz. & Buk. *Rev Fac Nac Agron.* 66: 1-11.
- Orrillo M y Bonierbale M. 2009. Biología reproductiva y citogenética de la papa. CIP, Lima, Perú, 22 p.
- Ortega F y Lopez-Vizcon C. 2012. Application of Molecular Marker-Assisted Selection (MAS) for Disease Resistance in a Practical Potato Breeding Programme. *Potato Res.* 55: 1-13.
- Ortega-Ojeda FE, Larsson H y Eliasson AC. 2005. Gel formation in mixtures of hydrophobically modified potato and high amylopectin potato starch. *Carbohydr Polym.* 59: 313-327.
- Ortiz R, Iwanaga M y Mendoza M. 1988. Combining ability and parental effects in 4x–2x crosses for potato breeding. *Potato Res.* 31: 643-650.
- Ortiz R, Iwanaga M y Peloquin SJ. 1997. Evaluation of FDR diploide and tetraploid parents in potato under two different day-length environments. *Plant Breed.* 116: 353-358.
- Ortiz R y Golmirzaie AM. 2002. Hierarchical and factorial mating designs for quantitative genetic analysis in tetrasomic potato. *Theor Appl Genet.* 104: 675–679.
- Ortiz R y Golmirzaie AM. 2003. Genetic parameters for agronomic characteristics. I. Early and intermediate breeding populations of true potato seed. *Hereditas* 139: 212-216.
- Ortiz R y Golmirzaie AM. 2004. Combining ability analysis and correlation between breeding values in true potato seed. *Plant Breed.* 123: 564-567.
- Ortiz R y Watanabe KN. 2004. Genetic contributions to breeding polyploid crops. *Recent Res Devel Genet Breed.* 1: 269–286.
- Othman R. 2009. Biochemistry and genetics of carotenoid composition in potato tubers (Tesis doctoral). Universidad de Lincoln, Lincoln, RU, 216 pp.
- Ottoman RJ, Hane DC, Brown CR, Yilma S, Janes SR, Mosley AR, Crossin JM y Vales MI. 2009. Validation and implementation of marker-assisted selection (MAS) for PVY resistance (*Ryadg* gene) in a tetraploid Potato Breeding Program. *Am J Potato Res.* 86: 304-314.
- Ovchinnikova A, Krylova E, Gavrilenko T, Smekalova T, Zhuk M, Knapp S y Spooner DM. 2011. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: *Solanaceae*). *Bot J Linn Soc.* 165: 107–155.
- Öztürk E, Atsan E, Polat T y Kara K. 2011. Variation in heavy metal concentrations of potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars. *J Anim Plant Sci.* 21: 235-239.
- Öztürk G y Yildirim Z. 2014. Heritability estimates of some quantitative traits in potato. *Turk J Field Crops.* 19: 262-267.
- Pacheco A, Vargas M, Alvarado G, Rodríguez F, López M, Crossa J y Burgueño J. 2015. GEA-R: Genotype x Environment Analysis with R (v. 2). CIMMYT. URL: <http://data.cimmyt.org/dvn/>
- Palermo M, Pellegrini N y Fogliano V. 2013. The effect of cooking on the phytochemical concentration of vegetables. *J Sci Food Agric.* 94: 1057–1070.
- Paran I y Michelmore RW. 1993. Development of reliable PCR-markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce. *Theor Appl Genet.* 85: 985-993.
- Parmentier A. 1789. Traité sur la culture et les usages des pommes de terre, de la patate, et du topinambour. Chez. Barrois, l'aine. Libraire Quai des Augustins, 19, Paris, Francia. 390 p.
-

-
- Pastor-Coscolluela F y Aguirre-Azpeitia A. 1983. Variedades de Patata de Siembra Certificada, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Hojas divulgadoras 16/83 HD, 24 p.
- Patras A, Brunton NP, O'Donnell C y Tiwari BK. 2010. Effect of thermal processing on anthocyanin stability in foods; mechanisms and kinetics of degradation. *Trends Food Sci Tech.* 21: 3–11.
- Payyavula RS, Navarre DA, Kuhl JC, Pantoja A y Pillai SS. 2012. Differential effects of environment on potato phenylpropanoid and carotenoid expression. *BMC Plant Biol.* 12: 39.
- Payyavula RS, Shakya R, Sengoda VG, Munyaneza JE, Swamy P y Navarre DA. 2014. Synthesis and regulation of chlorogenic acid in potato: Rerouting phenylpropanoid flux in HQT-silenced lines. *Plant Biotechnol J.* 13: 551-564.
- Pearson K. 1895. Notes on regression and inheritance in the case of two parents. *Proc R Soc.* 58: 240-242.
- Pedreschi F, Cocio C, Moyano P y Troncoso E. 2008. Oil distribution in potato slices during frying. *J Food Eng.* 87: 200-212.
- Pehu E, Gibson RW, Jones MGK y Karp A. 1990. Studies on the genetic basis of resistance to potato leaf roll virus, potato virus Y and potato virus X in *Solanum brevidens* using somatic hybrids of *Solanum brevidens* and *Solanum tuberosum*. *Plant Sci.* 69: 95-101.
- Peloquin SJ y Hougas RW. 1959. Decapitation and genetic markers as related to haploidy in *Solanum tuberosum*. *Eur Pot J.* 2: 176-183.
- Peloquin SJ, Yerk GL, Werner JE y Darmo E. 1989. Potato breeding with haploide and 2n gametes. *Genome* 31: 1000-1004.
- Percival GC y Baird L. 2000. Influence of storage upon light-induced chlorogenic acid accumulation in potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). *J Agric Food Chem.* 48: 2476-2482.
- Pereira ADS, Tai GCC, Yada RY, Coffin RH y Souza-Machado V. 1994. Potential for improvement by selection for reducing sugar content after cold storage for three potato populations. *Theor Appl Genet.* 88: 678–684.
- Perla V, Holm DG y Jayanty SS. 2012. Effects of cooking methods on polyphenols, pigments and antioxidant activity in potato tubers. *LWT – Food Sci Tech.* 45: 161–171.
- Perlak FJ, Stone TB, Muskopf YM, Petersen LJ, Parker GB, McPherson S, Wyman J, Love S, Reed G, Biever D y Fischhoff DA. 1993. Genetically improved potatoes: protection from damage by Colorado potato beetles. *Plant Mol Biol.* 22: 313-321.
- Perrier X y Jacquemoud-Collet JP. 2006. DARwin software: Disimilarity Analysis and Representation. CIRAD, París, Francia. URL: <http://darwin.cirad.fr/>
- Peters CM, Green RJ, Janle EM y Ferruzzi MG. 2010. Formulation with ascorbic acid and sucrose modulates catechin bioavailability from green tea. *Food Res Int Ott Ont.* 43: 95-102.
- Petersen RG. 1985. Augmented designs for preliminary yield trials. *Rachis* 4: 27-32.
- Phillips MS, Wilson LA y Forrest JMS. 1979. General and specific combining ability of potato parents for resistance to the white potato cyst nematode (*Globodera pallida*). *J Agr Sci.* 92: 255-256.
- Pika NA, Tarasenko VA y Mitsko VN. 1984. Combining ability of potato varieties and hybrids for tuber flesh blackening after cooking. *Seleksiia-i-Semenorodstro, USSR* 7. pp: 16-17.
- Piepho HP. 1996. Analysis of genotype-by-environment interaction and phenotypic stability. En: Kang MS y Gauch HG (eds.), *Genotype by environment interaction*. CRC Press, Boca Raton, FL, EEUU, pp. 151-174.
- Pineda O, Bonierbale MW, Plaisted RL, Brodie BB y Tanksley SD. 1993. Identification of RFLP markers linked to the *H1* gene conferring resistance to the potato nematode *Globodera rostochiensis*. *Genome* 36: 152-156.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D y R Core Team. 2016. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package v. 3: 1-128. URL: <https://cran.r-project.org/>
- Plaisted RL, Sanford L, Federer WT, Kehr AE y Peterson LC. 1962. Specific and general combining ability for yield in potato. *Am Potato J.* 61:395–403.
- Plaisted RL y Hoopes RW. 1989. The past record and future prospects for the use of exotic potato germplasm. *Am Potato J.* 66: 603–627.
- Plannels E, Sanchez C, Montellano MA, Mataix J y Llopis J. 2003. Vitamins B6 and B12 and folate status in an adult Mediterranean population. *Eur J Clin Nutr.* 57: 777-785
- Polit MF. 2009. Quantification of Anthocyanins and other Phenolics in Native Andean Potatoes (Tesis doctoral). Univ. de Ohio, Columbus, OH, 76 p.
- Ponz F y Bruening G. 1986. Mechanisms of resistance to plant viruses. *Ann Rev Phytopathol.* 24: 355-381.
-

-
- Pots AM, Gruppen H, van Diepenbeek R, van der Lee JJ, van Boekel MAJS, Wijngaards G y Voragen AGJ. 1999. The effect of storage of whole potatoes of three cultivars on the patatin and protease inhibitor content; a study using capillary electrophoresis and MALDI-TOFF mass spectrometry. *J Sci Food Agric.* 79: 1557-1564.
- Powell W, Machray GC y Provan J. 1996. Polymorphism revealed by simple sequence repeats. *Trends Plant Sci.* 1: 215-222.
- Prasad SK y Singh TP. 1986. Heterosis in relation to genetic divergence in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 35: 919-924.
- Presey R. 1969. Role of invertase in the accumulation of sugars in cold-stored potatoes. *Am Potato J.* 46: 291-297.
- Provan J, Powell W y Waugh R. 1996. Microsatellite analysis of relationships within cultivated potato (*Solanum tuberosum*). *Theor Appl Genet.* 92: 1078-1084.
- Purchase J, Hatting H y van Deventer C. 2000. Genotype x environment interaction of winter wheat in South Africa: II. Stability analysis of yield performance. *S Afr J Plant Soil.* 17: 101-107
- PVMI. 2016. PVMI Varieties Available: Specialty Varieties. PVMI, Bend, OR, EEUU. URL: <http://www.pvmi.org/varieties/varieties/>
- Quiros CF, Brush SB, Douches DS, Zimmerer KS y Huestis G. 1990. Biochemical and folk assessment of variability of Andean cultivated potatoes. *Econ Bot.* 44: 254-266 .
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation For Statistical Computing, Viena, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Raigond P, Ezekiel R y Raigond B. 2015. Resistant starch in food: a review. *J Sci Food Agric.* 95: 1968-1978.
- Ramdath DD, Padhi E, Hawke A, Sivaramalingam T y Tsao R. 2014. The glycemic index of pigmented potatoes is related to their polyphenol content. *Food Funct.* 5: 909-9015.
- Randhawa KS, Sandhu KS, Kaur G y Singh D. 1984. Studies of the evaluation of different genotypes of potato (*Solanum tuberosum* L) for yield and mineral contents. *Qual Plant.* 34: 239-242.
- Rao AV y Rao LG. 2007. Carotenoids and human health. *Pharm Res.* 55: 207-216.
- Rashid MdH y Carpena AL. 1997. Genetic Variability for Tuber Dormancy and Associated Traits in Potato (*Solanum tuberosum* L.). *Philipp J Crop Sci.* 22: 125-130.
- Rastovski A y van Es A. 1987. Storage of potatoes: post-harvest behaviour, store design, storage practice, handling. Pudoc, Wageningen, Holanda, 453 p.
- Reader J. 2008. Potato: A History of the Propitious Esculent. Univ. de Yale, New Haven, CT, EEUU.
- Reboul E, Richelle M, Perrot E, Desmoulins-Malezet C, Pirisi V y Borel P. 2006. Bioaccessibility of carotenoids and vitamin E from their main dietary sources. *J Agric Food Chem.* 54: 8749-8755.
- Reddick D. 1930. Frost-tolerant and blight-resistant potatoes. *Phytopathology* 20: 987-991.
- Reddivari L, Hale AL y Miller JC. 2007. Determination of phenolic content, composition and their contribution to antioxidant activity in specialty potato selections. *Am J Potato Res.* 84: 275-282.
- Reddivari L, Vanamala J, Safe SH Y Creighton Miller Jr. J. 2010. The Bioactive Compounds α -Chaconine and Gallic Acid in Potato Extracts Decrease Survival and Induce Apoptosis in LNCaP and PC3 Prostate Cancer Cells. *Nutr Cancer.* 62: 601-610.
- Reddy MB, Hurrell RF y Cook JD. 2000. Estimation of nonheme-iron bioavailability from meal composition. *Am J Clinical Nutr.* 71: 937-43.
- Reeve EGR. 1955. The variance of genetic correlation coefficient. *Biometrics* 11: 357-374.
- Reich E, Schibli A y DeBatt A. 2008. Validation of high-performance thin-layer chromatographic methods for the identification of botanicals in a cGMP environment. *J AOAC Int.* 91: 13-20.
- Reid A y Kerr EM. 2006. A rapid simple sequence repeat (SSR)-based identification method for potato cultivars. *Plant Genet Resour C.* 5: 7-13.
- Reid A, Hof L, Esselink D y Vosman B. 2009. Potato cultivar genome analysis. In: R. Burns (ed.), *Methods in Molecular Biology, Plant Pathology.* Humana Press, Nueva York, NY, EEUU, pp. 295-308.
- Reid A, Hof L, Felix G, Ruecker B, Tams S, Milczynska E, Esselink D, Uenk G, Vosman B y Weitz A. 2011. Construction of an integrated microsatellite and key morphological characteristic database of potato varieties on the EU Common Catalogue. *Euphytica.* 182: 239-249.
- Renatus J. 2005. General trends in the European potato trade. En: Haverkort AJ y Struik PC (eds), *Potato in progress.* Wageningen Academic Pub., Wageningen, Holanda, pp. 341-347.
- Reyes LF y Cisneros-Zevallos L. 2003. Wounding stress increases the phenolic content and antioxidant capacity of purple-flesh potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *J Agric Food Chem.* 51: 5296-5300.
-

- Reyes LF, Miller JC Jr. y Cisneros-Zevallos L. 2004. Environmental conditions influence the content and yield of anthocyanins and total phenolics in purple- and red flesh potatoes during tuber development. *Am J Potato Res.* 81: 187–193.
- Reyes LF, Millar JC y Cisneros-Zevallos L. 2005. Antioxidant capacity, anthocyanins and total phenolics in purple- and red-fleshed potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes. *Am J Potato Res.* 82: 271-277.
- Reyes LF, Villarreal JE y Cisneros-Zevallos L. 2007. The increase in antioxidant capacity after wounding depends on the type of fruit or vegetable tissue. *Food Chem.* 101: 1254–1262.
- Ribaut JMyHoisington D. 1998. Marker-assisted selection: new tools & strategies. *Trends Plant Sci.* 3: 236-239.
- Rice-Evans CA, Miller JM y Paganga G. 1996. Structure-antioxidant activity relationship of flavonoids and phenolic acids. *Free Rad Biol Med.* 20: 933-956.
- Richardson DL, Davies HV, Ross HA y Mackay GR. 1990. Invertase activity and its relation to hexose accumulation in potato tubers. *J Exp Bot.* 41: 95-99.
- Ríos DJ. 2002. Caracterización morfológica y ecofisiológica de un grupo de cultivares locales de papa de Tenerife (Tesis doctoral). Universidad de Santiago de Compostela, España.
- Ríos DJ, Ghislain M, Rodríguez F y Spooner D. 2007. What is the origin of the European potato? Evidence from canary island landraces. *Crop Sci.* 47: 1271–1280.
- Rios D. 2012. Las papas antiguas de Tenerife. Introducción al cultivo y principales variedades. CCBAT, Tenerife, España.
- Ritter E, Debener T, Barone A, Salamini F y Gebhardt C. 1991. RFLP mapping on potato chromosomes of two genes controlling extreme resistance to Potato Virus X (PVX). *Mol Gen Genet.* 227: 81-85.
- Ritter E y Ruiz de Galarreta JI. 2006. Mejora Genética de la calidad en patata. En: Llácer G, Díez MJ, Carrillo JM y Badenes ML (eds.), Mejora Genética de la calidad en Plantas. UPV, Valencia, España, pp. 283-298.
- Ritter E, Barandalla L, López-Pardo R y Ruiz de Galarreta JI. 2008a. Exploitation of exotic, cultivated *Solanum* germplasm for breeding and commercial purposes. *Potato Res.* 51: 301-311.
- Ritter E, Ruiz de Galarreta JI, van Eck HJ y Sánchez I. 2008b. Construction of a potato transcriptome map based on the cDNA-AFLP technique. *Theor Appl Genet.* 116: 1003-1013.
- Ritter E, Ruiz de Galarreta JI, Hernández M, Plata G, Barandalla L, López R, Sánchez I y Gabriel J. 2009. Utilization of SSR and cDNA markers for screening known QTLs for late blight (*Phytophthora infestans*) resistance in potato. *Euphytica* 170: 77-86.
- Rivero RC, Hernández PS, Rodríguez EMR, Martín JD y Romero CD. 2003. Mineral concentrations in cultivars of potatoes. *Food Chem.* 83: 247–253.
- Robert L, Nancy A, Rock E, Demigne C, Mazur A y Rémésy C. 2006. Entire potato consumption improves lipid metabolism and antioxidant status in cholesterol-fed rat. *Eur J Nutr.* 45: 267-274.
- Robert L, Nancy A, Rayssiguier Y, Mazur A y Rémésy C. 2008. Lipid metabolism and antioxidant status in sucrose vs. potato-fed rats. *J Am Coll Nutr.* 27: 109-116.
- Robertson A. 1959. The sampling variance of genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15: 469-485.
- Robinson GK. 1991. That BLUP is a Good Thing: The Estimation of Random Effects. *Stat Sci.* 6: 15-32.
- Robinson RA y Cowling W. 1996. Return to resistance: Breeding crops to reduce pesticide dependence. *Australas Plant Path.* 25: 216-217.
- Rodríguez-Amaya DB. 2001. A Guide to Carotenoid Analysis in Food. ILSI, Washington DC, EEUU. 71 p.
- Rodríguez-Amaya DB y Kimura M. 2004. HarvestPlus Handbook for Carotenoid Analysis. HarvestPlus Technical Monographs 2, IFPRI-CIAT, Washington DC-Cali, EEUU-Colombia, 63 p.
- Rodríguez-Caicedo D, Núñez-López CE, Cotes-Torres JM y Rodríguez-Molano ME. 2011. Heritability of total protein content in diploid potato *Solanum tuberosum* group *Phureja*. *Bragantia* 70: 759-766.
- Rodríguez-Contreras A y Vargas-Ponce O. 2001. Nuevos registros de *Solanum* L. (*Solanaceae*) para el Bajío y regions adyacentes. *Acta Bot Mex.* 56: 1–8.
- Rodríguez-Saona L, Wrolstad R y Pereira C. 1997. Modeling the contribution of sugar, ascorbic acid, chlorogenic acid and amino acids to non-enzymatic browning of potato chips. *J Food Sci.* 62: 1001–1005.
- Rodríguez-Saona LE, Giusti MM y Wrolstad RE. 1998. Anthocyanin pigment composition of red-fleshed potatoes. *J Food Sci.* 63: 458--465.
- Rohlf FJ. 2001. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Versión 2.1, Exeter Software, Setauket, NY, EEUU.
- Romans A. 2005. The potato book. Frances Lincoln Publishers, Londres, RU, 128 p.
-

