

Origen y evolución de la papa cultivada. Una revisión

Origins and evolution of cultivated potato. A review

Luis Ernesto Rodríguez¹

RESUMEN

Las primeras papas cultivadas probablemente fueron seleccionadas entre 6.000 y 10.000 años atrás, al norte del lago Titicaca, en los Andes del sur de Perú. Allí, a partir de las especies silvestres *Solanum bukasovii*, *S. canasense* y *S. multisectum*, pertenecientes al complejo *S. brevicaule*, se cree que se originó *S. stenotomum*, que es considerada la primera papa domesticada. Esta, a su vez, habría dado origen a *S. andigena* a través de repetidos procesos de poliploidización sexual en diferentes zonas de cultivo, con la consiguiente hibridación interespecífica e intervarietal que permitió ampliar la diversidad y adaptabilidad genética de la papa de los Andes. Los cultivares chilenos se derivaron posteriormente por hibridación de poblaciones andinas cultivadas con la especie silvestre *S. tarijense*. En el siglo XVI la papa migró a Europa y se dispersó por todo el orbe. Actualmente las papas cultivadas que se siembran en el mundo son conocidas colectivamente bajo el nombre de *S. tuberosum*.

Palabras clave: domesticación de plantas, fitomejoramiento, Solanaceae, *Solanum* sp.

ABSTRACT

Potato was domesticated some 6,000 to 10,000 years ago in the southern Andes of Peru, north from Lake Titicaca. The process is believed to have started from a set of wild species of the *Solanum brevicaule* complex (*S. bukasovii*, *S. canasense* and *S. multisectum*) that would have given origin to *S. stenotomum*, which is probably the first domesticated potato, and the immediate ancestor of *S. andigena* through repeated sexual polyploidization processes in different cultivation zones. The consequent interspecific and inter-varietal hybridization of this species broadened the genetic diversity and adaptability of Andean potatoes, whose subsequent breeding with the wild species *S. tarijense* gave rise to the Chilean cultivars. In the sixteenth century, potato migrated to Europe and then spread worldwide. Presently, cultivated potatoes are collectively designated under the name *S. tuberosum*.

Key words: plant domestication, plant breeding, Solanaceae, *Solanum* sp.

Introducción

El origen, la evolución y la clasificación de la papa cultivada han sido objeto de gran interés y amplia discusión durante los últimos años, porque en un tiempo relativamente corto este cultivo se convirtió en uno de los alimentos más importantes del mundo (Spooner y Hetterscheid, 2005a; Morales, 2007; FAO, 2009). Aún persisten muchas preguntas sin resolver en relación con cuándo, dónde, cómo, por qué y cuántas veces ocurrió su domesticación; cuáles fueron sus progenitores silvestres, cómo y cuándo se diferenciaron de ellos, y cuáles fueron los procesos selectivos asociados al desarrollo de los cultivares modernos (Spooner *et al.*, 2005). La taxonomía de la papa y de sus parientes silvestres ha sido ampliamente estudiada durante los últimos años (Van den Berg y Jacobs, 2007). Sin embargo, todavía existe controversia acerca de la conveniencia de clasificar los diferentes grupos cultivados dentro de una sola especie (*S. tuberosum*), o dentro de varias. En este contexto, el objetivo

del presente trabajo consiste en revisar las diferentes teorías relacionadas con la evolución de la papa cultivada.

Diversidad de la papa cultivada

La papa silvestre, así como la cultivada (*Solanum* L. sect. *Petota*), crece desde el suroccidente de Estados Unidos hasta el sur de Chile (Rodríguez *et al.*, 2009). Posee un rico *pool* de genes, constituido por 190 especies silvestres que forman tubérculos (Spooner y Salas, 2006), de las cuales el 70% son diploides ($2n = 2x = 24$), y el resto poliploides, principalmente divididas entre tetraploides ($2n = 4x = 48$) y hexaploides ($2n = 6x = 72$) (Spooner *et al.*, 2005, 2008; Hijmans *et al.*, 2007), con una presencia escasa de triploides y pentaploides (Hijmans *et al.*, 2007). A diferencia de otros cultivos, la papa presenta un *pool* genético secundario extremadamente grande, compuesto por especies silvestres

cercanas que forman pequeños tubérculos comestibles (Van den Berg y Jacobs, 2007). Actualmente, las distintas variedades cultivadas se encuentran agrupadas dentro de la especie *Solanum tuberosum* L. (Spöner *et al.*, 2007; Andre *et al.*, 2007).

La mayoría de las especies silvestres presenta estolones largos, al final de los cuales se produce un tubérculo (Hijmans *et al.*, 2002), aunque algunas especies de la serie *Piruana* los tienen a lo largo del estolón (Salas *et al.*, 2001). El tamaño de los tubérculos varía desde unos pocos mm (*S. clarum*, *S. morelliforme*) hasta tamaños similares a los de las especies cultivadas (*S. burtonii*, *S. candolleanum*). Su forma varía también, desde tubérculos globosos hasta tubulares, ya sean rectos o curvos, y con muchas morfologías intermedias (Hijmans *et al.*, 2002).