-
- Römer S, Lubeck J, Kauder F, Steiger S, Adomat C y Sandmann G. 2002. Genetic engineering of a zeaxanthin-rich potato by antisense inactivation and co-suppression of carotenoid epoxidation. *Metab Eng.* 4: 263–272.
- Römer S y Fraser PD. 2005. Recent advances in carotenoid biosynthesis, regulation and manipulation. *Planta* 221: 308-308.
- Rose D, Burgos G, Bonierbale M y Thiele G. 2009. Understanding the role of potatoes in the Peruvian diet: An approach that combines food composition with household expenditure data. *J Food Compos Anal.* 22: 525-532.
- Rosenthal GA y Berenbaum MR (eds.). 1992. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites* (2^o ed.). Academic Press, Londres, RU, 452 p.
- Rosenthal S y Jansky S. 2008. Effect of production site and storage on antioxidant levels in speciality potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *J Sci Food Agric.* 88: 2087–2092.
- Ross H. 1954. Die Vererbung der "Immunität" gegen das X-Virus in tetraploiden *Solanum acaule*. En: *Proceedings of the 9th International Congress of Genetics 1953*, Belagio, Italia, pp. 1128–1132.
- Ross H. 1958. Inheritance of extreme resistance to virus Y in *Solanum stoloniferum* and its hybrids with *Solanum tuberosum*. En: Quak F, Dijkstra J, Beemster ABR y Van der Want JPH (eds.), *Proceedings of the Third Conference on Potato Virus Diseases*, Lisse-Wageningen, 1957. Veenman and Zonen. Wageningen, Holanda, pp. 204–211.
- Ross HH. 1962. Über die Vererbung der Resistenz gegen den kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* W.) in kreuzungen von *Solanum famatinae* Bitt. Et Wittim. Mit *Solanum tuberosum* L. und mit *S. chacoense* Bitt. *Der Züchter* 32: 74-80.
- Ross H, Pasemann P y Nitzsche W. 1978. Glycoalkaloid content of potatoes and its relationship to location, year and taste. *Z Pflanzenzuchtg.* 80: 64-79.
- Ross H. 1986. Potato breeding-problems and perspectives. En: Horn W y Röbbelen G (eds.), *Advances in Plant Breeding* 13. Verlag Paul Parey, Berlín-Hamburg, Alemania, pp. 1-132.
- Ross JA y Kasum CM. 2002. Dietary flavonoids: Bioavailability, metabolic effects, and safety. *Ann Rev Nutr.* 22: 19–34.
- Roupe van der Voort J, Wolters P, Folkertsma R, Hutten R, van Zandvoort P, Vinke H, Kanyuka K, Bendahmane A, Jacobsen E, Janssen R y Bakker J. 1997. Mapping of the cyst nematode resistance locus *Gpa2* in potato using a strategy based on comigrating AFLP markers. *Theor Appl Genet.* 95: 874-880.
- Roupe van der Voort JNAM, Janssen GJW, Overmars H, Van Zandvoort PM, van Norel A, Scholten OE, Janssen R y Bakker J. 1999. Development of a PCR-based selection assay for root-knot nematode resistance (*Rmc1*) by a comparative analysis of the *Solanum bulbocastanum* genome. *Euphytica* 106: 187-195.
- Rousselle-Bourgeois F y Mugniéry D. 1995. Screening tuber-bearing *Solanum* spp. For resistance to *Globodera rostochiensis* Ro1 Woll. and *G. pallida* Pa 2/3 Stone. *Potato Res.* 38: 241-249.
- Rousselle P, Robert Y y Crosnier JD. 1996. La pomme de terre: Production, amelioration, ennemis et maladies, utilizations. INRA, París, Francia.
- Rousselle-Bourgeois F y Rousselle P. 1998. Mejora genética. En: Mundiprensa (ed.), *La patata*. Madrid, España, pp. 131-166.
- Rousselle P, Robert Y y Crosnier JC. 1999. *La patata*. Ed. Mundiprensa, Madrid, España, 298 p.
- Roze E. 1898. *Historie de la pomme de terre: Traitée aux points de vue historique, biologique, pathologique, cultural et utilitaire*. INRA, París, Francia, pp. 230-260.
- Ruiz de Galarreta JI, Carrasco A, Salazar A, Barrena I, Iturrutxa E, Marquínez R, Legorburu J y Ritter E. 1998. Wild *Solanum* species as resistance sources against different pathogens of potato. *Potato Res.* 41: 57-68.
- Ruiz de Galarreta JI, Pascualena J, Legorburu FJ y Ritter E. 2000. Obtención de nuevas variedades de patata adaptadas a las condiciones ambientales españolas. *Cuadernos de Fitopatología* 64: 16-23.
- Ruiz de Galarreta JI, Ezpeleta B, Pascualena J y Ritter E. 2006. Combining ability and correlations in early generations of potato. *Plant Breed.* 125: 183-186.
- Ruiz de Galarreta JI, Barandalla L, Lorenzo R, González J, Ríos DJ y Ritter E. 2007. Microsatellite variation in potato landraces from the island of La Palma. *Span J Agric Res.* 5: 186-192.
- Ruiz de Galarreta JI y Ríos DJ. 2008. Variedades de patata y papas españolas. Neiker, Vitoria-Gasteiz, España, pp. 8-25.
-

-
- Ruiz de Galarreta JI, Barandalla L, Ríos DJ, López R y Ritter E. 2011. Genetic relationships among local potato cultivars from Spain using SSR markers. *Genet Resour Crop Evol.* 58: 383–395.
- Ruiz de Galarreta JI, López-Pardo R, Tierno R, Alor N, Barandalla L, Haase N y Ritter E. 2015. Disease Resistance and Nutritional Properties of Tuber Bearing Native Potato Species and Old Spanish Cultivars. *J Agr Sci Tech.* 17: 935-947.
- Ruiz de Gordo J. 1981. La Patata de siembra en Alava. Historia, plagas y enfermedades. Caja Provincial de Alava (ed.), Vitoria-Gasteiz, España, 142 p.
- Rusinovci I, Aliu S, Fetahu S, Kaçiu S, Salihu S, Zeka D y Berisha D. 2012. Contents of mineral substances in the potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers depending on cultivar and locality in the agro-ecological conditions of Kosovo. *Acta Horticulturae* 960: 289-292.
- Ruttencutter GE, Haynes KG y Moll RH. 1979. Estimation of narrow sense heritability for specific gravity in diploid potato (*S. tuberosum* subsp. *phureja* y *stenotomum*). *Am Potato J.* 56: 447-453.
- Ryan CA, Narváez J, Pearce GL y McGurl BF. 2005. Methods for increasing the amount of protein in potato tubers. United States Patent Application: 200502234441.
- Rybin VA. 1929. Karyological investigation on some wild growing and indigenous cultivated potatoes of America. *Trudy po Prikladnoj Botanike Genetike i Selekcii* 20: 655–720.
- Rybin VA. 1933. Cytological investigation of the South American cultivated and wild potatoes, and its significance for plant breeding. *Trudy po Prikladnoj Botanike Genetike I Selekcii* 2: 3–100.
- Rye G. 1730. Considerations on Agriculture: Considerations on agriculture: treating of the several methods practised in different parts of the kingdom of Ireland. George Grierson, Two Bibles 1728, Dublín, Irlanda, 192 p.
- Sabaghnia N, Sabaghpour SH y Dehghani H. 2008. The use of an AMMI model and its parameters to analyse yield stability in multienvironment trials. *J Agric Sci.* 146: 571-581.
- Sagredo B, Mathias M, Kalazich J y De Jong W. 2004. Gene H1 detection of golden nematode (*Globodera rostochiensis*) resistance in INIA-Chile potato germplasm using molecular markers. *Sup ALAP.*
- Sagredo B, Mathias M, Barrientos C, Acuña I, Kalazich J y Santos-Rojas J. 2009. Evaluation of SCAR RysC3 marker of the *Ryadg* gene to select resistant genotypes to potato virus Y (PVY) in the INIA potato breeding Programme. *Chil J Agric Res.* 69: 305-315.
- Salaman RN. 1910. Male Sterility in Potatoes, a dominant Mendelian character; with Remarks on the Shape of the Pollen in Wild and Domestic Varieties. *J Linn Soc.* 39: 301-312.
- Salaman RN. 1911. The inheritance of colour and other characters in the potato. *J Genet.* 1: 6-46.
- Salaman RN y Lesley JW. 1922. Genetic studies in potatoes; sterility. *J Agric Sci.* 12: 31-39.
- Salaman RN. 1926. Potato Varieties. Universidad de Cambridge, Cambridge, RU,
- Salaman RN. 1949. The history and social influence of the potato. Universidad de Cambridge, Cambridge, RU, 768 p.
- Salmon W. 1710. Botanologia: The English Herbal or History of Plants. Dawkes I, Rhodes H y Taylor J, Londres, RU, 1340 p.
- Sanchez-Castillo CP, Dewey PJS, Aguirre A, Lara JJ, Vaca R, de la Barra PL, Ortiz M, Escamilla I y James WPT. 1998. The minerals of Mexican fruits and vegetables. *J Food Compos Anal.* 11: 340–356.
- Sanford LL y Sinden SL. 1972. Inheritance of potato Glycoalkaloids. *Am Potato J.* 49: 209-217.
- Sanford LL, Deahl KL, Sinden SL y Kobayashi RS. 1995. Glycoalkaloid Content in Tubers of a Hybrid and Back Cross Populations from *Solanum tuberosum* (x) *chaconense* Cross. *Am Potato J.* 72: 261-271.
- Sato N, Nishikawa K, Komura K y Hosaka K. 2006. Potato virus Y resistance gene, *Ry_{chc}*, mapped to the distal end of potato chromosome 9. *Euphytica* 149: 367-372.
- Sattarzadeh A, Achenbach U, Lübeck J, Strahwald J, Tacke E, Hofferbert HR, Rothsteyn T y Gebhardt C. 2006. Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as bases for developing a PCR-based marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3. *Mol Breed.* 18: 301-312.
- Schieber A y Saldaña M. 2009. Potato peels: A source of nutritionally and pharmacologically interesting compounds-A review. *Food* 3: 23–29.
- Schmiediche PE, Hawkes JG y Ochoa CM. 1982. The breeding of the cultivated potato species *Solanum juzepczukii* and *S. curtilobum*. II. The resynthesis of *S. juzepczukii* and *S. curtilobum*. *Euphytica* 31: 395–707.
-

-
- Schramm DD, Karim M, Schrader HR, Holt RR, Kirkpatrick NJ, Polagruto JA, Ensunsa JL, Schmitz HH y Keen CL. 2003. Food effects on the absorption and pharmacokinetics of cocoa flavanols. *Life Sci.* 73: 857-869.
- Scotti N, Valkov V y Cardí T. 2011. Improvement of plastid transformation efficiency in potato by using vectors with homologous flanking sequences. *GM Crops.* 2: 89 – 91.
- Searle SR. 1961. Phenotypic, Genetic and Environmental Correlations. *Biometrics* 17: 474-480.
- Searle SR. 1971. Topics in variance component estimation. *Biometrics* 27: 1–74.
- Shakya R y Navarre DA. 2006. Rapid screening of ascorbic acid, glycoalkaloids, and phenolics in potato using high-performance liquid chromatography. *J Agric Food Chem.* 54: 5253-5260.
- Sharma KD, Karki S, Thakur NS y Attri S. 2012. Chemical composition, functional properties and processing of carrots – a review. *J Food Sci Tech.* 49: 22-32.
- Shingai PK, Sarma BK y Srivastava JS. 2011. Phenolic acid content in potato peel determines natural infection of common scab caused by *Streptomyces* spp. *World J Microb Biot.* 27: 1559-1567.
- Shukla GK. 1972. Some statistical aspects of partitioning genotype x environment components of variability. *Heredity* 29: 237–245.
- Silva-Beltrán NP, Chaidez-Quiroz C, López-Cuevas O, Ruiz-Cruz S, López-Mata MA, Del Toro-Sánchez CL, Márquez-Ríos E y Ornelas-Paz JJ. 2016. Phenolic compounds of potato peel extracts: their antioxidant activity and protection against human enteric viruses. *J Microbiol Biotechnol.* doi: 10.4014/jmb.1606.06007.
- Simmonds NW. 1969. Scottish Plant Breeding Station, Forty-Eight Annual Report 1968-69, 181 p.
- Simmonds NW. 1977. Relations between specific gravity, dry matter content and starch content of potatoes. *Potato Res.* 20: 137-140.
- Sinden SL, Webb RE y Sandford LL. 1978. Genetic potencial for increasing ascorbic acid content in potatoes. *Am Potato J.* 55: 394-395.
- Singh J, Kaur L y McCarthy OJ A. 2009. Potato Starch and its Modification. En: Singh J y Kaur L (eds.), *Advances in Potato Chemistry and Technology.* Academic Press, EEUU, pp. 273-318.
- Singh P y Saldaña M. 2011. Subcritical water extraction of phenolic compounds from potato peel. *Food Res Int.* 44: 2452–2458.
- Skrabule I, Murniece R y Kirhnere I. 2013. Evaluation of Vitamins and Glycoalkaloids in Potato Genotypes Grown Under Organic and Conventional Farming Systems. *Potato Res.* 56: 259-276.
- Slater AT, Wilson GM, Cogan NOI, Forster JW y Hayes BJ. 2014. Improving the analysis of low heritability complex traits for enhanced genetic gain in potato. *Theor Appl Genet.* 127: 809-820.
- Sliwka J, Jakuczun H, kamiński P y Zimnoch-Guzowska E 2010. Marker-assisted selection of diploid and tetraploid potatoes carrying Rpi-phu1, a major gene for resistance to *Phytophthora infestans*. *J Appl Genet.* 51: 133-140.
- Smeltzer GG y MacKay DC. 1963. The influence of gibberellic acid seed treatment and seed spacing on yield and tuber size of potatoes. *Am Potato J.* 40: 377-380.
- Smith JSC y Smith OS. 1989. The description and assessment of distances between inbred lines of maize: The utility of morphological, biochemical, and genetic descriptors and a scheme for the testing of distinctiveness between inbred lines. *Maydica* 34: 151-161.
- Sneath PH y Sokal R. 1973. Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco CA, EEUU, 573 p.
- Snyder JC, Desborough SL y Holm DG. 1977. Accumulation of protein, non-protein nitrogen and starch during tuber growth of three potato cultivars. *Am Potato J.* 54: 545-555.
- Snyder JC y Desborough SL. 1978. Rapid Estimation of Potato Tuber Total Protein Content with Coomassie Brilliant Blue G-250. *Theor Appl Genet.* 52: 135-139.
- Sokal RR. 1958. Quantification of Systematic Relationships and of Phylogenetic Trends. Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology (17-25 de Agosto de 1956), Montreal, Canadá. 1: 409-415.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1962. The Comparison of Dendrograms by Objective Methods. *Taxon* 11: 33-40.
- Sokal RR. 1963. The Principles and Practice of Numerical Taxonomy. *Taxon* 12: 190-1999.
- Sokal RR y Sneath PH. 1963. Principles of Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco, CA, EEUU.
- Sokal RR. 1986. Phenetic Taxonomy: Theory and Methods. *Annu Rev Ecol Syst.* 17: 423-442.
- Solms J. 1971. Nonvolatile Compounds and the Flavour of Foods. En: Ohloff G y Thomas AF (eds.), *Gustation and Olfaction.* Academic Press, Nueva York, EEUU, pp. 92-110.
- Solms J, Wyler R. 1979. Taste components of potatoes. En: Boudreau JC (ed.), *Food Taste Chemistry.* American Chemical Society, Washington DC, pp. 175-84.
-

- Song Y, Hepting L, Schweizer G, Hartl L, Wezel G y Schwarzfischer A. 2005. Mapping of extreme resistance to PVY (*Ry_{adg}*) on chromosome XII using anther-culture-derived primary dihaploid potato lines. *Theor Appl Genet.* 111: 879-887.
- Sorri VA, Watanabe KN y Valkonen JPT. 1999. Predicted kinase-3a motif of a resistance gene analogue as a unique marker for virus resistance. *Theor Appl Genet.* 99: 164-170.
- Sowokinos JR. 2001. Biochemical and molecular control of cold-induced sweetening in potatoes. *Am J Potato Res.* 7: 221-236.
- Spicer P y Dionne L. 1961. Use of Gibberellin to Hasten Germination of *Solanum* Seed. *Nature* 189: 327-328.
- Spooner DM y van den Berg RG. 1992. An analysis of recent taxonomic concepts in wild potatoes. *Genet Res Crop Evol.* 39: 23-37.
- Spooner DM, Anderson GJ, y Jansen RK. 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes, and pepinos (*Solanaceae*). *Am J Bot.* 80: 676-688.
- Spooner D y Castillo R. 1997. Reexamination of series relationships of South American wild potatoes (*Solanaceae: Solanum* sect. *Petota*): evidence from chloroplast DNA restriction site variation. *Am J Bot.* 84: 671-685.
- Spooner DM y Hijmans RJ. 2001. Potato systematics and germplasm collecting, 1989-2000. *Am J Potato Res.* 78: 237-268.
- Spooner DM, Hettterscheid WLA, van den Berg RG y Brandenburg W. 2002. Plant nomenclature and taxonomy: An horticultural and agronomic perspective. *Hort Rev.* 28: 1-60.
- Spooner DM, Van den Berg RG, Rodríguez A, Bamberg J, Hijmans RJ y Lara-Cabrera SI. 2004. Wild Potatoes (*Solanum* section *Petota*) of North and Central America. *Syst Bot Monogr.* 68: 1- 209.
- Spooner DM y Hettterscheid WLA. 2005. Origins, evolution, and group classification of cultivated potatoes. En: Motley TJ, Zerega N y Cross H (eds.), Darwin's harvest: New approaches to the origins, evolution and conservation of crops. Univ. de Columbia, Nueva York, EEUU, pp. 285-307.
- Spooner DM, McLean K, Ramsay G, Waugh R y Bryan GJ. 2005a. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proc Natl Acad Sci USA.* 102: 14694-14699.
- Spooner DM, Nuñez J, Rodríguez F, Naik PS y Ghislain M. 2005b. Nuclear and chloroplast DNA reassessment of the origin of Indian potato varieties and its implications for the origin of the early European potato. *Theor Appl Genet.* 110: 1020-1026.
- Spooner DM y Salas A. 2006. Structure, Biosystematics, and Genetic Resources. En: Gopal J y Khurana SMP (eds.), Handbook of Potato Production, Improvement, and Postharvest Management. Food Products Press, Nueva York, NY, EEUU, pp. 1-39.
- Spooner DM, Nuñez J, Trujillo G, del Rosario Herrera M, Guzmán F y Ghislain M. 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *Proc Natl Acad Sci USA.* 104: 19398-19403.
- Spooner DM, Ames M, Fajardo D y Rodríguez F. 2009. Species boundaries and interrelationships of *Solanum* sect. *Petota* (wild and cultivated potatoes) are drastically altered as a result of PBI-funded research. Annual Meeting Botany and Mycology 2009.
- Spooner DM, Gavrilenko T, Jansky SH, Ovchinnikova A, Krylova E, Knapp S y Simon R. 2010. Ecogeography of ploidy variation in cultivated potato (*Solanum* Sect. *Petota*). *Am J Bot.* 97: 2049-2060.
- Sprague GF y Tatum LA. 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J Am Soc Agron.* 34: 923-932.
- Spychalla JP y Desborough SL. 1990. Super oxide dismutase, catalase, and α -tocopherol content of stored potato tubers. *Plant Physiol.* 94: 1214-1218.
- Sseruwu G. 2012. Breeding of Sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) for Storage Root Yield and Resistance to *Alternaria* Leaf Petiole and Stem Blight (*Alternaria* spp.) in Uganda (Tesis doctoral). UKZN, Durban, Sudáfrica, 193 p.
- Stahl W y Sies H. 2002. Bioactivity and protective effects of natural carotenoids. *Biochimica et Biophysica Acta* 30: 101-107.
- Stahl W, Ale-Agha N y Polidori MC. 2002. Non-antioxidant properties of carotenoids. *Biol Chem.* 383: 553-558.
- Stalmach A, Williamson G y Crozier A. 2014. Impact of dose on the bioavailability of coffee chlorogenic acids in humans. *Food Funct.* 5: 1727-1737.
-

-
- Stebbins GL Jr. 1950. Variation and evolution in plants. Univ. de Columbia, Nueva York, NY, EEUU, pp. 298–379.
- Stefanska B, Karlic H, Varga F, Kabianowska-Majewska K y Haslberg AG. 2012. Epigenetic mechanisms in anti-cancer actions of bioactive food components – the implications in cancer prevention. *Br J Pharmacol.* 167: 279-297.
- Stegemann H. 1975. Properties of and physiological changes in storage proteins. En: Harborne JB y van Sumere CF (eds.), *The Chemistry and Biochemistry of Plant Proteins*. Academic Press, Oxford, RU, pp. 71-88.
- Stegemann H y Loescheke VL. 1976. Index of European Potato Varieties. *Mitteilungen Aus Der Biologischen Bundesanstalt für Landund Forstwirtschaft*. Paul Parey, Berlín, Alemania.
- Stegeman H. 1979. Characterization of proteins from potatoes and the “Index of European Varieties”. En: Hawkes JG, Lester RN y Skelding AD (eds.), *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, Londres, pp. pp. 279-284.
- Stift M, Berenos C, Kuperus P y Van Tienderen P. 2008. Segregation Models for Disomic, Tetrasomic and Intermediate Inheritance in Tetraploids: A General Procedure Applied to Rorippa (Yellow Cress) Microsatellite Data. *Genetics* 179: 2113-2123.
- Storey RMJ y Davies HV. 1992. Tuber quality. En: Harris PM (ed.), *The Potato Crop* (2º ed.). Chapman and Hall, Londres, RU, pp. 507–569.
- Storey M. 2007. The harvested crop: nutritional value. En: Vreugdenhil D, Bradshaw J, Gebhardt CH, Govers F, Mackerron DKL, Taylos MA y Ross HA (eds.), *Potato Biology and Biotechnology. Advances and Perspectives*. Elsevier, Oxford, pp. 441–470.
- Storey ML y Anderson PA. 2013. Contributions of White Vegetables to Nutrient Intake: NHANES 2009--2010. *Adv Nutr Int Rev J.* 4: 335S-344S.
- Stuart W. 1937. *The potato: Its culture, uses, history and classification*. JB Lippincott Co., Philadelphia, PA, EEUU. pp. 369–383.
- Stushnoff C, Holm D, Thomson MD, Jiang W, Thomson HJ, Joice NI y Wilson P. 2008. Antioxidant properties of Cultivars and Selections from the Colorado Potato Breeding Program. *Am J Potato Res.* 85: 267-276.
- Stushnoff C, Ducreux LJM, Hancock RD, Hedley PE, Holm DG, McDougall GJ, McNicol JW, Morris J, Morris WL, Sungurtas JA, Verrall SR, Zuber T y Taylor MA. 2010. Flavonoid profiling and transcriptome analysis reveals new gene–metabolite correlations in tubers of *Solanum tuberosum* L. *J Exp Bot.* 61: 1225-1238.
- Subramanian N. 2012. Genetics of mineral accumulation in potato tubers. Univ. de Nottingham, Nottingham, RU, 338 p.
- Suda I, Oki T, Masuda M, Nishiba Y, Furuta S, Matsugano K, Sugita K y Terahara N. 2002. Direct absorption of acylated anthocyanin in purple-fleshed sweet potato into rats. *J Agric Food Chem.* 50: 1672-1676.
- Summer JB. 1924. The estimation of sugar in diabetic urine using dinitrosalicylic acid. *J Biol Chem.* 62: 287-290.
- Summer JB. 1925. A more specific reagent for the determination of sugar in urine. *J Biol Chem.* 62: 393.
- Swain JF, McCarron PB, Hamilton EF, Sacks FM y Appel LJ. 2008. Characteristics of the diet patterns tested in the optimal macronutrient intake trial to prevent heart disease (OmniHeart): options for a healthy diet. *J Am Diet Assoc.* 108: 257–265.
- Swaminathan MS. 1958. The origin of the early European potato: Evidence from Indian varieties. *Indian J Genet Plant Breed.* 18: 8–15.
- Swaminathan MS y Magoon ML. 1961. Origins and cytogenetics of the commercial potato. *Adv Genet.* 10: 217–256.
- Swiezynski KM. 1978. Selection of individual tubers in potato breeding. *Theor Appl Genet.* 53: 71-80.
- Świeżyński KM y Zimnoch-Guzowska E. 2000. Breeding potato cultivars with tubers resistant to *Phytophthora infestans*. *Potato Res.* 44: 97-117.
- Szajko K, Chrzanowska M, Witek K, Strzelczyk-Zyta D, Zagórska H, Gebhardt C, Henning J y Marczewski W. 2008. The novel gene Ny-1 on potato chromosome IX confers hypersensitive resistance to Potato virus Y and is an alternative to Ry genes in potato breeding for PVY resistance. *Theor Appl Genet.* 116: 297-303.
- Szajko K, Strzelczyk-Zyta D y Marczewski W. 2014. Ny-1 and Ny-2 genes conferring hypersensitive response to potato virus Y (PVY) in cultivated potatoes: mapping and marker-assisted selection validation for PVY resistance in potato breeding. *Mol Breed.* 34: 267-271.
-

- Tahvonen R, Hietanen RM, Sihvonen J y Salminen E. 2006. Influence of different processing methods on the glycemic index of potato (Nicola). *J Food Compos Anal.* 19: 372-378.
- Tai GCC. 1974. A method for quantitative genetic analysis of early clonal generation seedlings of an asexual crop with special application to a breeding population of the potato (*Solanum tuberosum* L.). *Theor Appl Genet.* 45: 150-156.
- Tai GCC. 1975. Effectiveness of visual selection for early clonal generation seedlings of potato. *Crop Sci.* 15: 15-18.
- Tai GCC. 1976. Estimation of general and specific combining ability in potato. *Can J Genet Cytol.* 18: 463-470
- Tai GCC y Young DA. 1984. Early generation selection for important agronomic characteristics in a potato breeding population. *Am Potato J.* 61: 419-434.
- Tai GCC y de Jong H. 1997. A comparison of Performance of Tetraploid Progenies Produced by Diploids and Their Vegetatively Doubled (tetraploid) Counterpart Parents. *Theor Appl Genet.* 94: 303-308.
- Takeuchi T, Sasaki J, Suzuki T, Horita H y Iketani S. 2008. High-resolution maps and DNA markers of the potato virus Y resistance gene *Ryhc* and the potato cyst nematode resistance gene *H1*. *Breed Res.* 10: 148.
- Talburt WF y Smith O. 1987. Potato processing (4^o ed.). Avi Pob. Book Ed., Westport, CT, EEUU, 796 p.
- Tarasuk V. 2001. Dietary factors associated with reported food insecurity. USDA/ERS Second Food Security Measurement and Research Conference/FANRR-11-2. pp. 59-71.
- Tarazona-Díaz MP y Aguayo E. 2013. Assessment of by-products from fresh-cut products for reuse as bioactive compounds. *Food Sci. Technol. Int Cienc Tecnol. Los Aliment Int.* 19: 439-446.
- Tareke E, Rydberg P, Karlsson P, Eriksson S y Törnqvist M. 2000. Acrylamide: a cooking carcinogen? *Chem Res Toxicol.* 13: 517-522.
- Tan MYA, Park TH, Alles R, Hutten RCB., Visser RGF y van Eck HJ. 2009. GpaXI^{tar} originating from *Solanum tarijense* is a major resistance locus to *Globodera pallida* and is localised on chromosome 11 of potato. *Theor Appl Genet.* 119: 1477-1487.
- Tarn TR, Tai GCC, De Jong H, Murphy AM y Seabrook JEA. 1992. Breeding potatoes for long day temperate climates. *Plant Breed Rev.* 9: 217-332.
- Tarn JS, Wang JJ, Flood V, Rochtschina E, Smith W y Mitchell P. 2008. Dietary antioxidants and the long-term incidence of age related macular degeneration: the Blue Mountains Eye Study. *Ophthalmol.* 115: 334-341.
- Templeton-Sommers KM y Collins WW. 1986. Heritability of regeneration in tissue cultures of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Theor Appl Genet.* 71: 835-41.
- Teow CC, Truong VD, McFeeters RF, Thompson RL, Pecota KV y Yencho GC. 2007. Antioxidant activities, phenolic and β -carotene contents of sweet potato genotypes with varying flesh colours. *Food Chem.* 103: 829-838.
- Terrazas F, Cadima X, García R y Zeballos J. 2008. Catálogo Etnobotánico de Papas Nativas: tradición y cultura de los ayllus del norte Potosí y Oruro. PROINPA, Cochabamba, Bolivia.
- The Plant List. 2013. The Plant List: A Working List of all Plant Species. URL: <http://www.theplantlist.org/>
- The Potato Genome Sequencing Consortium. 2011. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature* 475: 189-197.
- Theed ST y Phillips RD. 1995. Changes of dietary fiber and starch composition of processed potato products during domestic cooking. *Food Chem.* 52: 301-304.
- Thomas P. 1981. Involvement of polyphenols in the after-cooking darkening of gamma irradiated potatoes. *J Food Sci.* 46: 1620-1621.
- Thomas P. 1982. Wound induced suberization and periderm development in potato tubers as affected by temperature and gamma-irradiation. *Potato Res.* 25: 155-164.
- Thompson PG, Haynes FL y Moll RH. 1980. Estimation of genetic variance components and heritability for tuber dormancy in diploid potatoes. *Am Potato J.* 57: 39-46.
- Thompson LU, Yoon JH, Jenkins DJ, Wolever TM y Jenkins AL. 1984. Relationship between polyphenol intake and blood glucose response of normal and diabetic individuals. *Am J Clin Nutr.* 39: 745-751.
- Thybo AK, Christianson J, Kaack K y Peterson MA. 2006. Effect of cultivars, wound healing, and storage on sensory quality and chemical components in pre-peeled potatoes. *LWT Food Sci Technol.* 39: 166-76.
-

-
- Thygesen LG, Thybo AK y Engelsen SB. 2001. Prediction of sensory texture quality of boiled potatoes from low-field ¹H NMR of raw potatoes. The role of chemical constituents. *Lebensm Wiss Technol.* 34: 469–477.
- Tierno R, Hornero-Méndez D, Gallardo-Guerrero L, López-Pardo R y Ruiz de Galarreta JI. 2015. Effect of boiling on the total phenolic, anthocyanin and carotenoid concentrations of potato tubers from selected cultivars and introgressed breeding lines from native potato species. *J Food Compos Anal.* 41: 58-65.
- Tierno R, López A, Riga P, Arazuri S, Jarén C, Benedicto L y Ruiz de Galarreta JI. 2016. Phytochemicals determination and classification in purple and red fleshed potato tubers by analytical methods and near infrared spectroscopy. *J Sci Food Agric.* 96: 1888-1899.
- Timberlake CF. 1988. The Biological Properties of Anthocyanin Compounds. *NATCOL Quart Bullet.* 1: 4-15.
- Timberlake CF y Henry BS. 1988. Anthocyanins as natural food colorants. *Prog Clin Biol Res.* 280:107.
- Tiwari JK, Gopal J Y Singh BP. 2012. Marker assisted selection for virus resistance in potato: options and challenges. *Potato J.* 39: 101-117.
- Todd S, Truong VD, Pecota KV y Yencho C. 2015. Combining Ability of Sweetpotato Germplasm for Yield, Dry Matter Content and Anthocyanin Production. *J Am Soc Hort Sci.* 140: 272-279.
- Toledo A y Burlingame B. 2006. Biodiversity and nutrition: A common path toward global food security and sustainable development. *J Food Compos Anal.* 19: 477–483.
- Toma RB, Orr PH, D'appolonia B, Dintzis FR y Tabekhia MM. 1979. Physical and chemical properties of potato peel as a source of dietary fiber in bread. *J Food Sci.* 44: 1403-1407.
- Toma RB y Leung HK. 1987. Determination of reducing sugars in French fried potatoes by 3,5-dinitrosalicylic acid. *Food Chem.* 29:33.
- Toxopeus HJ y Huijsman CA. 1953. Breeding for resistance to potato root eelworm I. Preliminary data concerning the inheritance and the nature of resistance. *Euphytica* 2: 180-186.
- Trognitz BR. 1991. Comparison of different pollen viability assays to evaluate pollen fertility of potato dihaploids. *Euphytica* 56: 143-148.
- Trognitz BR. 1998. Inheritance of resistance in potato to lesion expansion and sporulation by *Phytophthora infestans*. *Plant Path.* 47: 712-722.
- True RH, Hogan JM, Augustin J, Johnson SJ, Teitzel C, Toma RB y Shaw RL. 1978. Mineral composition of freshly harvested potatoes. *Am Potato J.* 55: 511–519.
- True RH, Hogan JM, Augustin J, Johnson SJ, Teitzel C, Toma RB y Orr P. 1979a. Mineral composition of freshly harvested potatoes. *Am Potato J.* 56: 339–350.
- True RH, Hogan JM, Augustin J, Johnson SR, Teitzel C, Toma RB y Orr P. 1979b. Changes in the nutrient composition of potatoes during home preparation: III. Minerals. *Am Potato J.* 56: 339-350.
- Tosun BN y Yücecan S. 2008. Influence of commercial freezing and storage on vitamin C content of some vegetables. *Int Journal Food Sci Tech.* 43: 316–321.
- Tudela JA, Cantos E, Espín JC, Tomás-Barberán FA y Gil MI. 2002. Induction of antioxidant flavonol biosynthesis in fresh-cut potatoes. effect of domestic cooking. *J Agric Food Chem.* 50: 5925-5931.
- Tudela JA, Espín JC y Gil MI. 2002. Vitamin C retention in fresh-cut potatoes. *Postharvest Biol Technol.* 26: 75-84.
- Turakainen M, Hartikainen H y Seppanen MM. 2004. Effects of selenium treatments on potato (*Solanum tuberosum* L.) growth and concentrations of soluble sugars and starch. *J Agric Food Chem.* 52: 5378-5382.
- Turner SJ, Stone AR y Perry JN. 1983. Selection of potato cyst-nematodes on resistant *Solanum vernei* hybrids. *Euphytica* 32: 911-917.
- Ugarte ML y Iriarte V. 2000. Papas Bolivianas: catálogo de cien variedades nativas. PROINPA, Cochabamba, Bolivia.
- Ugawa T y Kurihara K. 1994. Enhancement of canine taste responses to umami substances by salts. *Am J Physiol.* 266: 944-949.
- Ugent D. 1970. The potato: what is the origin of this important crop plant, and how did it first become domesticated? *Science* 170: 1161-1166.
- Ugent D, Dillehay T y Ramirez C. 1987. Potato remains from a late Pleistocene settlement in southcentral Chile. *Econ Bot.* 41: 17–27.
- Uhrig H y Wenzel G. 1981. *Solanum gourlayi* Hawkes as a source of resistance against the white potato cyst nematode *Globodera pallida* Stone. *Z Pflanzenzüchtg.* 86: 148-157.
-