Una de las tendencias morfológicas de la domesticación de la papa fue la reducción en la longitud de los estolones, lo que favoreció la concentración de los tubérculos al pie del tallo (Hijmans *et al.*, 2002; Spöner *et al.*, 2005). En la domesticación pudo estar implicada la selección de tubérculos menos tóxicos y con menores niveles de glicoalcaloides. Los agricultores andinos mantuvieron una variedad más amplia de formas de tubérculos, colores de piel y carne comparado con los observados en las especies silvestres (Simmonds, 1995). Posteriormente seleccionaron poblaciones de madurez temprana (precocidad), periodo de dormancia adecuado y resistencia a diferentes tipos de estrés biótico y abiótico, en una amplia gama de ambientes (Bradshaw, 2007), buscando siempre tubérculos de mejor sabor y mayor tamaño.

Origen de la papa diploide cultivada

Las primeras papas cultivadas fueron seleccionadas entre 6.000 y 10.000 años atrás en las montañas de los Andes, donde sucesivas generaciones de agricultores produjeron una gran cantidad de variantes cultivadas (Spöner y Hettterscheid, 2005a). Este proceso, cuando no se dio espontáneamente en la naturaleza, habría sido llevado a cabo deliberada o inconscientemente por el hombre.

Todas las hipótesis previas al estudio detallado de la genética de la papa proponían que las variantes cultivadas se habían desarrollado en distintos lugares (orígenes múltiples e independientes) a partir de diferentes especies silvestres (Hawkes, 1990; Ochoa, 1990; Huamán y Spöner, 2002). Sin embargo, al analizar la genética tanto de las especies silvestres como de los cultivares nativos, se demuestra que la papa cultivada tuvo un origen único en una vasta

región al norte del lago Titicaca, a partir de miembros del complejo norte de *S. brevicaule* (Spöner *et al.*, 2005; Van den Berg y Jacobs, 2007).

Históricamente se ha discutido de forma amplia acerca de la especie o especies que dio (dieron) origen a la papa cultivada. Teniendo en cuenta sus rasgos morfológicos y fitogeográficos, planteó que la primera papa cultivada fue *S. stenotomum*, teniendo a *S. leptophyes* y *S. canasense* como posibles ancestros. *S. stenotomum* agrupa un conjunto de plantas diploides que florecen y tuberizan bajo condiciones de días cortos, y que no presentan brotación del tubérculo al momento de la cosecha (Huamán y Spöner, 2002; Ghislan *et al.*, 2006).

Posteriormente, Hawkes (1990) favoreció a *S. leptophyes* como único ancestro, por estar distribuida a la misma altitud y en la misma región ecogeográfica que *S. stenotomum* (cerca al lago Titicaca). Esta última se cultivó intensivamente en esa región, y estuvo ligada al desarrollo de la cultura Tiwanaku, la cual posteriormente se diseminó en distintas direcciones, incluyendo Argentina y Chile (Morales, 2007).

Autores como Ugent (1970) y Huamán y Spöner (2002) proponen que *S. stenotomum* proviene de las especies *S. brevicaule*, *S. bukasovii*, *S. canasense*, *S. coelestipetalum*, *S. gourlayi*, *S. leptophyes*, *S. multidissectum*, *S. multiinterruptum* y *S. spegazzinii*, pertenecientes al complejo *S. brevicaule*. Por su parte, Bukasov (1971) propuso a *S. canasense*, *S. leptophyes*, *S. brevicaule*, *S. bukasovii*, *S. candolleanum* y *S. sparsipilum* como ancestros de *S. stenotomum*, mientras Ochoa (1990) plantea que los ancestros serían *S. brevicaule*, *S. bukasovii* y *S. canasense*.

Sin embargo, en su mayoría, estas especies silvestres se relacionan entre sí, y aún existe controversia sobre su clasificación taxonómica (Hawkes 1990; Ochoa, 1990; Van den Berg *et al.*, 1998; Sukhotu *et al.*, 2006). La diferencia entre estas hipótesis resulta de la controversia acerca de la taxonomía de un grupo de especies silvestres ancestrales, ya que *S. bukasovii*, *S. canasense* y *S. multidissectum* fueron consideradas por Ochoa (1999) como una sola especie.

La hipótesis de Hawkes (1990) ha sido controvertida con base en el análisis de sitios de restricción de DNA nuclear y cloroplástico (Sukhotu *et al.*, 2005; Sukhotu y Hosaka, 2006). Estos autores plantean que *S. stenotomum* se originó a partir de las especies silvestres *S. bukasovii*, *S. canasense* y *S. multidissectum*, las cuales tienen en común el haplotipo s-ctDNA. En este punto coinciden con Hawkes al considerar a *S. stenotomum* como la primera

papa domesticada en Perú, la cual posteriormente se habría dispersado hacia Bolivia.

Para determinar la variabilidad de las poblaciones primitivas diploides cultivadas de *S. stenotomum* y de sus ancestros silvestres, Sukhotu *et al.* (2006) utilizaron marcadores de alta resolución para DNA cloroplástico (ctDNA). Esta técnica les permitió encontrar cinco haplotipos básicos (w, t, c, s y a), todos los cuales, excepto t, se encuentran en *S. stenotomum* (Hosaka *et al.*, 1988; Hosaka, 1995). Este haplotipo, predominante en *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, fue probablemente incorporado por *S. tuberosum* subsp. *andigena* durante su migración a las costas meridionales de Chile, a partir de poblaciones de *S. tarijense* (Hosaka, 2003; Hosaka, 2004; Sukhotu *et al.*, 2006).

El uso de marcadores de alta resolución no apoya necesariamente la hipótesis de una domesticación sucesiva. La poca variación del ctDNA dentro de *S. stenotomum* pudo ser el resultado de la domesticación de una especie silvestre ancestral altamente variable. Los haplotipos a y c-ctDNA, frecuentes en *S. stenotomum*, también se encuentran en *S. bukasovii* (centro de Perú) y en *S. canasense*, *S. candolleana*, *S. multidissectum* (sur de Perú).

Sin embargo, no resulta claro si la diversidad de ctDNA observable en *S. stenotomum* es resultado de la domesticación de diferentes especies ancestrales (hipótesis de la domesticación sucesiva), o si una vez domesticada, *S. stenotomum* presentó hibridación natural con otras especies silvestres (hipótesis de la introgresión), siendo *S. ajanhuiri*, especie diploide cultivada de origen híbrido entre *S. stenotomum* y *S. megistacrolobum*, un ejemplo típico (Huamán *et al.*, 1982).

La hipótesis de la domesticación sucesiva parece estar en concordancia con la hipótesis de una única domesticación, en el sentido que esta habría ocurrido en múltiples tiempos a partir de un grupo de especies silvestres en Perú.

S. stenotomum subsp. *goniocalyx* se originó a partir de *S. stenotomum*, presentando una alta diversidad desde el norte de Perú hasta el centro de Bolivia. *S. phureja* Juz. y Bukasov subsp. *phureja* fueron seleccionadas a partir de *S. Stenotomum* por ausencia de periodo de dormancia en el tubérculo al momento de la cosecha, rápido desarrollo de los tubérculos y mejor crecimiento del cultivo. Esto permitió llegar a tener hasta tres cultivos por año en las zonas bajas y cálidas de los valles orientales de los Andes (Hawkes, 1990; Sukhotu y Hosaka, 2006; Ghislain *et al.*, 2006; Bradshaw, 2007).

Actualmente, *S. phureja* se distribuye ampliamente en una larga y estrecha franja de los Andes, desde Venezuela hasta el centro de Bolivia, mientras que *S. stenotomum* está restringida sólo a Perú y Bolivia (Sukhotu y Hosaka, 2006). *S. phureja* se caracteriza por presentar tubérculos pequeños, adaptación a días cortos, ausencia de dormancia (Bradshaw, 2007) y ploidía predominantemente diploide (Ghislain *et al.*, 2006). *S. phureja* presenta un periodo de dormancia más corto que *S. tuberosum* y contribuye con genes dominantes para la ausencia de dormancia en el tubérculo (Freyre *et al.*, 1994). La ausencia de dormancia en *S. phureja* es un carácter dominante y bien marcado en la generación F₁, en contraste con *S. andigena*, que sí presenta dormancia. Por esta razón, la influencia de *S. phureja* en el origen de *S. andigena* se considera poco probable (Sukhotu y Hosaka, 2006). A pesar de los enormes progresos logrados en la última década, el conocimiento primario de los procesos que controlan la dormancia del tubérculo de la papa sigue siendo un enigma (Suttle, 2007).

S. phureja se considera un grupo importante para el mejoramiento y desarrollo de nuevas variedades de papa, debido a sus excelentes características culinarias (Ghislain *et al.*, 2006).

Huamán y Spooner (2002) incluyeron a la subsp. *goniocalyx* dentro del grupo *Stenotomum*, mientras que el grupo *Phureja*, fue clasificada en un grupo diferente debido a su ausencia de dormancia. Finalmente, Spooner *et al.* (2007), agruparon a todas las papas andinas, independientemente de su ploidía, como *S. tuberosum* grupo *Andigena*.