-
- Umaerus M. 1970. Influence of environmental conditions on potatoes with special reference to plant breeding under Swedish conditions. *Acta Acad Regiae Sci Upsaliensis* 13: 196 p.
- UPOV. 2004. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability: Potato (*Solanum tuberosum* L.). UPOV, Génova, Suiza, TG23/6, 35 p.
- USDA. 1948. Potato Preferences Among Household Consumers. USDA Misc. Pub. 667, 119 p.
- USDA. 2014. Potatoes. USDA. URL: <http://www.ers.usda.gov/>
- USDA. 2015. USDA National Nutrient Database for Standard Reference. Nutrient List SR28 Reports by Single Nutrients. USDA, WDC, EEUU. URL: <https://ndb.nal.usda.gov/ndb/>
- Vahteristo L, Lehtikoinen K, Ollilainen V y Varo P. 1997. Application of an HPLC assay for the determination of folate derivatives in some vegetables, fruits and berries consumed in Finland. *Food Chem.* 59: 589-597.
- Valcárcel J, Reilly K, Gaffney M y O'Brien. 2015. Total Carotenoids and L-Ascorbic Acid Content in 60 Varieties of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Grown in Ireland. *Potato Res.* 58: 29-41.
- Valcárcel J, Reilly K, Gaffney M y O'Brien. 2016. Levels of potential bioactive compounds including carotenoids, vitamin C and phenolic compounds, and expression of their cognate biosynthetic genes vary significantly in different varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown under uniform cultural conditions. *J Sci Food Agric.* 96: 1018-1026.
- Valdunciel-Pérez JM. 2000. Patatas calidad, Métodos de valoración. INIA, Madrid, España, 13 p.
- Vales MI, Ottoman RJ, Ortega JA, Yilma S y Karaagac E. 2010. Marker assisted selection for PVY resistance in tetraploid potatoes. *Acta Hort.* 859: 409-416.
- Valkonen JPT y Somersalo S. 1996. Patterns and barriers of cell-to-cell movement and lack of systemic spread of tobacco etch potyvirus (TEV-GUS) in *Solanum brevidens*. *Plant Sci.* 113: 221-228.
- Valkonen JPT, Jones RAC, Slack SA y Watanabe KN. 1996a. Resistance specificities to viruses in potato: Standardization of nomenclature. *Plant Breed.* 115: 433-438.
- Valkonen JPT, Keskitalo M, Vasara T y Pietila L. 1996b. Potato glycoalkaloids: A burden or a blessing? *Crit Rev Plant Sci.* 15: 1-20.
- Valkonen JPT, Wiegmann K, Hämäläinen JH, Marczewski W y Watanabe KN. 2007. Evidence for utility of the same PCR-based markers for selection of extreme resistance to Potato Virus Y controlled by *Rysto* of *Solanum stoloniferum* derived from different sources. *Ann Appl Bio.* 152: 121-130.
- Vallejo RL, Collins WW, Schiavone RD, Lommel SA y Young JB. 1994a. Extreme resistance to infection by potato virus Y and potato virus X in an advanced hybrid *Solanum phureja*-*S. stenotomum* diploid potato population. *Am Potato J.* 71: 617-628.
- Vallejo RL, Collins WW y Schiavone RD. 1994b. Genetics and Incorporation of glandular trichomes and polyphenol oxidase activity into an advanced *Solanum phureja*-*S. stenotomum* diploid potato population. *J Am Soc Hort Sci.* 119: 824-828.
- Valluru R, Christ BJ y Haynes KG. 2004. Inheritance of resistance to *Fusarium* tuber rot in potatoes. *Am J Potato Res.* 81:93.
- Van den Berg RG, Miller JT, Ugarte ML, Kardolus JP, Villand J, Nienhuis J y Spooner DM. 1998. Collapse of morphological species in the wild potato *Solanum brevicaulle* complex (*Solanaceae*: sect. *Petota*). *Am J Bot.* 85: 92-109.
- Van der Biezen EA y Jones JDG. 1998. Plant disease resistance proteins and the gene-for-gene concept. *Trends Biochem Sci.* 23: 454-456.
- Van der Voort J.R., Wolters P, Folkertsma R, Hutten R, van Zandvoort P, Vinke H, Kanyuka K, Bendahmane A, Jacobsen E, Janssen R y Bakker J. 1997. Mapping of the cyst nematode resistance locus *Gpa2* in potato using a strategy based on comigrating AFLP markers. *Theor Appl Genet.* 95: 874-880.
- Van der Voort JR, Lindeman W, Folkertsma R, Hutten R, Overmars H, van der Vossen E, Jacobsen E y Bakker J. 1998. A QTL for broad-spectrum resistance to cyst nematode species (*Globodera* spp.) maps to a resistance gene cluster in potato. *Theor Appl Genet.* 96: 654-661.
- Van der Voort JR, van der Vossen E, Bakker E, Overmars H, van Zandvoort P, Hutten R, Lankhorst RK y Bakker J. 2000. Two additive QTLs conferring broad-spectrum resistance in potato to *Globodera pallida* are localized on resistance gene clusters. *Theor Appl Genet.* 101: 1122-1130.
- Van der Vossen EAG, van der Voort J, Kanyuka K, Bendahmane A, Sandbrink H, Baulcombe DC, Bakker J, Stiekema WJ y Klein-Lankhorst RM. 2000. Homologues of a Single Resistance-Gene Cluster in Potato Confer Resistance to Distinct Pathogens: A Virus and a Nematode. *Plant J.* 23:567-576.
-

-
- Van der Vossen E, Sikkema A, Hekkert BTL, Gros J, Stevens P, Muskens M, Wouters D, Pereira A, Stiekema W y Allefs S. 2003. An ancient R gene from the wild potato species *Solanum bulbocastanum* confers broad-spectrum resistance to *Phytophthora infestans* in cultivated potato and tomato. *Plant J.* 36: 867-882.
- Van Dijk C, Fischer M, Holm J, Beekhuizen JG, Stolle-Smits T y Boeriu C. 2002. Texture of cooked potatoes (*Solanum tuberosum*). 1. Relationships between dry matter content, sensory-perceived texture, and near-infrared spectroscopy. *J Agric Food Chem.* 50: 5082-5088.
- Van Eck HJ, Jacobs JME, Van Dijk J, Stiekema WJ y Jacobsen E. 1993. Identification and mapping of three flower colour loci of potato (*S. tuberosum*) by RFLP analysis. *Theor Appl Genet.* 86: 295-300.
- Van Eck HJ, Jacobs JME, Van den Berg PMMM, Stiekema WJ y Jacobsen E. 1994. The inheritance of anthocyanin pigmentation in potato (*Solanum tuberosum* L.) and mapping of tuber skin colour loci using RFLPs. *Heredity* 73: 410-421.
- van Marle JT, Stolle-Smits T, Donkers J, van Dijk C, Voragen AGJ y Recourt K. 1997. Chemical and microscopic characterization of potato (*Solanum tuberosum* L.) cell walls during cooking. *J Agric Food Chem.* 45: 50-58.
- Van Tauren R, Magda A, Hoekstra R y van Hintum Th JL. 2004. Genetic and economic aspects of marker-assisted reduction of redundancy from a wild potato germplasm collection. *Gen Res Crop Evol.* 51: 277-290.
- Vainionpaa J, Kervinen R, De Prado M, Laurila E, Kari M, Mustonen L y Ahvaneainen R. 2000. Exploration of storage and process tolerance of different potato cultivars using principal component and canonical correlation analyses. *J Food Eng.* 44: 47-61.
- Vazquez-Rovere C, Asurmendi S y Hop HE. 2001. Transgenic resistance in potato plants expressing potato leaf roll virus (PLRV) replicase gene sequences in RNA-mediated and suggest the involvement of post-transcriptional gene silencing. *Arch Vitol.* 146: 1337-1353.
- Veilleux RE, Shen LY y Paz MM. 1995. Analysis of the genetic composition of anther-derived potato by Randomly Amplified Polymorphic DNA and Simple Sequence Repeats. *Genome* 38: 1153-1162.
- Verde-Méndez CM, Rodríguez-Delgado MA, Rodríguez-Rodríguez EM y Díaz-Romero C. 2004. Content of free phenolic compounds in cultivars of potatoes harvested in Tenerife (Canary Islands). *J Agric Food Chem.* 52: 1323-1327.
- Vermerris W y Nicholson R. 2006. Phenolic Compounds and their Effect on Human Health. En: Phenolic Compound Biochemistry. Springer, Amsterdam, Holanda, pp. 235-255.
- Vershinin A. 1999. Biological functions of carotenoids – diversity and evolution. *BioFactors* 10: 99-104.
- Vilma H. 2010. NCD II Combined Factorial Analysis. CIP, Lima, Perú. URL: <https://research.cip.cgiar.org/>
- Vimala B, Nambisan B y Hariprakash B. 2011. Retention of carotenoids in orange-fleshed sweet potato during processing. *J Food Sci Technol.* 48: 520-524.
- Visser RGF, Bachem CWB, Boer JM, Bryan GJ, Chakrabati SK, Feingold S, Gromadka R, Ham RCHJ, Huang S, Jacobs JME, Kuznetsov B, Melo PE, Milbourne D, Orjeda G, Sagredo B y Tang X. 2009. Sequencing the potato genome: outline and first results to come from the elucidation of the sequence of the world's third most important food crop. *Am J Potato Res.* 86: 418-429.
- Volkov RA, Komarova NY, Panchuk II y Hemleben V. 2003. Molecular evolution of rDNA external transcribed spacer and phylogeny of sect. *Petota* (genus *Solanum*). *Mol Phylogenet Evol.* 29: 187-202.
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M y Zabeau M. 1995. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res.* 23: 4407-4414.
- Waldron BL. 2003. Calculating Additive Genetic Correlation Using ANOVA and the Sum Method of Estimating Covariance. En: Kang MS (ed.), Handbook of Formulas and Software for Plant Geneticists and Breeders. Food Products Press, Oxford, NY, EEUU, pp. 109-114.
- Wang Q, Cao Y, Zhou L, Jiang C, Feng Y y Wei S. 2015. Effects of postharvest curing treatment on flesh colour and phenolic metabolism in fresh-cut potato products. *Food Chem.* 169: 246-254.
- Watanabe KN, Orrillo M, Vega S, Masuelli R y Ishiki K. 1994. Potato germ plasm enhancement with disomic tetraploid *Solanum acaule*. II. Aseessment of breeding value of tetraploid F₁ hybrids between tetrasomic tetraploid *S. tuberosum* and *S. acaule*. *Theor Appl Genet.* 88: 135-140.
- Watanabe KN, Orrillo M, Vega S, Hurtado A, Valkonen JPT, Pehu E y Tanksley SD. 1995a. Overcoming crossing barriers between non-tuber bearing and tuber-bearing *Solanum* species: Towards potato germplasm enhancement with a broad spectrum of solanaceous genetic resources. *Genome* 38: 27-35.
-

-
- Watanabe KN, Orrillo M y Golmirzaie AM. 1995b. Potato germplasm enhancement for resistance to biotic stresses at CIP. Conventional and biotechnology assisted approaches using a wide range of *Solanum* species. *Euphytica*. 85: 457-464.
- Watanabe JA y Watanabe KN. 2000. Pest resistance controlled by quantitative loci and molecular breeding strategies in tuber bearing *Solanum*. *Plant Biotech*. 17: 1-16.
- Watanabe KN, Ortiz R y Watanabe JA. 2002. Breeding Potencial and Transmisión of Traits in 4x-2x Crosses: Potato. En: Razdan MK y Mattoo AK (eds.), Genetic Improvement of *Solanaceous* Crops. Univ. de Delhi, Delhi, India, pp. 83-100.
- Watanabe KN y Komamine A. 2004. Issues on Intellectual Property Rights Associated with Agro-Biotechnology in Japan. En: Erbisch FH y Maredia KM (eds.), Intellectual Property Rights in Agricultural Biotechnology (2^o ed.), MSU, EL y CAB International, Wallingford, RU, pp. 187-200.
- Watanabe K. 2015. Potato genetics, genomics, and applications. *Breed Sci*. 65: 53-68.
- Waycott W y Fort SB. 1994. Differentiation of nearly identical germplasm accessions by a combination of molecular and morphologic analyses. *Genome* 37: 577-583.
- Wei T. 2016. Corrplot-package: Visualization of Correlation Matrix. URL: <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wenzel G, Bapat VA y Uhrig H. 1983. New strategy to tackle breeding problems of potato. En: Sen SK y Giles KL (eds.), Plant cell culture in crop improvement. Plenum Press, Nueva York, NY, EEUU, pp. 337-349.
- Wenzel G y Ros B. 2006. Overview of biotechnological breeding possibilities. En: Haase N y Haverkort AJ (eds.), Potato Developments in a Changing Europe. Academic Press, Wageningen, Holanda, pp. 25-35.
- Werij JS, Kloosterman B, Celis-Gamboa C, de Vos CH, America T, Visser RG y Bachem CW. 2007. Unravelling enzymatic discoloration in potato through a combined approach of candidate genes, QTL, and expression analysis. *Theor Appl Genet*. 115: 245-252.
- White PJ y Broadley MR. 2005. Biofortifying crops with essential mineral elements. *Trends Plant Sci*. 10: 586-593.
- White PJ y Broadley MR. 2009. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets: iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine. *New Phytol*. 182: 49-84.
- White PJ, Bradshaw JE, Dale MFB, Ramsay G, Hammond JP y Broadley MR. 2009. Relationships between yield and mineral concentrations in potato tubers. *HortScience*. 44: 6-11.
- White PJ y Karley AJ. 2010. Potassium. En: Hell R y Mendel RR (eds.), Plant Cell Monographs 17, Cell Biology of Metals and Nutrients. Springer, Berlin, Alemania, pp. 199-224.
- White PJ, Broadley MR, Hammond JP, Ramsay G, Subramanian NK, Thompson J y Wright G. 2012. Biofortification of potato tubers using foliar zinc-fertilisers. *J Hort Sci Biotechnol*. 87: 123-129.
- Wickham H y Chang W. 2016. Package 'ggplot2': An implementation of the Grammar of Graphics. URL: <http://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiesenborn DP, Orr PH, Casper HH y Tacke BK. 1994. Potato starch paste behaviour as related to some physical/chemical properties. *J Food Sci*. 59: 644-648.
- Wijngaard H, Rößle C y Brunton N. 2009. A survey of Irish fruit and vegetable waste and by-products as a source of polyphenolic antioxidants. *Food Chem*. 116:202-207.
- Williams JGK, Kubelik AR, Livak KJ, Rafalski JA y Tingey SV. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res*. 18: 6531-6535.
- Winter CK y Davis SF. 2006. Organic foods. *J Food Sci*. 71: 117 -124.
- Witek K, Strzelczyk-Zyta D, Henning J y Marczewski W. 2006. A multiplex PCR approach to simultaneously genotype potato towards the resistance alleles *Ry-f* *sto* and *Ns*. *Mol Breed*. 18: 273-275.
- Wolfenden RS y Wilson RL. 1982. Radical-cations as reference chromogens in the kinetic studies of one-electron transfer reactions: Pulse radiolysis studies of 2,2'-azinobis-(3-ethylbenzthiazoline-6-sulphonate). *J Chem Soc Perkin Trans*. 2: 805-812.
- Wolters AM, Uitdewilligen JGAML, Kloosterman BA, Hutten RCB, Visser RGF y Van Eck HJ. 2010. Identification of alleles of carotenoid pathway genes important for zeaxanthin accumulation in potato tubers. *Plant Mol Biol*. 73: 659-671.
- Woolfe JA. 1987. The potato in the human diet. Cambridge University Press, Cambridge, RU, 237 p.
- Work TM, Kezis AS y True RH. 1981. Factors determining potato chipping quality. Life Sciences and Agriculture Experiment Station of Maine at Orono, Technical Bulletin 103, 33 p.
- Wricke G y Weber WE. 1986. Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter, Nueva York, NY, EEUU, pp. 385-396.
-

-
- Wszelaki AL, Delwiche JF, Walker SD, Liggett RE, Scheerens JC y Kleinhenz MD. 2005. Sensory quality and mineral and glycoalkaloid concentrations in organically and conventionally grown redskin potatoes (*Solanum tuberosum*). *J Sci Food Agric*. 85: 720-726.
- Wu X, Beecher GR, Holden JM, Haytowitz DB, Gebhardt SE y Prior RL. 2004. Lipophilic and hydrophilic antioxidant capacities of common foods in the united states. *J Agric Food Chem*. 52: 4026-4037.
- Yan W y Kang MS. 2003. GGE biplot analysis: a graphical tool for Breeders, Geneticists and Agronomists. CRC Press, Boca Raton, FL, EEUU, 271 p.
- Yan W y Tinker NA. 2006. Biplot analysis of multi-environment trial data: Principles and applications. *Can J Plant Sci*. 86: 623-645.
- Xiong X, Tai GCC y Seabrook JEA. 2002. Effectiveness of selection for quality traits during the early stage in the potato breeding population. *Plant Breed*. 121: 441-444.
- Xu X, Li W, Lu Z, Beta T y Hydamaka AW. 2009. Phenolic Concentration, Composition, Antioxidant Activity, and their Changes During Domestic Cooking of Potatoes. *J Agric Food Chem*. 57: 10231-10238.
- Yamaguchi T, Mizobuchi T, Kajikawa R, Kawashima H, Miyabe F, Terao J, Takamura H y Matoba T. 2001. Radical-scavenging activity of vegetables and the effect of cooking on their activity. *Food Sci Tech Res*. 7: 250-257.
- You Q, Wang B, Chen F, Huang Z, Wang X y Luo PG. 2010. Comparison of anthocyanins and phenolics in organically and conventionally grown blueberries in selected cultivars. *Food Chem*. 125: 201-208.
- Young ND. 1999. A cautiously optimistic vision for marker-assisted breeding. *Mol Breed*. 5: 505-510.
- Zadina J. 1971. Selecting highly productive potato crosses according to the performance of the seedlings. *Genetika A Slechteni* 7: 269-273.
- Zimmerer KS. 1991a. The regional biogeography of native potato cultivars in highland Peru. *J Biogeo*. 18: 165-178.
- Zimmerer KS. 1991b. Labor shortages and crop diversity in the southern Peruvian Sierra. *J Geogr Rev*. 82: 414-432.
- Zimmerer KS. 1991c. Managing diversity in potato and maize fields of the Peruvian Andes. *J Ethnobiol*. 11: 23-49.
- Zimmerer KS. 1991d. The regional biogeography of native potato cultivars in highland Peru. *J Biogeogr*. 18: 165-178.
- Zubeldia A, López-Campos G y Sañudo-Palazuelos A. 1955. Estudio, descripción y clasificación de un grupo de variedades primitivas de patata cultivadas en las Islas Canarias. *Bol INIA*. 33: 287-324.
- Zuckerman L. 1998. The potato: How the humble spud rescued the western world. Faber & Faber, Boston, Massachusetts, EEUU.
- Zhan J. 1993. Genetic analysis of dry matter and reducing sugar content in potato (*Solanum tuberosum* L.). Tesis MS, Universidad de Filipinas, Los Baños, Filipinas.
- Zhang Y, Jung CS y De Jong WS. 2009. Genetic analysis of pigmented tuber flesh in potato. *Theor Appl Genet*. 119: 143-150.
- Zheng W y Wang SY. 2002. Oxygen radical absorbing capacity of phenolics in blueberries, cranberries, chokeberries, and lingonberries. *J Agric Food Chem*. 51: 502-509.
- Zhou X, McQuinn R, Fei Z, Wolters AMA, Van Eck J, Brown B, Giovannoni JJ y Li L. 2011. Regulatory control of high levels of carotenoid accumulation in potato tubers. *Plant Cell Environ*. 34: 1020-1030.
- Zhu C, Naquvi, Gómez-Galera S, Pelacho AM, Capell T y Christou P. 2007. Transgenic strategies for the nutritional enhancement of plants. *Trends Plant Sci*. 12: 548-555.
- Zhu F, Cai YZ, Ke J y Corke H. 2010. Compositions of phenolic compounds, amino acids and reducing sugars in commercial potato varieties and their effects on acrylamide formation. *J Sci Food Agric*. 90: 2254-2262.
- Zhuk A, Veinberga I, Skrabule I y Ruņģis D. 2008. Characterization of Latvian Potato Genetic Resources by DNA Fingerprinting with SSR Markers. *Lavt J Agron*. 11: 171-178.
- Zobel RW, Wright MJ y Gauch HG. 1988. Statistical analysis of yield trials. *Agron J*. 80: 388-393.
- Zum Felde T, Burgos G, Amorós W, Sosa P y Bonierbale M. 2014. Supporting iron and zinc potato biofortification through XRF fast screening technology. En: Goffart JP, Rolot JL, Demeulemeester K y Goeminne M (eds.). EAPR Abstracts Book, 19th Triennial Conference EAPR, Bruselas, Bélgica, pp. 39-40.
-

ANEXOS

ANEXO 1

Tabla 1.1. Clasificación de las especies silvestres tuberíferas del género *Solanum* (Sección *Petota* Dumort.) basada en Hawkes (1990) y Spooner y Salas (2006).

Superserie	Serie	Nº especies	Ploidía	Área ¹
<i>Stellata</i> Hawkes				
I	<i>Morelliformia</i> Hawkes	1	2x	Mex
II	<i>Bulbocastana</i> Rydb.	2	2x	Mex
	<i>Solanum bulbocastanum</i> Dunal.		2x	Mex
III	<i>Pinnatisecta</i> Rybd.	11	2x	Mex
	<i>Solanum cardiophyllum</i> Lindl.		2x	Mex
IV	<i>Polyadenia</i> Buk.	2	2x	Mex
V	<i>Commersoniana</i> Buk.	2	2x	SA
VI	<i>Circaeifolia</i> Hawkes	3	2x	SA
VII	<i>Lignicaulia</i> Buk. & Gorbat.	1	2x	SA
VIII	<i>Olmosiana</i> Ochoa	1	2x	SA
IX	<i>Yungasensa</i> Correll	9	2x	SA
	<i>Solanum chacoense</i> Bitter		2x	SA
<i>Rotata</i> Hawkes				
X	<i>Megistacroloba</i> Card & Hawkes	11	2x	SA
	<i>Solanum megistacrolobum</i> Bitter		2x	SA
XI	<i>Cuneoalata</i> Hawkes	3	2x	SA
XII	<i>Conicibaccata</i> Bitter	40	2x,4x,6x	SA, Mex
XIII	<i>Piurana</i> Hawkes	15	2x,4x	SA
XIV	<i>Ingaefolia</i> Ochoa	2	2x	SA
XV	<i>Maglia</i> Bitter	1	2x	SA
XVI	<i>Tuberosa</i> Buk. & Kamez	96	2x,4x	SA
	<i>Solanum brevicaule</i> Bitter		2x	SA
	<i>Solanum bukasovii</i> Juz.		2x	SA
	<i>Solanum canasense</i> Hawkes		2x	SA
	<i>Solanum leptophyes</i> Bitter		2x	SA
	<i>Solanum multidissectum</i> (Hawkes) Ochoa		2x	SA
	<i>Solanum sparsipilum</i> (Bitter) Juz. & Buk.		2x	SA
	<i>Solanum spgazzinii</i> Bitter		2x	SA
	<i>Solanum vernei</i> Bitter & Wittm.		2x	SA
	<i>Solanum verrucosum</i> Schlecht		2x	Mex
XVII	<i>Acaulia</i> Juz.	4	4x,6x	SA
	<i>Solanum acaule</i> Bitter		4x	SA
XVIII	<i>Longipedicellata</i> Buk.	7	4x	Mex
	<i>Solanum stoloniferum</i> Schtdl. & Bouché		4x	Mex
XIX	<i>Demissa</i> Buk.	8	6x	Mex
	<i>Solanum demissum</i> Lindl.		6x	Mex

¹Área: Mex = América Central, México y Sur de EEUU; SA = Sudamérica.

Tabla 1.2. Referencias históricas a la patata por parte de cronistas españoles durante el siglo XVI (Hawkes y Francisco-Ortega, 1993; Ruiz de Galarreta y Ríos, 2008).

Año	Autor	Documento	Lugar	Texto
1535	Gonzalo Fernández de Oviedo y Valdés	Historia Natural y General de las Indias (1851)	Altiplano andino (Perú-Bolivia)	<i>"Una fructa hay en aquella tierra, por donde anduvo el mariscal don Diego de Almagro, de la otra parte del Cuzco, que la produce de sí la misma tierra; e son como ages redondos (es decir, como batatas/boniatos redondas) e tan gruesos como el puño, llámánlos pipas (es decir, papas, por error de los impresores), e quieren parescer turmas de tierra..."</i>
1537	Anónimo (exp. del Licenciado Gonzalo Jiménez de Quesada)	Epítome del Reino de Nueva Granada (1920)	Sorocota (Colombia)	<i>"...las comidas de esta gente son las de otras partes de Indias y algunas más, porque su principal mantenimiento es maíz y yuca, sin esto tienen dos o tres maneras de plantas de que se aprovechan mucho para su mantenimiento, que son unas a manera de turmas de tierra, que llaman yomas y otras a manera de nabos que llaman cubias que echan en sus guisados y les es grande mantenimiento"</i>
1539	Fray Vicente Valverde	Archivo General de Indias, Patronato, 192, N.1, R.19	Cuzco-Puno (Perú)	<i>"Raíces, ages, batatas, caui, que es una raíz que pasada es como avellanas tostadas, papas, que es una cosa como turmas de tierra de España, las cuales raíces secas las llaman chuño, y de éstas se mantiene en las tierras muy frías, así como en Collao, y donde no pueden coger maíz"</i>
1552	Francisco López de Gómara	Historia General de Las Indias (1556)	Puno (Perú)	<i>"Los hombres viven en este valle desde hace cientos de años y comen maíz y raíces, parecidas a las turmas de tierra, a las que llaman papas".</i>
1538	Pedro Cieza de León	Crónica del Perú (1553)	Popayán (Colombia)	<i>"De mantenimientos naturales fuera del maíz, hay otros dos que se tienen por principal abastecimiento, a uno de ellos la llaman papas, que es a manera de turmas de tierra, el cual después de cocidos queda tan tierno por dentro como castaña cocida, no tiene cáscara ni cuesco más que lo que tiene la turma de tierra. Porque también nace debajo de la tierra como ella, produce esta fruta una hierba ni más ni menos que la amapola"</i>
1571	Pedro Pizarro	Relación del Descubrimiento y Conquista de los Reinos del Perú (1571)	Perú	<i>"las indias casadas que andaban en la guerra, llevaban a cuestras la comida de sus maridos, las ollas y aún algunas la chicha, que era cierto brebaje que hacen de maíz como vino. De este maíz hacían pan y chicha y vinagre y miel, y sirve de cebada para los caballos. La comida de los indios pobres era este maíz ya dicho, y yerbas, papas y otras legumbres que cogían y algún pescadillo pequeño de los ríos de la sierra".</i>
1586	Anónimo (atr. Alonso de Barzana)	Arte, y Vocabulario (1586)	-	<i>"papa: cierta rayz, es de comer."</i>
1597	Baltazar Ramírez	Descripción del Reino del Perú (1597)	Altiplano andino (Perú-Bolivia)	<i>"En algunas provincias de la sierra por ser tierra muy fría no se coge trigo ni maíz pero cógese cierta semilla que se llama papas por su mantenimiento general e importante a todos los yndios y en todo el reino alargaré diziendo las particularidades dello. Las papas son como las turmas de tierra de Castilla mayores o menores según la disposición y fertilidad de la tierra; deste género Ay diferentes especies con diferentes nombres pero todas ellas se llaman papas y se comen cozidas o asadas pero nunca crudas. Labrando la tierra con particular beneficio tarda en crecer y madurar seis meses. Y echa fruto debaxo de tierra y encima de la tierra haze una mata de un palmo o más en alto de unas hojas anchas y verdes que cuando el fruto está algo grueso debaxo de tierra estas hojas echan unas florezuelas azules. Tienen los yndios una especie particular de que siembran gran cantidad de la qual hazen el chuño que es el mantenimiento de más importancia que los yndios tienen y más ordinaria comida que aunque hay mucho maíz y mui bueno lo cual comen cozido o tostado es como fruta regalo pero el chuño es mantenimiento ordinario de mucho nutrimento y sustancia".</i>

Tabla 1.3. Listado de los principales patógenos que afectan a la patata.

Clasificación	Agente causal	Enfermedad
Bacteria	<i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>sepedonicus</i> (Spieckermann & Kotthoff) Davis <i>et al.</i>	Podredumbre anular
Bacteria	<i>Pectobacterium carotovorum</i> (Jones) Waldee	Podredumbre blanda
Bacteria	<i>Pseudomonas fluorescens</i> Migula	Ojo rosado
Bacteria	<i>Ralstonia solanacearum</i> (Smith) Yabuuchi	Marchitez bacteriana
Bacteria	<i>Spongospora subterranea</i> (Wallroth) Lagerheim	Roña
Bacteria	<i>Streptomyces scabies</i> Lambert & Loria	Sarna común
Bacteria	<i>Synchytrium endobioticum</i> (Schilb.) Percival	Verruga
Bacteria	<i>Polyscytalum pustulans</i> (Owen & Wakef.) Ellis	Mancha de la cáscara
Bacteria	<i>Pythium</i> spp.	Podredumbre acuosa
Oomycete	<i>Phytophthora erythroseptica</i> Pethybr.	Pudrición rosada
Oomycete	<i>Phytophthora infestans</i> (Mont.) De Bary	Mildiu o tizón tardío
Hongo	<i>Aecidium cantensis</i> Arthur	Roya peruana
Hongo	<i>Alternaria solani</i> (Cooke) Wint.	Tizón temprano
Hongo	<i>Alternaria alternata</i> (Fries.) Keissler	Alternaria
Hongo	<i>Botrytis cinerea</i> (De Bary) Whetzel	Pudrición gris
Hongo	<i>Cercospora</i> spp.	Mancha foliar
Hongo	<i>Choanephora cucurbitarum</i> (Berk. & Rav.) Thaxter	Muerte regresiva
Hongo	<i>Colletotrichum coccodes</i> (Wallr.) Hughes	Antracnosis
Hongo	<i>Erysiphe cichoracearum</i> DC.	Oidiosis
Hongo	<i>Fusarium</i> spp.	Pudrición seca y marchitez
Hongo	<i>Helminthosporium solani</i> Dur. & Mont.	Costra plateada
Hongo	<i>Macrophomina phaseolina</i> (Tassi) Goid.	Pudrición carbonosa
Hongo	<i>Phoma andina</i> Turkesteen.	Tizón foliar
Hongo	<i>Phoma exigua</i> Sacc.	Gangrena
Hongo	<i>Pleospora herbarum</i> (Pers.) Rabenh.	Mancha foliar
Hongo	<i>Puccinia pittieriana</i> Henn.	Roya
Hongo	<i>Rhizopus</i> spp.	Pudrición blanda
Hongo	<i>Rhizoctonia crocorum</i> Kühn	Pudrición radicular violeta
Hongo	<i>Rhizoctonia solani</i> Kühn	Rhizoctoniasis
Hongo	<i>Sclerotinia</i> spp.	Esclerotiniosis
Hongo	<i>Sclerotium rolfsii</i> Sacc.	Pudrición basal
Hongo	<i>Septoria lycopersici</i> Speg.	Mancha anular de la hoja
Hongo	<i>Stemphylium consortiale</i> (Thüm.) Groves & Skolko	Stemphylium consortiale
Hongo	<i>Tecaphora solani</i> Barrus	Carbón
Hongo	<i>Ulocladium atrum</i> (Preuss) Sacc.	Kasahui
Hongo	<i>Verticillium</i> spp.	Marchitez bacteriana
Nematodos	<i>Ditylenchus destructor</i> Thorne	Nematodo de la pudrición de la papa
Nematodos	<i>Globodera</i> spp.	Nematodos de quiste
Nematodos	<i>Meloidogyne</i> spp.	Nematodos de nudo de raíz
Nematodos	<i>Nacobbus aberrans</i> (Thorne) Thorne & Allen	Falso nematodo de nudo de raíz
Nematodos	<i>Pratylenchus</i> spp.	Nematodo de la lesión radicular
Alfamovirus	AMV	Mosaico de la alfalfa
Carlavirus	PAMV	Mosaico Aucuba
Carlavirus	PVM	Mosaico crespo
Carlavirus	PVS	Virus S
Carlavirus	PMTV	Mop-Top
Capillovirus	PVT	Virus T
Comovirus	APMV	Moteado andino
Cucumovirus	CMV	Mosaico del pepinillo
Curtovirus	BCTV	Punta crespa
Nepovirus	TBRV	Bouquet

Tabla 1.3. Continuación.

Clasificación	Agente causal	Enfermedad
Nepovirus	TRSV	Tobacco ringspot
Nucleorhabdovirus	PSTV	Tubérculo ahusado
Polerovirus	PLRV	Enrollado
Pomovirus	TNV	Necrosis del tabaco
Poxvirus	PVX	Mosaico latente
Potyvirus	PVA	Mosaico suave
Potyvirus	PVY	Mosaico rugoso
Potyvirus	PYDV	Enanismo amarillo
Potyvirus	PYVV	Amarilleamiento de las nervaduras
Tobravirus	TRV	Tobacco Rattle
Tospovirus	TSWV	Marchitez apical
Tymovirus	APLV	Virus latente de Los Andes

Tabla 1.4. Lista de especies silvestres y cultivadas y caracteres útiles (Machida-Hirano, 2015).