Origen de la papa tetraploide cultivada

Las papas del grupo *Andigena* (*andigenum*) (*S. tuberosum* L. subsp. *andigena* Hawkes) (Hawkes, 1990) o grupo *Andigena* (Huamán y Spooner, 2002; Spooner *et al.*, 2007), constituyen un grupo importante de cultivares nativos seleccionados por agricultores andinos, que se cultiva a lo largo de los Andes en alturas que varían entre 2.000 y 4.000 msnm, y forman tubérculos bajo condiciones de día corto (Hawkes, 1990; Sukhotu y Hosaka, 2006).

S. andigena proviene de *S. stenotomum* a través de repetidos procesos de poliploidización sexual ocurridos en diversos lugares, con la consiguiente hibridación interespecífica e intervarietal a través de cruces ($4x \times 4x$) y/o ($2x \times 4x$ ó $4x \times 2x$) (Sukhotu y Hosaka, 2006). La tetraploidización sexual en papa ha sido sugerida por la capacidad que tiene la papa diploide y las especies con ella relacionadas, de producir granos de polen $2n$ (Iwanaga y Peloquin, 1982; Wantabe

y Peloquin, 1989; Werner y Peloquin, 1991), siendo ésta considerada como la forma más probable de poliploidización de la papa (Den Nijs y Peloquin, 1977; Mendiburu y Peloquin, 1977). Ghislain *et al.* (2006), afirman que la papa que crece en los Andes contiene mezclas de especies silvestres y cultivadas con diferentes niveles de ploidía. Esto es explicable si se tiene en cuenta que los genotipos diploides con gametos no reducidos son frecuentes tanto en especies silvestres como cultivadas, lo cual facilita la transferencia de genes entre diferentes niveles de ploidía.

La naturaleza altamente heterocigótica de *S. andigena* apoya la noción de que esta surgió por tetraploidización sexual entre diferentes genotipos de *S. stenotomum*, dado que la misma serie de variación de ctDNA ha sido reportada tanto para *S. andigena* como para cultivares diploides (Sukhotu y Hosaka, 2006).

La domesticación humana modificó y atenuó los tetraploides iniciales de *S. stenotomum*, presentes actualmente en el grupo Andigena, lo que permitió ampliar su diversidad y adaptabilidad genética (Hosaka, 1995; Sukhotu *et al.*, 2005; Sukhotu *et al.*, 2006; Sukhotu y Hosaka, 2006).

Sukhotu y Hosaka (2006) sostienen que *S. andigena* proviene de *S. stenotomum*, primariamente como resultado de un proceso independiente de diferenciación geográfica en Perú. Sin embargo, se sugiere que la diferenciación genética de *S. andigena* no ocurrió independientemente de *S. stenotomum*, sino que esta última se habría dispersado y diferenciado genéticamente por repetidos procesos de tetraploidización sexual en diversos lugares, para luego ser objeto de una selección masiva de formas tetraploides que habrían dado origen a la primera población de *S. andigena* (Sukhotu y Hosaka, 2006). Esto coincide con la noción de que las poblaciones iniciales de *andigena* presentan múltiples orígenes, pero provienen exclusivamente de *S. stenotomum*. Las papas tipo *andigena* se convirtieron en la forma más ampliamente cultivada en América del Sur, presumiblemente porque los agricultores las encontraron superiores en rendimiento y otras características, en comparación con las papas diploides (Bradshaw, 2007).

El grupo Andigena, por su naturaleza auto y alotetraploide, presenta herencia tetrasómica (Howard, 1970; Matsubavashi, 1991) y se considera la fuente genética primaria más importante para el mejoramiento de la papa en el mundo. Confiere resistencia a *P. infestans*, virus PVX, PVY, nematodos, y polillas de la papa, y se considera una buena base para ampliar la diversidad genética e inducir heterosis positiva (Sukhotu *et al.*, 2005; Sukhotu y Hosaka, 2006).

Sukhotu *et al.* (2005), a través de la técnica de sitios de restricción en DNA nuclear y cloroplástico, evaluaron la diversidad genética del grupo Andigena y de algunas accesiones de papas nativas chilenas (*S. tuberosum* subsp. *tuberosum*). Es estudio les permitió concluir que la diversidad genética del grupo se generó a partir de una especie diploide cultivada, posteriormente modificada por poliploidización sexual e hibridación intervarietal y/o introgresiva, que se dispersó extensamente y que se conoce como *S. andigena*. Esta se caracteriza por ser una especie tetraploide altamente polimórfica (Ugent, 1970; Sukhotu *et al.*, 2005), que puede ser separada de *S. stenotomum*, solamente por el número de cromosomas, pues muchos de sus caracteres morfológicos se traslapan entre sí (Huamán y Spooner, 2002).