Especie	Status ¹	Ploidía y EBN	Distribución ²	Carácter ³																
				Hongos-Oomycetes			Bacterias		Virus-Viroides				Insectos		Nematodos		Caracteres fisiológicos			
				Pi	Se	Ss	Rs	Pe	PVX	PVY	PLRV	PSTVd	Ld	Mp y Me	Gl	Mi	He	Ca	Seq	Ade
<i>S. acaule</i>	S	4x (2EBN), 6x	AR, BO, PE		++		+		++	+	++	+	+		+	+	++	+	+	
<i>S. ajanhuiri</i>	C	2x	BO, PE														+		+	
<i>S. berthaultii</i>	S	2x (2EBN)	BO	+	+				+			+	+	+	+	+				+
<i>S. boliviense</i>	S	2x (2EBN)	BO												+	+	+			
<i>S. brachistotrichum</i>	S	2x (1EBN)	MX														+			
<i>S. brachycarpum</i>	S	6x (4EBN)	MX		+				+							+	+	+	+	
<i>S. brevicaule</i>	S	2x (2EBN)	BO														+			
<i>S. brevicaule</i> (=)	S	2x, 4x			+								+		+	+	+			
<i>S. gourlayi</i>	S	2x (2EBN)	PE			+										+	+	+		
<i>S. bulbocastanum</i>	S	2x (1EBBN)	MX	++	+		+	+						++	+	+		+	+	
<i>S. candolleanum</i> (=)	S	2x (1EBN)	BO, PE		+							+	+	+	+	+	+			
<i>S. canasence</i>	S	2x (1EBN)	BO, PE																	
<i>S. candolleanum</i> (=)	S	2x (1EBN)	BO, PE										+	+		+	+	+	+	
<i>S. multidissectum</i>	S	2x (1EBN), 3x	MX	++	+								+	+	+	+				+
<i>S. cardiophyllum</i>	S	2x (1EBN), 3x	MX	++	+							+	+	+	+	+				
<i>S. chacoense</i>	S	2x (2EBN)	AR, BO, PE, UY	+	+	+	+	+	+	++			+	+		+	+	+	+	
<i>S. chomatophilum</i>	S	2x (2EBN)	EC, PE										+	+					++	
<i>S. circaeifolium</i>	S	2x (2EBN)	BO		+															
<i>S. circaeifolium</i> (=)	S	2x (2EBN)	BO											+	+	+	+			
<i>S. capsicibaccatum</i>	S	2x (2EBN)	BO		+								+	+	+	+				
<i>S. clarum</i>	S	2x	MX, GT				+						+	+	+					
<i>S. colombianum</i>	S	4x (2EBN)	CO, EC, VE		+															
<i>S. commersonii</i>	S	2x (1EBN)	AR, BR, UY	+	+	+		+					+			+	++			

Datos procedentes de Hawkes (1994), Irikura (1989) y Spooner y Hijmans (2001).

* *S. tuberosum* subsp. *andigenum* incluye *S. goniocalyx* (2x). Sinónimos identificados según (The Plant List, 2013).

¹ Status: C = Cultivado, S = Silvestre,

² Distribución: AN = difundido en Los Andes, AR = Argentina, BO = Bolivia, BR = Brasil, CH = Chile, CO = Colombia, EC = Ecuador, EEUU = Estados Unidos de América, GU = Guatemala, HN = Honduras, MX = México, PE = Perú, UY = Uruguay y VE = Venezuela.

³ Carácter: Pi = *P. infestans*, Se = *S. endobioticum*, Ss = *S. scabies*, Rs = *R. solanacearum*, Pe = *Pectobacterium* spp., Ld = *L. decemlineata*, Mp = *M. persicae*, Me = *M. euphorbiae*, Gl = *Globodera* spp., Mi = *M. incognita*, He = heladas, Ca = calor, Seq = sequía y Ade = ausencia de decoloración.

++ Especie que incluye individuos inmunes, muy resistentes, muy tolerantes o de alta calidad.

+ Especie que incluye individuos resistentes, tolerantes o de buena calidad.

Tabla 1.4. Continuación.

Especie	Status ¹	Ploidía y EBN	Distribución ²	Carácter ³																
				Hongos-Oomycetes			Bacterias		Virus-Viroides			Insectos		Nematodos		Caracteres fisiológicos				
				Pi	Se	Ss	Rs	Pe	PVX	PVY	PLRV	PSTVd	Ld	Mp y Me	Gl	Mi	He	Ca	Seq	Ade
<i>S. curtilobum</i>	C	4x (4EBN), Mayoría 5x	BO, PE						+								+	+		+
<i>S. demissum</i>	S	6x (4EBN)	GT, MX	++	+			+	+	++	+			+			+	+		+
<i>S. ediense</i>	S	5x	MX	+										+						
<i>S. etuberosum</i>	S	2x (1EBN)	CH						++	++	+				+		+			
<i>S. fendleri</i>	S	4x (2EBN)	MX, US	+							+			+			+		+	+
<i>S. guerroense</i>	S	6x (4EBN)	MX									+								
<i>S. hjertingii</i>	S	4x (2EBN)	MX					+												+
<i>S. infundibuliforme</i>	S	2x (2EBN)	AR, BO		+							+		+			+			
<i>S. jamesii</i>	S	2x (1EBN)	MX, US		+						+			+						
<i>S. juzepczukii</i>	C	3x	BO, PE						+								+			
<i>S. kurtzianum</i>	S	2x (2EBN)	AR		+				+		+			+		+	+	+	+	+
<i>S. leptophyes</i>	S	2x (2EBN), 4x (4EBN)	BO, PE		+			+	+								+			
<i>S. lignicaule</i>	S	2x (1EBN)	PE																	
<i>S. lycopersicoides</i>	S	2x	PE, CH, PE											+						
<i>S. marinasense</i>	S	2x (2EBN)	PE																	
<i>S. medians</i>	S	2x (2EBN), 3x	PE																	
<i>S. megistacrolobum</i>	S	2x (2EBN)	AR, PE, BO		+			+			+			+		+	++	+	+	+
<i>S. microdontum</i>	S	2x (2EBN), 3x	AR, BO	+	+		+	+			+			+		+		+	+	+
<i>S. morelliforme</i>	S	2x	MX, GT, HN	+										+			+			
<i>S. moscopanum</i>	S	6x (4EBN)	CO															+		
<i>S. oplocense</i>	S	2x (2EBN), 4x (4EBN), 6x (4EBN)	AR, BO		+							+		+			+			
<i>S. oxycarpum</i>	S	4x (2EBN)	MX	+										+						

Datos procedentes de Hawkes (1994), Irikura (1989) y Spooner y Hijmans (2001).

* *S. tuberosum* subsp. *andigenum* incluye *S. goniocalyx* (2x). Sinónimos identificados según (The Plant List, 2013).

¹ Status: C = Cultivado, S = Silvestre,

² Distribución: AN = difundido en Los Andes, AR = Argentina, BO = Bolivia, BR = Brasil, CH = Chile, CO = Colombia, EC = Ecuador, EEUU = Estados Unidos de América, GU = Guatemala, HN = Honduras, MX = México, PE = Perú, UY = Uruguay y VE = Venezuela.

³ Carácter: Pi = *P. infestans*, Se = *S. endobioticum*, Ss = *S. scabies*, Rs = *R. solanacearum*, Pe = *Pectobacterium* spp., Ld = *L. decemlineata*, Mp = *M. persicae*, Me = *M. euphorbiae*, Gl = *Globodera* spp., Mi = *M. incognita*, He = heladas, Ca = calor, Seq = sequía y Ade = ausencia de decoloración.

++ Especie que incluye individuos inmunes, muy resistentes, muy tolerantes o de alta calidad.

+ Especie que incluye individuos resistentes, tolerantes o de buena calidad.

Tabla 1.4. Continuación.

Especie	Status ¹	Ploidía y EBN	Distribución ²	Carácter ³																	
				Hongos-Oomycetes			Bacterias		Virus-Viroides				Insectos		Nematodos			Caracteres fisiológicos			
				Pi	Se	Ss	Rs	Pe	PVX	PVY	PLRV	PSTVd	Ld	Mp y Me	Gl	Mi	He	Ca	Seq	Ade	
<i>S. palustre</i> (=) <i>S. brevidens</i>	S	2x (1EBN)	AR, CL																		
<i>S. papita</i>	S	4x (2EBN)	MX																		
<i>S. phureja</i>	C	2x (2EBN)	AN	+	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+
<i>S. pinnatisectum</i>	S	2x (1EBN)	MX	++	+		+	+		+				+		+		+	+	+	+
<i>S. polyadenium</i>	S	2x	MX	+	+		+				+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. polytrichon</i>	S	4x (2EBN)	MX	+												+	+	+	+	+	+
<i>S. raphanifolium</i>	S	2x (2EBN)	PE		+							+					+	+	+	+	+
<i>S. sanctae - rosae</i>	S	2x (2EBN)	AR											+		+	++	+	+	+	+
<i>S. semidemissum</i>	S	6x	MX	+													+				
<i>S. sparsipilum</i>	S	2x (2EBN)	BO, PE		+		+		+						+	+	+	+	+	+	+
<i>S. spegazzinii</i>	S	2x (2EBN)	AR											+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. stenotomum</i>	C	2x (2EBN)	BO, PE				+									+	+				+
<i>S. stoloniferum</i>	S	4x (2EBN)	MX	++	+			+		++				+	+	+		+	+	+	+
<i>S. sucrense</i>	S	4x (4EBN)	BO						+						+						+
<i>S. tarjense</i>	S	2x (2EBN)	AR, BO	+	+					+	+			+	++	+		+	+	+	+
<i>S. megistacrolobum</i> var. <i>toralapanum</i> (=) <i>S.</i> <i>toralapanum</i>	S	2x (2EBN)	AR, PE, BO	+													++				
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>andigenum</i> *	C	2x, 4x	AN	+	+	+	+	+	++	+	+			+		+	+	+	+	+	+
<i>S. tuquerrense</i>	S	4x (2EBN)	CO, EC												+						
<i>S. vernei</i>	S	2x (2EBN)	AR	+			+							+		+	++	+	+	+	+
<i>S. verrucosum</i>	S	2x (2EBN)	MX	+					+					+		+		+	+	+	+
<i>S. violaceimarmoratum</i>	S	2x (2EBN)	BO											+							+
<i>S. yungasense</i>	S	2x (2EBN)	BO, PE			+															

Datos procedentes de Hawkes (1994), Irikura (1989) y Spooner y Hijmans (2001).

* *S. tuberosum* subsp. *andigenum* incluye *S. goniocalyx* (2x). Sinónimos identificados según (The Plant List, 2013).

¹ Status: C = Cultivado, S = Silvestre,

² Distribución: AN = difundido en Los Andes, AR = Argentina, BO = Bolivia, BR = Brasil, CH = Chile, CO = Colombia, EC = Ecuador, EEUU = Estados Unidos de América, GU = Guatemala, HN = Honduras, MX = México, PE = Perú, UY = Uruguay y VE = Venezuela.

³ Carácter: Pi = *P. infestans*, Se = *S. endobioticum*, Ss = *S. scabies*, Rs = *R. solanacearum*, Pe = *Pectobacterium* spp., Ld = *L. decemlineata*, Mp = *M. persicae*, Me = *M. euphorbiae*, Gl = *Globodera* spp., Mi = *M. incognita*, He = heladas, Ca = calor, Seq = sequía y Ade = ausencia de decoloración.

++ Especie que incluye individuos inmunes, muy resistentes, muy tolerantes o de alta calidad.

+ Especie que incluye individuos resistentes, tolerantes o de buena calidad.

ANEXO 2

Tabla 2.1. Listado de los principales conservadores de colecciones *ex situ* de germoplasma de patata (FAO, 2010; Machida-Hirano, 2015).

Colección	Nº	Total (%)	ES (%)	Características [†]			
				CLA (%)	LM (%)	CC (%)	OT (%)
INRA-RENNES, Francia	10461	11	6	2	84	8	
VIR, Rusia	8889	9		46	3	26	25
CIP, Perú	7450	8	2	69	2	<1	27
IPK, Alemania	5392	5	18	37	7	32	6
NR6, EEUU	5277	5	65	21	9	5	<1
NIAS, Japón	3408	3	3	1	31		65
CORPOICA, Colombia	3043	3					100
CPRI, India	2710	3	15		85		
BNGTRA-PROINPA, Bolivia	2393	2	26	74			
HBROD, República Checa	2207	2	5	1	29	52	13
BAL, Argentina	1739	2	85	15			
CNPH, Brasil	1735	2					100
SASA, Reino Unido	1671	2					100
ROPTA, Holanda	1610	2	3	1		1	95
PNP-INIFAP, Mexico	1500	2					100
TARI, Taiwan	1282	1					100
SamAI, Uzbekistan	1223	1					100
IPRBON, Polonia	1182	1			8	92	
RIPV, Kazajistán	1117	1	26	2	15	57	
SVKLOMNICA, Elovakia	1080	1	1	2	47	41	9
Otros (154)	32916	33	19	15	3	16	46

[†] Características: N^o = número de entradas, Total (%) = porcentaje sobre el total, ES (%) = porcentaje de especies silvestres, CLA (%) = porcentaje de cultivares locales o antiguos, LM (%) = porcentaje de líneas de mejora, CC (%) = cultivares comerciales y OT (%) = porcentaje de otros.

Tabla 2.2. Descriptores morfológicos de la patata (UPOV, 2004).

Nº	Descriptor	Cultivares tipo	Nota
1	Brote: tamaño		
	Pequeño	Grata	3
	Medio	Diamant	5
	Grande	Gloria	7
2	Brote: forma		
	Esférica	Albas	1
	Ovoide	Marabel	2
	Cónica	Binjtje	3
	Cilíndrica ancha	Diamant	4
	Cilíndrica estrecha		5
3	Brote: intensidad de la pigmentación antociánica de la base		
	Ausente o muy débil	Estima	1
	Débil	Santé	3
	Media	Grandifolia	5
	Fuerte	Granola	7
	Muy fuerte	Red Duke of York	9
4	Brote: proporción de azul en la pigmentación antociánica de la base		
	Ausente o baja	Desiree	1
	Media	Pamina	2
	Elevada	Agria	3
5	Brote: pubescencia de la base		
	Ausente o muy débil	Santé	1
	Débil	Diamant	3
	Media	Junior	5
	Fuerte	Duke of York	7
	Muy fuerte	Carmona	9
6	Brote: tamaño del extremo en relación con la base		
	Pequeño	Quinta	3
	Medio	King Edward	5
	Grande	Erntestolz	7
7	Brote: porte del extremo		
	Cerrado	Quinta	1
	Intermedio	Rita	3
	Abierto	Diamant	5
8	Brote: pigmentación antociánica del extremo		
	Ausente o muy débil	Estima	1
	Débil	Duke of York	3
	Media	Spunta	5
	Fuerte	Agria	7
	Muy fuerte	Red Duke of York	9
9	Brote: pubescencia del extremo Ausente o muy débil		1
	Débil	Quinta	3
	Media	Princess	5
	Fuerte	Elles	7
		Muy fuerte	
10	Brote: número de radículas		
	Bajo	Estima, Sanira	3
	Medio	Binjtje	5
	Alto	Belladonna	7

Tabla 2.2. Continuación.

Nº	Descriptor	Cultivares tipo	Nota
11	Brote: longitud de las ramificaciones laterales		
	Cortas	Producent	3
	Medias	Estima, Princess	5
	Largas	Spunta	7
12	Brote: longitud de las ramificaciones laterales		
	Tipo ramificado	Agria, Estima	1
	Tipo intermedio	Premiere	2
	Tipo foliar	Kennebec	3
13	Planta: porte		
	Erecto	Quinta	3
	Semierecto	Desiree, Secura	5
	Rastrero	Gloria	7
14	Tallo: pigmentación antociánica		
	Ausente o muy débil	Estima	1
	Débil	Atlantic	3
	Media	Saturna	5
	Fuerte	Desiree	7
	Muy fuerte	Red Duke of York	9
15	Hoja: tamaño del contorno		
	Pequeño	Kingston, Natalie	3
	Medio	Grata	5
	Grande	Kennebec	7
16	Hoja: apertura		
	Cerrada	Likaria	1
	Intermedia	Premiere	3
	Abierta	Grandifolia	5
17	Hoja: presencia de foliolos secundarios		
	Débil	Solara	3
	Media	Grata	5
	Fuerte	Hércules	7
18	Hoja: color verde		
	Claro	Angela	3
	Medio	Ulme	5
	Oscuro	Spunta	7
19	Hoja: pigmentación antociánica del nervio central del haz		
	Ausente o muy débil	Grata	1
	Débil	Russet Burbank	3
	Media	Camilla	5
	Fuerte	Felicitas	7
	Muy fuerte	Bildstar, Roseval	9
20	Segundo par de foliolos laterales: tamaño		
	Muy pequeño	Russet Burbank	1
	Pequeño	Desiree	3
	Medio	Agria	5
	Grande	Binthe	7
	Muy grande	Kennebec	9
21	Segundo par de foliolos laterales: anchura en relación con la longitud		
	Estrecha	Russet Burbank	3
	Media	Desiree	5
	Alta	Agria	7

Tabla 2.2. Continuación.

Nº	Descriptor	Cultivares tipo	Nota
22	Foliolos terminales y laterales: frecuencia de la coalescencia		
	Ausente o muy baja	Cherie	1
	Débil	Bildstar, Premiere	3
	Media	Agria	5
	Fuerte	Romano	7
	Muy fuerte	Riviera	9
23	Foliolo: ondulación del borde		
	Ausente o muy débil	Umatilla Russet	1
	Débil	Grata	3
	Media	Marabel	5
	Fuerte	Aiko	7
	Muy fuerte	Sava	9
24	Foliolo: profundidad de los nervios		
	Poco profundos	Pirol	3
	Medios	Premiere	5
	Profundos	Bernadette	7
25	Foliolo: brillo del haz		
	Mate	Bildstar, Salomé	3
	Medio	Grata	5
	Brillante	Christa	7
26	Foliolo: pubescencia del haz en la roseta apical		
	Ausente	Zagadka	1
	Presente	Alena	9
27	Botón floral: pigmentación antociánica		
	Ausente o muy débil		1
	Débil	Grata	3
	Media	Panda	5
	Fuerte	Quinta	7
	Muy fuerte	Ponto	9
28	Planta: altura		
	Muy corta	Mimi	1
	Cortas	Atica	3
	Media	Leyla	5
	Larga	Grata	7
	Muy larga	Tomba	9
29	Planta: frecuencia de flores		
	Ausente o muy baja	Achat, King Edward	1
	Baja	Walli	3
	Media	Rita	5
	Elevada	Aiko, Agria	7
	Muy elevada	Sibu	9
30	Inflorescencia: tamaño		
	Pequeña	Accent	3
	Media	Grata	5
	Grande	Karakter	7
31	Inflorescencia: pigmentación antociánica del pedúnculo		
	Ausente o muy débil	Grata	1
	Débil	Aioko	3
	Media	Saturna	5
	Fuerte	Desiree	7
	Muy fuerte	Alhamra	9

Tabla 2.2. Continuación.