Sukhotu *et al.* (2005) plantean que la carencia de correlación entre las distancias geográficas y la diferenciación genética sugiere fuertemente que estas accesiones pertenecen al mismo *pool* genético de *S. andigena*, presentando una ascendencia común que se ha mantenido por intercambio frecuente de genes mediante hibridación. De la hibridación entre *S. andigena* y *S. stenotomum* pudo resultar *S. chautcha*, una progenie triploide que crece frecuentemente en fincas de productores nativos (Sukhotu *et al.*, 2005). Esto refuerza la hipótesis de que *S. andigena* fue genéticamente modificada a partir de formas tetraploides inicialmente derivadas de *S. stenotomum*.

La distribución de *S. andigena*, que es más amplia que la de *S. stenotomum*, particularmente hacia el norte, parece estar asociada a la presencia de una especie silvestre en el centro de Perú, que se extendió a través del área de distribución de *S. stenotomum*. El haplotipo s-ctDNA de *andigena* ha sido encontrado desde Perú hasta Bolivia y el norte de Argentina, traslapándose con el área de distribución de *S. stenotomum*. Esto indica que los genotipos formados localmente fueron diseminados desde *S. stenotomum* hacia *S. andigena* (Sukhotu *et al.*, 2005), como resultado de procesos de hibridación inter e intraespecífica en campos de cultivo en que los híbridos naturales se incorporan al *pool* genético de la papa cultivada.

Origen de las papas cultivadas tetraploides tipo Chilotanum

Las otras papas tetraploides, *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* (Hawkes, 1990) o *S. tuberosum* grupo Chilotanum (Huamán y Spooner, 2002; Spooner *et al.*, 2007), crecen en las regiones costeras en Chile y se distribuyen actualmente por todo el mundo. El origen de las papas modernas cultivadas ha sido muy controvertido. Juzepczuk y Bukasov (1929)

consideran que provienen de cultivares nativos (*S. leptostigma* y *S. molinae*) que habrían dado origen a *S. chilotanum*, y esta, en cruce con *S. andigenum*, a *S. tuberosum* subsp. *europaeum*. Por su parte, Salaman y Hawkes (1949), Salaman (1949), Hawkes y Francisco-Ortega (1992), plantean que el origen se dio a partir de cultivares andinos nativos tetraploides pertenecientes a *S. andigena*.

Al analizar el material chileno, Bukasov (1978) concluyó que su hábito de crecimiento y comportamiento fotoperiódico son semejantes a los de las variedades europeas. Esta característica, al tornar innecesaria la selección para días largos, habría facilitado su rápida adaptación y amplia dispersión. Con base en ello, este autor ha postulado la teoría de que la papa europea proviene de la chilota, que estaba preadaptada a los días largos de Europa, y superaba a los clones andinos adaptados a días cortos (Contreras 2005, Spooner y Hetterscheid, 2005a).

Hawkes (1990) y Hosaka (2003), afirman que los cultivares chilenos nativos se derivaron secundariamente de los cultivares andinos, probablemente después de la hibridación de estos con especies bolivianas o argentinas de *S. tarijense*, descartando así que el subcentro de Chiloé sea uno de los focos de origen de la papa cultivada, como inicialmente lo había propuesto Bukasov en 1971 (Spooner *et al.*, 2005).

Hosaka *et al.* (1988) sugieren que las poblaciones nativas tetraploides chilenas se diferenciaron de las demás poblaciones tetraploides nativas de los Andes y de otras especies cultivadas y silvestres por la delección de aproximadamente 400 pares de bases del DNA cloroplástico (cpDNA).

La subespecie *andigena* presenta cinco haplotipos (a, c, s, t y w), mientras que el grupo *Chilotanum* sólo presenta los haplotipos a, t y w (Hosaka *et al.*, 1988). El haplotipo t,

TABLA 1. Hipótesis acerca del origen de la papa (*Solanum* sección *Petota*), adaptado de Hawkes (1990), Huamán y Spooner (2002) y Sukhotu *et al.* (2005, 2006).

Especies cultivadas	Ploidía	Posible origen	Distribución
<i>S. ajanhuiri</i> 'Yari' cultigens Juz. y Bukasov	2x	<i>S. stenotomum</i> x <i>S. megistacrolobum</i> Bitter (Hawkes, 1990)	Centro de Bolivia
<i>S. ajanhuiri</i> 'Ajawiri' cultigens Juz. y Bukasov	2x	<i>S. ajanhuiri</i> ('Yari' clones) x <i>S. stenotomum</i> (Hawkes, 1990)	Suroeste de Perú y centro de Bolivia
<i>S. chaucha</i> Juz. y Bukasov	3x	<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>andigena</i> x <i>S. stenotomum</i> o <i>S. phureja</i> (Hawkes, 1990)	Ecuador, al norte de Perú
<i>S. curtilobum</i> Juz. y Bukasov	5x	<i>S. juzepczukii</i> x <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>andigena</i> (Hawkes, 1990)	Oriente de Venezuela, centro de Perú, hasta el noroeste de Argentina
<i>S. juzepczukii</i> Buk.	3x	<i>S. stenotomum</i> x <i>S. acaule</i> Bitter (Hawkes, 1990)	Centro de Perú, hasta el noroeste de Argentina
<i>S. phureja</i> subsp. <i>phureja</i> Juz. y Bukasov	2x	Variante de <i>S. stenotomum</i> por selección a rápida maduración y ausencia de dormancia en el tubérculo (Hawkes, 1990)	Desde Venezuela hasta el centro de Bolivia
<i>S. phureja</i> subsp. <i>estradae</i> (López) Hawkes	4x	Autotetraploide de <i>S. phureja</i> subsp. <i>phureja</i> ; o <i>S. phureja</i> subsp. <i>phureja</i> x <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> (Hawkes, 1990)	Centro de Colombia (departamento de Quindío)
<i>S. phureja</i> subsp. <i>Hygrothermicum</i> (Ochoa) Hawkes	4x	Desconocido	Perú (tierras bajas del oriente)
<i>S. stenotomum</i> subsp. <i>Stenotomum</i> Juz. y Bukasov	2x	Selección de <i>S. leptophyes</i> Bitter (por indígenas de Bolivia y Perú en la región del lago Titicaca) (Hawkes, 1990). Selección a partir de las especies silvestres <i>S. bukasovii</i> , <i>S. canasense</i> y <i>S. multidissectum</i> (Sukhotu <i>et al.</i> , 2005, 2006)	De Colombia hasta el norte de Argentina
<i>S. stenotomum</i> subsp. <i>goniocalyx</i> Juz. y Bukasov	2x	Derivación a partir de <i>S. stenotomum</i> (Hawkes, 1990) Se considera como una variante dentro del grupo <i>Stenotomum</i> (Spooner, 2002)	Norte de Perú hasta el centro de Bolivia
<i>S. tuberosum</i> L. subsp. <i>andigena</i> (Juz. y Bukasov) Hawkes	4x	<i>S. stenotomum</i> x <i>S. sparsipilum</i> (Bitter) Juz. y Bukasov (Hawkes, 1990) se originó a través de tetraploidización entre diferentes genotipos de <i>S. stenotomum</i> , por esto su alta heterocigocidad natural (Hosaka, 2006). <i>S. stenotomum</i> , a través de repetidos procesos de poliploidización sexual de <i>S. stenotomum</i> en diversos lugares, seguidos de eventos de hibridación interespecífica e intervarietal a través de cruces 4x x 4x y/o 2x x 4x, ó 4x x 2x (Sukhotu <i>et al.</i> , 2005, 2006; Sukhotu y Hosaka, 2006)	Oriente de Venezuela hasta el norte de Argentina
<i>S. tuberosum</i> L. subsp. <i>tuberosum</i>	4x	Derivada secundariamente de cultivares andinos después de la hibridación con <i>S. tarijense</i> (Hawkes, 1990; Hosaka, 2003, 2004; Spooner, 2005)	Zona costera e insular de Chile y zonas templadas

encontrado por presentar una delección de 241 pares de bases, y no de 400, es el más frecuentemente observado en el grupo Chilotanum (Kawagoe y Kikuta, 1991). Más del 99% de las papas que actualmente se cultivan en la zona templada presentan DNA haplotipo t, el cual es frecuente en la mayor parte del germoplasma chileno (Spooner, 2005). Sin embargo, existen algunas accesiones de *S. tuberosum* subsp. *andigena* que poseen este mismo haplotipo, evidenciando claramente una conexión entre estas dos subespecies (Hosaka y Hanemann, 1987). Esta idea es apoyada por Spooner *et al.* (2005), quienes afirman que tanto las papas del grupo Andigena como las Chilotanum derivan del complejo *brevicaule*.

Las variedades de *S. tuberosum* de origen chileno, independientemente de su ctDNA (T ó A1), fueron claramente distinguidas de *S. andigena* mediante nDNA, utilizando RFLP y marcadores tipo microsatélite. Recientemente Hosaka (2003) demostró que el haplotipo T ctDNA es común en poblaciones *tuberosum* chilenas y algunas poblaciones diploides de la especie silvestre *S. tarijense*.

La diferenciación entre las papas del grupo *Tuberosum* chilenas y del grupo Andigena pudo estar asociada con la incorporación del germoplasma proveniente de *S. tarijense*. Se considera que las variedades chilenas de *S. tuberosum* se originaron por la selección de híbridos naturales provenientes de cruzamientos entre *S. tarijense* y *S. andigena* (Hosaka, 2004).