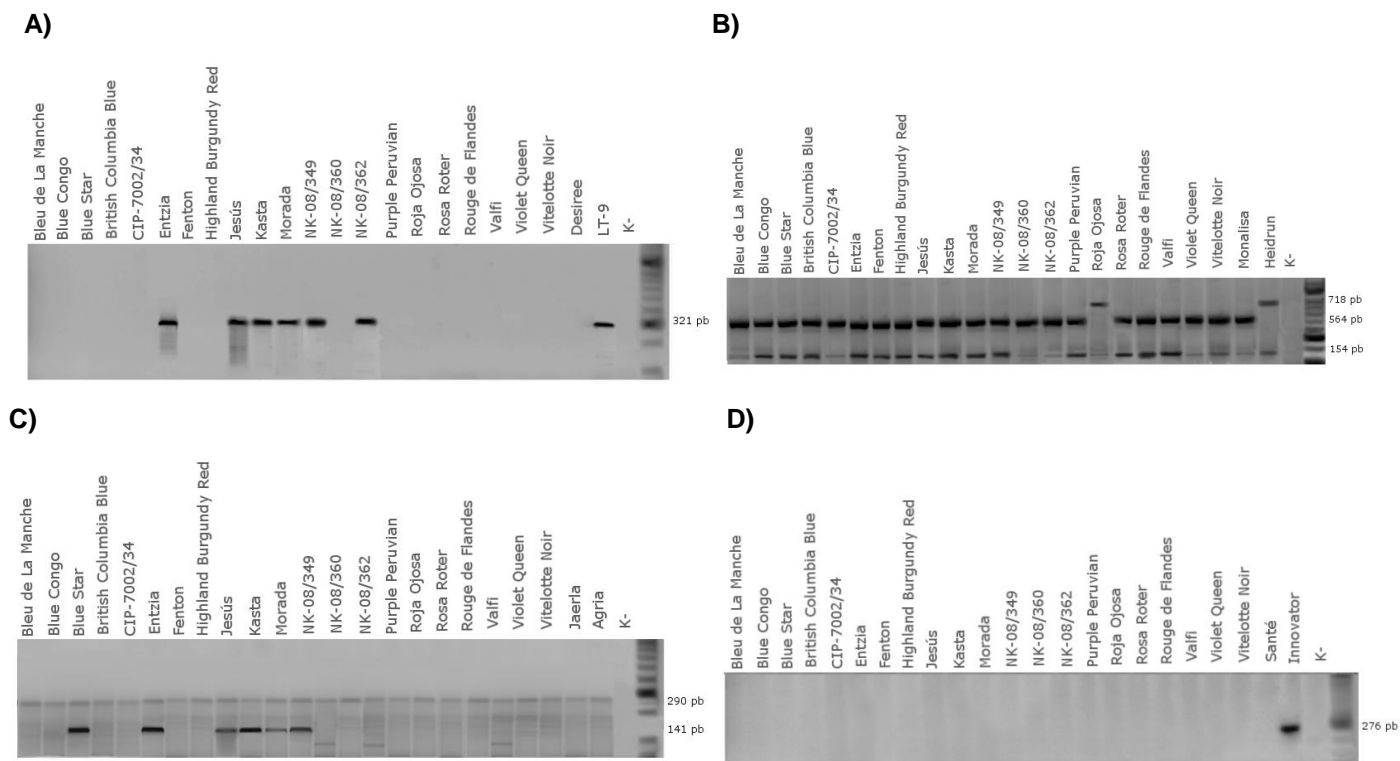
Nº	Descriptor	Cultivares tipo	Nota
32	Corola de la flor: tamaño		
	Pequeña	Sommergold	3
	Media	Grata	5
	Grande	Karida	7
33	Corola de la flor: intensidad de la pigmentación antociánica de la cara interna		
	Ausente o muy débil	Grata	1
	Débil	Secura	3
	Media	Ponto	5
	Fuerte	Artana, Pomeroy	7
	Muy fuerte		9
34	Corola de la flor: proporción de azul en la pigmentación antociánica de la cara interna		
	Ausente o muy baja	Granola	1
	Media	Pamina	2
	Elevada	Rocket	3
35	Corola de la flor: extensión de la pigmentación antociánica de la cara interna		
	Ausente o muy pequeña	Vitelotte Noir	1
	Pequeña	Bildstar, Rosella	3
	Media	Concurrent	5
	Grande	Panda	7
	Muy grande	Ponto	9
36	Planta: época de madurez		
	Muy temprana	Christa	1
	Temprana	Cilena	3
	Media	Nicola	5
	Tardía	Aula	7
	Muy tardía	Producent	9
37	Tubérculo: forma		
	Redondo	Grata	1
	Ovalado corto	Aula	2
	Ovalado	Diamant	3
	Ovalado largo	Linda	4
	Alargado	Spunta	5
	Muy alargado	Pompadour	6
38	Tubérculo: profundidad de los ojos		
	Muy poco profundos	Duke of York, Nadine	1
	Poco profundos	Agria	3
	Medios	Ernstentolz	5
	Profundos	Elles	7
	Muy profundos	Vitelotte Noir	9
39	Tubérculo: color de la piel		
	Beige claro	Nadine	1
	Amarillo	Agria, Quarta	2
	Rojo	Desiree	3
	Parcialmente rojo	Cara	4
	Azul	Vitelotte Noir	5
	Parcialmente azul	Kestrel	7
	Marrón rojizo	Umatilla Russet	8

Tabla 2.2. Continuación.

Nº	Descriptor	Cultivares tipo	Nota
40	Tubérculo: color de la base del ojo		
	Blanco	Nadine	1
	Amarillo	Agria	2
	Rojo	Quarta	3
	Azul	Vitelotte Noir	4
41	Tubérculo: color de la pulpa		
	Blanco	Russet Burbank	1
	Crema	Desiree, Estima	2
	Amarillo claro	Diamant	3
	Amarillo medio	Bildstar, Quarta	4
	Amarillo oscuro	Princess	5
	Rojo	Red Salad	6
	Parcialmente rojo	Early Rose	7
	Azul	Vitelotte Noir	8
	Parcialmente azul	Herd Laddie	9
42	Tubérculo: pigmentación antocianica de la piel como reacción a la luz*		
	Ausente o muy débil	Estima	1
	Débil	Diamant	3
	Media	Charlotte	5
	Fuerte	Granola	7
	Muy fuerte		9

*Únicamente variedades de piel beige claro y amarillo.

Figura 2.1. Amplificación de ADN en la colección de cuatro marcadores moleculares para la detección de resistencias: A) RysC3 (resistencia a PVY derivada de *S. tuberosum* subsp. *andigena*), B) GP122₅₆₄ (resistencia a PVY derivada de *S. stoloniferum*), C) TG689 (resistencia a *G. rostochiensis* Ro 1/4 derivada de *S. tuberosum* subsp. *andigena*) y D) HC (resistencia a *G. pallida* Pa 2/3 derivada de *S. vernei*).



ANEXO 3

Tabla 3.1. Concentración media y desviación estándar de minerales en cuatro ambientes (n = 3).

Cultivar/Clon avanzado	K (g kg ⁻¹ PF)			
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₅
Bleu de La Manche	3,94±0,492	3,13±1,15	4,73±0,649	4,17±1,06
Blue Congo	2,66±0,427	5,02±1,26	5,94±1,49	7,47±1,52
Blue Star	2,52±0,389	2,97±0,582	5,25±0,491	4,29±0,363
British Columbia Blue	2,44±0,100	3,02±1,87	4,60±0,894	5,17±0,918
CIP-7002/34	5,17±0,220	5,17±1,25	4,46±1,05	8,92±3,06
Entzia	3,53±0,129	3,71±0,684	4,39±1,34	6,39±0,652
Fenton	3,47±0,377	2,49±0,556	5,28±0,971	4,00±1,87
Highland Burgundy Red	3,89±1,24	4,26±1,17	5,89±1,68	5,35±1,62
Jesús	3,99±0,194	3,42±1,02	8,61±3,13	4,27±0,352
Kasta	4,42±1,06	4,93±0,623	8,04±2,94	6,70±1,38
Morada	4,04±0,635	3,19±1,24	6,55±1,78	3,87±0,568
NK-08/349	5,16±0,925	4,68±0,983	3,51±2,21	5,59±0,442
NK-08/360	3,10±0,621	5,05±1,31	5,18±0,501	6,41±1,13
NK-08/362	3,42±0,178	7,75±2,21	5,22±1,99	9,11±2,24
Purple Peruvian	2,77±0,492	6,54±3,76	2,81±2,42	4,05±0,850
Roja Ojosa	4,46±1,10	4,36±1,07	1,27±0,282	1,46±0,169
Rosa Roter	4,36±1,07	3,82±0,590	5,73±0,690	5,53±1,19
Rouge de Flandes	4,50±0,427	2,64±1,36	4,09±0,744	2,69±0,753
Valfi	2,77±0,118	3,04±0,730	7,20±1,86	3,90±1,14
Violet Queen	3,07±0,211	4,65±0,413	4,45±0,569	4,48±0,458
Vitelotte Noir	2,19±0,612	2,49±1,00	2,52±1,04	3,36±0,302
Media	3,61	4,11	5,03	5,10
LSD (0,05)	1,05	2,32	2,55	2,04
Cultivar/Clon avanzado	Mg (g kg ⁻¹ PF)			
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₅
Bleu de La Manche	0,272±0,0572	0,204±0,00437	0,194±0,117	0,253±0,0445
Blue Congo	0,155±0,0165	0,180±0,0505	0,325±0,0577	0,389±0,0790
Blue Star	0,147±0,0340	0,178±0,0134	0,295±0,0618	0,130±0,0701
British Columbia Blue	0,155±0,00818	0,205±0,0247	0,141±0,0431	0,258±0,0248
CIP-7002/34	0,270±0,0207	0,142±0,0492	0,196±0,0130	0,143±0,0561
Entzia	0,215±0,0310	0,167±0,0118	0,369±0,0683	0,434±0,142
Fenton	0,158±0,0263	0,146±0,0143	0,335±0,0352	0,281±0,0219
Highland Burgundy Red	0,149±0,0136	0,0759±0,0642	0,398±0,0745	0,135±0,0528
Jesús	0,179±0,0165	0,160±0,0549	0,278±0,0206	0,271±0,0106
Kasta	0,210±0,0102	0,168±0,0283	0,240±0,0269	0,152±0,0449
Morada	0,189±0,0141	0,222±0,0442	0,178±0,0461	0,290±0,0569
NK-08/349	0,280±0,0122	0,212±0,0243	0,344±0,0740	0,384±0,131
NK-08/360	0,277±0,0262	0,327±0,0922	0,135±0,0349	0,201±0,0164
NK-08/362	0,248±0,0307	0,202±0,0505	0,130±0,0916	0,261±0,0612
Purple Peruvian	0,143±0,0256	0,139±0,337	0,0948±0,0652	0,123±0,00425
Roja Ojosa	0,268±0,0696	0,177±0,0557	0,132±0,0102	0,0677±0,00616
Rosa Roter	0,177±0,0557	0,203±0,0221	0,209±0,0242	0,183±0,0610
Rouge de Flandes	0,243±0,0379	0,161±0,0194	0,130±0,0730	0,134±0,0146
Valfi	0,169±0,0138	0,237±0,0409	0,232±0,0494	0,193±0,0383
Violet Queen	0,129±0,0175	0,215±0,0663	0,247±0,0823	0,165±0,0361
Vitelotte Noir	0,132±0,0383	0,144±0,0137	0,177±0,0319	0,111±0,00951
Media	0,198	0,184	0,228	0,217
LSD (0,05)	0,0512	0,0688	0,0988	0,0977

Tabla 3.1. Continuación.

Cultivar/Clon avanzado	Fe (g kg ⁻¹ PF)			
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₅
Bleu de La Manche	0,0139±0,00316	0,00914±0,000989	0,00943±0,00212	0,00891±0,00250
Blue Congo	0,00806±0,00665	0,00440±0,000262	0,00743±0,00321	0,0181±0,00798
Blue Star	0,00703±0,00159	0,00285±0,000281	0,0161±0,00542	0,00523±0,000542
British Columbia Blue	0,00869±0,00184	0,00574±0,000201	0,006360±0,00185	0,00967±0,00234
CIP-7002/34	0,0133±0,00162	0,0117±0,00228	0,00674±0,00279	0,0182±0,00658
Entzia	0,00391±0,00207	0,00553±0,000613	0,0265±0,00383	0,0123±0,00734
Fenton	0,00789±0,00119	0,00558±0,000326	0,00989±0,00159	0,0199±0,0103
Highland Burgundy Red	0,00478±0,000328	0,00771±0,00163	0,0144±0,00283	0,0103±0,00152
Jesús	0,00779±0,00114	0,00614±0,000578	0,00711±0,00351	0,0147±0,00786
Kasta	0,00966±0,00224	0,00454±0,000473	0,00767±0,00533	0,00476±0,000596
Morada	0,00802±0,00240	0,00576±0,00127	0,00756±0,000900	0,00456±0,00185
NK-08/349	0,00910±0,00187	0,00904±0,00192	0,0137±0,00221	0,00704±0,00120
NK-08/360	0,00625±0,00116	0,00926±0,00120	0,0158±0,00511	0,00830±0,000599
NK-08/362	0,0100±0,00196	0,00632±0,00166	0,00980±0,000183	0,0263±0,00317
Purple Peruvian	0,00419±0,00201	0,00523±0,00127	0,00793±0,00163	0,00441±0,000567
Roja Ojosa	0,00469±0,000422	0,005153±0,000305	0,00421±0,000651	0,00517±0,000744
Rosa Roter	0,00824±0,000909	0,00469±0,000422	0,00915±0,00138	0,00375±0,00194
Rouge de Flandes	0,00761±0,00133	0,00877±0,00236	0,00814±0,00232	0,00467±0,00309
Valfi	0,00609±0,00156	0,00649±0,00127	0,00595±0,00193	0,00928±0,00312
Violet Queen	0,00769±0,00417	0,00498±0,00100	0,0115±0,00342	0,00465±0,00139
Vitelotte Noir	0,00281±0,00180	0,00889±0,00183	0,00893±0,00140	0,010440±0,00218
Media	0,00760	0,00657	0,0102	0,0100
LSD (0,05)	0,00319	0,00211	0,00487	0,00726
Cultivar/Clon avanzado	Zn (g kg ⁻¹ PF)			
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₅
Bleu de La Manche	0,00424±0,000676	0,00373±0,00139	0,00695±0,00179	0,00404±0,000698
Blue Congo	0,00413±0,000947	0,00401±0,00125	0,00631±0,00191	0,00691±0,00188
Blue Star	0,00129±0,000286	0,00250±0,000950	0,00571±0,000602	0,00286±0,000243
British Columbia Blue	0,00461±0,000490	0,00435±0,00137	0,00236±0,000857	0,00254±0,00198
CIP-7002/34	0,00523±0,000406	0,00566±0,000837	0,00472±0,000523	0,00359±0,00197
Entzia	0,00226±0,000510	0,00291±0,00132	0,00910±0,00151	0,00540±0,00283
Fenton	0,00325±0,000750	0,00502±0,00132	0,00312±0,000136	0,00646±0,00202
Highland Burgundy Red	0,00437±0,000235	0,00302±0,000840	0,00719±0,00158	0,00362±0,000838
Jesús	0,00271±0,000367	0,00343±0,000358	0,00403±0,000423	0,00488±0,00119
Kasta	0,00208±0,000105	0,00425±0,00113	0,00441±0,000724	0,00574±0,00177
Morada	0,00417±0,000724	0,00312±0,000422	0,00352±0,000758	0,00462±0,000862
NK-08/349	0,00355±0,000926	0,00445±0,000634	0,00823±0,00116	0,00430±0,000331
NK-08/360	0,00385±0,000677	0,00414±0,00126	0,00297±0,00109	0,00333±0,000109
NK-08/362	0,00356±0,000461	0,00256±0,000919	0,00432±0,000561	0,0107±0,00366
Purple Peruvian	0,00345±0,000219	0,00154±0,000756	0,00181±0,00157	0,00256±0,000996
Roja Ojosa	0,00275±0,000858	0,00221±0,000430	0,00272±0,000955	0,00179±0,000358
Rosa Roter	0,00221±0,000430	0,00408±0,000799	0,00387±0,00118	0,00220±0,000653
Rouge de Flandes	0,00513±0,000964	0,00219±0,00171	0,00359±0,000409	0,00537±0,00138
Valfi	0,00500±0,000286	0,00464±0,000230	0,00328±0,000442	0,00329±0,000504
Violet Queen	0,00319±0,000171	0,00272±0,000861	0,00424±0,000696	0,00338±0,00101
Vitelotte Noir	0,00336±0,000604	0,00213±0,000754	0,00351±0,000884	0,00333±0,00107
Media	0,00354	0,00346	0,00457	0,00433
LSD (0,05)	0,000989	0,00169	0,00171	0,00255

Tabla 3.2. Concentración media y desviación estándar de compuestos bioactivos y capacidad antioxidante en seis ambientes (n = 3).