Las primeras papas cultivadas encontradas fuera de Suramérica aparecieron en España, en las islas Canarias, en 1567 (Hawkes y Francisco-Ortega, 1992, Ghislain *et al.*, 2009), y en Sevilla en 1573 (Salaman, 1949; Hawkes y Francisco-Ortega, 1992). Al parecer, estas papas fueron cosechadas al final del año (noviembre y diciembre), lo cual sugiere que estos materiales pertenecían al grupo Andigena, que se encuentra adaptado a días cortos. Parte de estas introducciones iniciales del grupo Andigena y clones triploides del grupo Chaucha aún persisten en las islas Canarias, con las más recientes introducciones de grupo Chilotanum (Spooner, 2005; Ríos *et al.*, 2007).

Existen dos hipótesis sobre el origen de las primeras introducciones a Europa. Juzepczuk y Bukasov (1929) proponen una introducción desde Chile (grupo de Chilotanum), apoyados en semejanzas morfológicas, y en su adaptación a días largos, mientras que Salaman y Hawkes (1949), Hosaka y Hanneman (1988), Grun (1990) y Hawkes (1990) sugieren una introducción desde los Andes.

De acuerdo con Spooner (2005) y con Raker y Spooner (2002), la mayoría de las publicaciones desde Salaman (1949) y Salaman y Hawkes (1949) aceptan la hipótesis de la introducción de germoplasma Andino sin cuestionarla, proponiendo que los cultivares ancestrales chilenos fueron una fuente importante de germoplasma de las variedades cultivadas en el mundo, después de las epidemias del tizón tardío hacia la década de 1840.

La hipótesis de la introducción andina sostiene que inicialmente hubo i) una rápida selección convergente de la papa europea, por su morfología y adaptación a días largos, observables en los miembros del grupo de Chilotanum, y ii) un desplazamiento de la mayoría de los cultivares europeos por parte del germoplasma chileno o por híbridos formados a partir de este grupo (Spooner *et al.*, 2005), como consecuencia de las epidemias mundiales de tizón tardío, que empezaron en el Reino Unido en 1845 y se dispersaron más adelante por todo el mundo.

Dado que el viaje de la papa desde Perú o Colombia hasta Europa toma menos tiempo que desde Chile, los tubérculos de este país podrían haber tenido menor oportunidad de ser viables. Sin embargo, este argumento ignora la posibilidad de transporte a través de semilla botánica, plantas sembradas o incluso tubérculos bien conservados (Hawkes, 1967). Es posible que una vez se conoció el valor alimenticio y comercial de la papa, se hayan presentado múltiples introducciones de todos los grupos de cultivares ancestrales provenientes de los Andes y de Chile, de lo cual simplemente no hay registro.

La selección artificial sobre el grupo Andigena posiblemente produjo algunos clones *neo-tuberosum*, término que se refiere a las papas cultivadas que tuberculan bajo condiciones de día largo, desarrolladas por cruzamiento y selección de poblaciones de *S. tuberosum* del grupo Andigena (Ghislain *et al.*, 2009) adaptadas a día corto.

Los defensores de la hipótesis de la introducción de papas de tipo andino sustentan esta afirmación asumiendo que después de las epidemias de tizón tardío hubo una posterior eliminación de clones del grupo Andigena, seguida de la difusión de clones del grupo Chilotanum (Ghislain *et al.*, 2009).

Finalmente, Ghislain *et al.* (2009) sugieren que clones de papa tanto del grupo Andigena como Chilotanum fueron inicialmente introducidos a Europa por múltiples vías. Sin embargo, los clones del grupo Chilotanum habrían sido

preferidos en los procesos de selección, determinándose así su rápida expansión. Esto los llevaría a ser los cultivares modernos predominantes en Europa, para difundirse posteriormente en la mayoría de las zonas paperas importantes del mundo.

Alternativamente, la hipótesis de la introducción andina sugiere que tanto los rasgos morfológicos como la adaptación a días largos que caracterizan a la papa europea, se desarrollaron rápidamente, de forma paralela entre los cultivares nativos andinos y chilenos, a través de diferentes tipos de selección realizada después de su llegada a Europa, como consecuencia de las epidemias de tizón tardío que destruyeron la papa en el Reino Unido a inicios de 1845, y que desplazaron a los cultivares que existían en Europa en ese momento. Las variantes así seleccionadas habrían sido posteriormente mejoradas con importaciones de cultivares nativos chilenos (Spooner *et al.*, 2005). Esto constituye un argumento en contra de la hipótesis de que el tizón tardío (*P. infestans*) desplazó tempranamente a las variedades del grupo Andigena que habían sido introducidas.