Cultivar/Clon avanzado	AMT (g CGE kg ⁻¹ PF)					
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₄	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₄	ITU ₂₀₁₅
Bleu de La Manche	0,127±0,0161	0,192±0,0159	0,134±0,0391	0,152±0,0165	0,151±0,0107	0,155±0,00981
Blue Congo	0,169±0,0455	0,0918±0,0186	0,104±0,00803	0,149±0,0208	0,137±0,0125	0,160±0,0183
Blue Star	0,0874±0,00797	0,0756±0,0108	0,0913±0,00436	0,108±0,00944	0,123±0,0118	0,142±0,00430
British Columbia Blue	0,142±0,00822	0,128±0,0116	0,142±0,0241	0,248±0,0179	0,166±0,0182	0,181±0,0143
CIP-7002/34	0,0553±0,000930	0,0235±0,00410	0,0668±0,00543	0,0886±0,00286	0,0855±0,000629	0,109±0,00660
Entzia	0,0543±0,00446	0,0164±0,00642	0,0607±0,00773	0,0823±0,00250	0,0785±0,00232	0,0974±0,00589
Fenton	0,118±0,0175	0,0885±0,0124	0,154±0,0194	0,176±0,00989	0,191±0,0158	0,190±0,00663
Highland Burgundy Red	0,152±0,0387	0,181±0,0101	0,152±0,0138	0,203±0,0363	0,198±0,0269	0,447±0,0223
Jesús	0,0553±0,00708	0,0144±0,00373	0,0565±0,00171	0,0873±0,00394	0,0733±0,00186	0,0877±0,00458
Kasta	0,0333±0,00441	0,0118±0,00434	0,0401±0,00580	0,0514±0,00213	0,0476±0,00275	0,0636±0,00390
Morada	0,0346±0,00425	0,0143±0,00210	0,0379±0,00785	0,0561±0,00363	0,0510±0,00129	0,0656±0,00108
NK-08/349	0,0366±0,00385	0,0357±0,0128	0,0432±0,00446	0,0625±0,00159	0,0616±0,00265	0,0698±0,00136
NK-08/360	0,0346±0,00544	0,0129±0,00299	0,0379±0,00479	0,0543±0,00411	0,0494 ±0,000388	0,0622±0,00242
NK-08/362	0,110±0,0103	0,0971±0,0115	0,133±0,00579	0,213±0,0150	0,134±0,0341	0,218±0,00789
Purple peruvian	0,199±0,0175	0,276±0,0279	0,218±0,0401	0,409±0,0483	0,413±0,0571	0,402±0,00971
Roja Ojosa	0,0689±0,00209	0,110±0,00269	0,0811±0,00564	0,110±0,00795	0,0856±0,00927	0,119±0,00538
Rosa Roter	0,173±0,0104	0,214±0,0310	0,190±0,0197	0,190±0,0213	0,156±0,0115	0,250±0,0222
Rouge de Flandes	0,0502±0,00462	0,0957±0,00461	0,0566±0,00684	0,0857±0,00201	0,0724±0,0103	0,0847±0,00236
Valfi	0,0736±0,00867	0,143±0,00581	0,0925±0,00621	0,149±0,0150	0,121±0,00424	0,167±0,0216
Violet Queen	0,717±0,00867	0,601±0,0750	1,01±0,00843	1,70±0,249	1,66±0,0933	2,00±0,409
Vitelotte Noir	0,197±0,0777	0,386±0,0247	0,263±0,0187	0,373±0,0247	0,280±0,334	0,356±0,409
Media	0,128	0,134	0,151	0,226	0,206	0,258
LSD (0,05)	0,0344	0,0340	0,0244	0,0943	0,0463	0,149

ANEXO 3. Tablas

Tabla 3.2. Continuación.

Cultivar/Clon avanzado	FST (g GAE kg ⁻¹ PF)					
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₄	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₄	ITU ₂₀₁₅
Blue Congo	0,963±0,267	0,882±0,0539	0,813±0,233	0,770±0,224	0,782±0,00559	0,895±0,324
Blue Star	0,733±0,0806	0,350±0,151	0,493±0,0434	0,817±0,0853	0,893±0,183	0,991±0,197
British Columbia Blue	0,740±0,114	0,641±0,0582	0,887±0,0440	0,887±0,126	1,50±0,216	1,69±0,398
CIP-7002/34	0,578±0,131	0,322±0,147	0,591±0,191	0,465±0,0289	0,337±0,0850	0,705±0,225
Entzia	0,614±0,0820	0,377±0,108	0,679±0,186	0,863±0,0118	1,03±0,0802	1,14±0,0728
Fenton	0,615±0,0688	0,621±0,0291	0,638±0,0407	0,988±0,0553	1,37±0,0579	0,970±0,204
Highland Burgundy Red	1,11±0,333	0,945±0,157	1,01±0,0129	1,13±0,0704	1,50±0,144	1,58±0,0714
Jesús	0,714±0,127	0,767±0,0509	0,527±0,117	0,673±0,0858	0,505±0,193	0,339±0,140
Kasta	0,541±0,127	0,591±0,184	0,844±0,187	0,808±0,103	1,02±0,154	0,848±0,128
Morada	0,489±0,185	0,508±0,0847	0,637±0,0611	0,54±0,109	0,440±0,153	0,465±0,109
NK-08/349	0,505±0,0851	0,478±0,0598	0,596±0,105	0,548±0,0218	0,433±0,275	0,668±0,0904
NK-08/360	0,556±0,0727	0,381±0,0656	0,594±0,113	0,393±0,131	0,358 ±0,180	0,262±0,112
NK-08/362	0,542±0,0459	0,733±0,158	0,632±0,0133	0,673±0,0792	1,29±0,278	0,762±0,174
Purple Peruvian	1,20±0,283	1,04±0,178	1,46±0,178	1,03±0,147	1,42±0,223	1,99±0,309
Roja Ojosa	0,488±0,0810	0,511±0,114	0,81±0,114	0,553±0,0556	0,272±0,114	0,514±0,183
Rosa Roter	0,584±0,0186	0,668±0,186	0,556±0,202	1,01±0,118	1,32±0,230	2,32±0,248
Rouge de Flandes	0,592±0,0650	0,527±0,0391	0,485±0,0514	0,533±0,0663	0,500±0,233	0,670±0,0354
Valfi	0,381±0,114	0,602±0,0329	0,573±0,0822	0,723±0,106	0,415±0,215	0,292±0,121
Violet Queen	1,32±0,135	1,42±0,200	2,21±0,305	2,96±0,402	3,93±1,67	4,21±0,552
Vitelotte Noir	0,812±0,0376	0,874±0,0805	1,39±0,305	1,65±0,0946	2,61±0,367	3,02±0,0116
Media	0,673	0,723	0,836	0,903	1,10	1,24
LSD (0,05)	0,199	0,237	0,234	0,353	0,215	0,659

Tabla 3.2. Continuación.

Cultivar/Clon avanzado	CT (g LE kg ⁻¹ PF)					
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₄	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₄	ITU ₂₀₁₅
Blue Congo	0,0097±0,00324	0,0156±0,00558	0,0198±0,00791	0,0198±0,00549	0,0142±0,00621	0,0191±0,00103
Blue Star	0,0267±0,00200	0,0278±0,00601	0,0313±0,00303	0,0146±0,00467	0,0183±0,00634	0,0217±0,00877
British Columbia Blue	0,0217±0,0119	0,0232±0,00305	0,0227±0,00684	0,0196±0,00342	0,0198±0,00199	0,0196±0,00402
CIP-7002/34	0,0948±0,00821	0,0818±0,0141	0,0959±0,0779	0,0674±0,00440	0,0345±0,00220	0,0446±0,00378
Entzia	0,0260±0,00821	0,0131±0,00459	0,0283±0,00406	0,0178±0,00500	0,0184±0,00833	0,0169±0,00246
Fenton	0,0260±0,00375	0,0183±0,00760	0,0221±0,00297	0,0180±0,00494	0,0209±0,00658	0,0206±0,00744
Highland Burgundy Red	0,0454±0,00690	0,0364±0,00748	0,0380±0,00377	0,0390±0,00454	0,0187±0,00533	0,0287±0,00420
Jesús	0,0288±0,00773	0,0198±0,000736	0,0236±0,00306	0,0167±0,00659	0,0129±0,0123	0,0132±0,0118
Kasta	0,0255±0,00614	0,0209±0,00236	0,0230±0,00381	0,0252±0,00622	0,0200±0,00503	0,0182±0,00296
Morada	0,0686±0,00213	0,0628±0,00126	0,0618±0,0111	0,0660±0,00365	0,0284±0,00448	0,0292±0,00501
NK-08/349	0,0207±0,00434	0,0158±0,00351	0,0185±0,00465	0,0211±0,000968	0,0141±0,00531	0,0141±0,00805
NK-08/360	0,0277±0,00180	0,0335±0,00450	0,0250±0,00803	0,0259±0,0103	0,0234±0,00539	0,0177±0,00810
NK-08/362	0,0099±0,00203	0,0103±0,00517	0,0124±0,00514	0,0140±0,00681	0,0162±0,00862	0,0112±0,0107
Purple Peruvian	0,0200±0,00833	0,0170±0,00144	0,0227±0,00653	0,0219±0,0104	0,0181±0,00658	0,0204±0,00491
Roja Ojosa	0,0298±0,00695	0,0270±0,00849	0,0288±0,00516	0,0163±0,00724	0,0218±0,00463	0,0253±0,00631
Rosa Roter	0,0179±0,00361	0,0173±0,00347	0,0226±0,000226	0,0229±0,00242	0,0189±0,00909	0,0162±0,00173
Rouge de Flandes	0,0509±0,00822	0,0478±0,00185	0,0374±0,00626	0,0413±0,0127	0,0194±0,00308	0,0301±0,00133
Valfi	0,0172±0,00134	0,0273±0,00303	0,0203±0,00750	0,0226±0,0110	0,0170±0,00368	0,0184±0,00669
Violet Queen	0,0227±0,0110	0,0283±0,0113	0,0254±0,00750	0,0212±0,00813	0,0205±0,00616	0,0211±0,000936
Vitelotte Noir	0,0529±0,00569	0,0449±0,00936	0,0491±0,000941	0,0536±0,00482	0,0276±0,00489	0,0311±0,00760
Media	0,0315	0,0293	0,0309	0,0281	0,0199	0,0217
LSD (0,05)	0,0111	0,0109	0,00950	0,0105	0,0103	0,0106

Tabla 3.2. Continuación.

Cultivar/Clon avanzado	CAH _{ABTS} (mol TE kg ⁻¹ PF)					
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₄	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₄	ITU ₂₀₁₅
Blue Congo	0,00220±0,000586	0,00204±0,000921	0,00870±0,00138	0,0123±0,00226	0,00826±0,000422	0,00790±0,00238
Blue Star	0,00479±0,000686	0,00340±0,00102	0,00389±0,000930	0,00721±0,000732	0,00760±0,00135	0,00448±0,000449
British Columbia Blue	0,00554±0,00412	0,00321±0,000239	0,00722±0,00164	0,0123±0,00374	0,00702±0,00101	0,0110±0,00195
CIP-7002/34	0,00616±0,00123	0,00431±0,00142	0,00667±0,000575	0,00333±0,00222	0,00353±0,00136	0,00593±0,00196
Entzia	0,00624±0,000760	0,00416±0,00126	0,00344±0,00243	0,00625±0,00193	0,00515±0,000389	0,00501±0,000661
Fenton	0,00416±0,00108	0,00232±0,00148	0,00673±0,000835	0,00585±0,00189	0,00823±0,00100	0,0102±0,00196
Highland Burgundy Red	0,00291±0,00123	0,00348±0,000151	0,0107±0,00123	0,0162±0,00211	0,0132±0,00226	0,0133±0,00185
Jesús	0,00199±0,000949	0,00395±0,00102	0,000367±0,000499	0,0000500±0,0000100	0,00400±0,00163	0,00312±0,000390
Kasta	0,00570±0,00103	0,00597±0,00137	0,00392±0,00187	0,00523±0,00253	0,00632±0,00159	0,00496±0,00138
Morada	0,00523±0,000682	0,00240±0,00155	0,00396±0,00232	0,00480±0,00198	0,00348±0,000665	0,00166±0,000369
NK-08/349	0,00505±0,000752	0,00434±0,00102	0,00505±0,00114	0,00571±0,000922	0,00353±0,00216	0,00525±0,00206
NK-08/360	0,00655±0,000640	0,00450±0,000180	0,00568±0,00135	0,00355±0,000836	0,00485±0,00119	0,00497±0,000797
NK-08/362	0,00485±0,00191	0,00477±0,00180	0,00499±0,000248	0,00841±0,00169	0,00595±0,000901	0,00748±0,000203
Purple Peruvian	0,00533±0,000620	0,00290±0,000400	0,0135±0,00174	0,0284±0,00565	0,0178±0,000557	0,0255±0,00561
Roja Ojosa	0,00394±0,000456	0,00535±0,000507	0,00560±0,000678	0,00487±0,000372	0,00390±0,000557	0,00314±0,00242
Rosa Roter	0,00308±0,000809	0,00251±0,000375	0,00775±0,00178	0,0193±0,00372	0,0120±0,00183	0,0101±0,00143
Rouge de Flandes	0,00675±0,000877	0,00688±0,00137	0,00671±0,000501	0,0107±0,00197	0,00402±0,00183	0,00621±0,000945
Valfi	0,00556±0,00147	0,00142±0,00116	0,0058±0,00153	0,00831±0,000867	0,00665±0,00160	0,00726±0,00105
Violet Queen	0,0123±0,00226	0,00493±0,00138	0,0230±0,00249	0,0479±0,00873	0,0368±0,00470	0,0427±0,00945
Vitelotte Noir	0,0100±0,00251	0,00547±0,00134	0,00761±0,00108	0,0220±0,00397	0,0145±0,00135	0,0184±0,00365
Media	0,00542	0,00395	0,00699	0,0115	0,00888	0,00978
LSD (0,05)	0,00252	0,00172	0,00240	0,00456	0,00292	0,00474

Tabla 3.2. Continuación.

Cultivar/Clon avanzado	CAH _{DPPH} (mol TE kg ⁻¹ PF)					
	CON ₂₀₁₄	CON ₂₀₁₅	ECO ₂₀₁₄	ECO ₂₀₁₅	ITU ₂₀₁₄	ITU ₂₀₁₅
Blue Congo	0,000811±0,000558	0,00157±0,000338	0,00689±0,000450	0,00643±0,00254	0,00754±0,00147	0,0110±0,00241
Blue Star	0,00382±0,000734	0,00249±0,00108	0,00649±0,00144	0,00308±0,000479	0,00271±0,000992	0,00584±0,000780
British Columbia Blue	0,00493±0,00311	0,00185±0,000255	0,00542±0,00108	0,00957±0,00207	0,00582±0,00175	0,0108±0,00398
CIP-7002/34	0,00532±0,00131	0,00351±0,00151	0,00219±0,00145	0,00467±0,00209	0,00571±0,000613	0,00219±0,00195
Entzia	0,00539±0,000811	0,00334±0,00134	0,00390±0,000415	0,00367±0,000705	0,00236±0,00247	0,00485±0,00206
Fenton	0,00297±0,00116	0,00160±0,000970	0,00698±0,00107	0,00895±0,00209	0,00556±0,000891	0,00421±0,00201
Highland Burgundy Red	0,00139±0,000764	0,00174±0,000161	0,0116±0,00241	0,0116±0,00197	0,00911±0,00131	0,0146±0,00225
Jesús	0,00139±0,000937	0,00361±0,00109	0,00318±0,00173	0,00216±0,000116	0,00203±0,000866	0,00265±0,000533
Kasta	0,00477±0,00110	0,00521±0,00146	0,00509±0,00170	0,00356±0,00147	0,00271±0,00199	0,00371±0,00268
Morada	0,00458±0,000727	0,00524±0,00425	0,00238±0,000710	0,000840±0,000200	0,00307±0,00247	0,00356±0,00211
NK-08/349	0,00417±0,000802	0,00357±0,00109	0,00264±0,00168	0,00397±0,00219	0,00401±0,00122	0,00432±0,000983
NK-08/360	0,00573±0,000682	0,00370±0,00192	0,00359±0,00127	0,00364±0,000851	0,00466±0,00144	0,00198±0,000892
NK-08/362	0,00373±0,00204	0,00380±0,000221	0,00458±0,000961	0,00613±0,000216	0,00373±0,000265	0,00698±0,00181
Purple Peruvian	0,00256±0,000662	0,00473±0,00157	0,0155±0,00219	0,0236±0,00598	0,0111±0,00186	0,0266±0,00603
Roja Ojosa	0,00305±0,000486	0,00470±0,000541	0,00267±0,000594	0,00275±0,00125	0,00467±0,000723	0,00348±0,000397
Rosa Roter	0,00461±0,00279	0,000850±0,000400	0,0105±0,00195	0,00843±0,00153	0,00613±0,00190	0,0180±0,00397
Rouge de Flandes	0,00562±0,000935	0,00591±0,00146	0,00237±0,00100	0,00463±0,00101	0,00543±0,000535	0,00931±0,00210
Valfi	0,00453±0,00157	0,00112±0,000516	0,00537±0,00170	0,00593±0,00111	0,00464±0,00163	0,00690±0,000925
Violet Queen	0,00774±0,00241	0,00133±0,000512	0,0336±0,00501	0,0398±0,00101	0,0190±0,00265	0,0452±0,00925
Vitelotte Noir	0,00803±0,00267	0,00332±0,00143	0,0125±0,00144	0,0165±0,00389	0,00530±0,00116	0,0202±0,00413
Media	0,00426	0,00317	0,00742	0,00835	0,00569	0,0102
LSD (0,05)	0,00257	0,00234	0,00305	0,00496	0,00255	0,00477

ANEXO 4