Ghislain *et al.* (2009) encontraron que el germoplasma *Neo-tuberosum* está estrechamente relacionado con el grupo Chilotanum (variedades de las tierras bajas de la región centro-sur de Chile), y en menor grado con el germoplasma del grupo Andigena. Este resultado, bastante inesperado, es explicable por acción de una fuerte y rápida selección en contra de los clones originales de Andigena, después de su hibridación involuntaria con germoplasma del grupo Chilotanum. Adicionalmente, estos mismos autores plantean que la recombinación entre germoplasma *Neo-tuberosum* y *andigena* no sirve para ampliar la diversidad genética y obtener variedades mejoradas, lo cual afecta el diseño de los programas de mejoramiento y la reconstrucción de la historia filogenética de la papa.

Así, pues, la teoría *Neo-tuberosum*, que sustentaba la introducción y adaptación de variedades nativas del grupo Andigena mejoradas con variedades nativas del Grupo Chilotanum, queda refutada (Ames y Spooner, 2008; Ghislain *et al.*, 2009).

La base genética de las variedades mejoradas sigue siendo estrecha, y no se ha beneficiado de la diversidad existente en el grupo Andigena. Los procesos de mejoramiento genético que han hecho uso de progenitores *Neo-tuberosum* y *andigena* no han logrado aumentar significativamente la diversidad genética de las variedades mejoradas, por lo cual es necesario explorar otros esquemas de mejoramiento para buscar genotipos superiores en el futuro.

Conclusiones

El origen de la papa cultivada se describió como el resultado de hibridaciones sucesivas entre miembros diploides del complejo *S. brevicaulis*, acompañadas de procesos de duplicación cromosómica que dieron origen a las formas tetraploides.

Seleccionada a partir de las especies silvestres *S. bukasovii*, *S. canasense* y *S. multidissectum*, *S. stenotomum* se considera la especie de papa diploide cultivada más antigua, la cual habría dado origen a las papas tipo Andigena. Posteriormente, estas habrían sido modificadas por poliploidización sexual e hibridación intervarietal o introgresiva, para luego dispersarse ampliamente. En la actualidad se les conoce como *S. andigena* o grupo Andigena. Este grupo se caracteriza por ser tetraploide y altamente polimórfico, y desde el punto de vista genético se considera como el más estrechamente relacionado con *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* o *S. tuberosum* Grupo Chilotanum, y como su posible ancestro. Estos tubérculos se siembran en las regiones costeras de Chile, desde donde se habrían dispersado hacia el resto del mundo, conociéndose colectivamente como *Solanum tuberosum*.

Literatura citada

- Ames, M. y D.M. Spooner. 2008. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. *Amer. J. Bot.* 95(2), 252-257.
- Andre, C.M., M. Ghislain, P. Bertin, M. Oufir, M.R. Herrera, L. Hoffmann, J.F. Hausman, Y. Larondelle y D. Evers. 2007. Andean potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) as a source of antioxidant and mineral micronutrients. *Agric. Food Chem.* 55, 366-378.
- Bradshaw, J.E. 2007. Potato-breeding strategy. pp. 157-174. En: Vreugdenhil, D. (ed.). *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam.
- Bukasov, S.M. 1939. The origin of potato species. *Physis* 18, 41-61.
- Bukasov, S.M. 1971. Cultivated potato species. pp. 5-40. En: Bukasov, S.M. (ed.). *Flora of cultivated plants*. Vol. IX. Kolos, Leningrad.
- Contreras, A. 2005. Recursos genéticos de la papa en América Latina: distribución, conservación y uso. *Agrociencia* 9(1-2), 93-103.
- Den Nijs, T.P.M. y S.J. Peloquin. 1997. Polyploid evolution via 2n gametes. *Amer. Potato J.* 54, 377-386.
- FAO. 2009. FAOSTAT. El mundo de la papa. En: <http://www.potato2008.org/es/mundo>; consulta: marzo de 2010.
- Freyre, R., S. Warnke, B. Sosinski y D.S. Douches. 1994. Quantitative trait locus analysis of tuber dormancy in diploid potato (*Solanum* spp.). *Theor. Appl. Genet.* 89, 474-480.
- Ghislain, M., D. Andrade, F. Rodríguez, R.J. Hijmans y D.M. Spooner. 2006. Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor. Appl. Genet.* 113, 1515-1527.

- Ghislain, M., J. Núñez, M.R. Herrera y D.M. Spooner. 2009. The single Andigenum origin of *Neo-tuberosum*-*Tuberosum* potato materials is not supported by microsatellite and plastid marker analyses. *Theor. Appl. Genet.* 118(5), 963-969.
- Grun, P. 1990. The evolution of cultivated potatoes. *Econ. Bot.* 44, Supl. 3, 39-55.
- Hawkes, J.G. 1990. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. Belhaven Press, London.
- Hijmans, R.J., D.M. Spooner, A.R. Salas, A. Guarino y J. de la Cruz. 2002. Atlas of wild potatoes. Systematic and eco geographic studies on crop gene pools 10. International Plant Genetic Resources Institute, Roma.
- Hijmans, R., T. Gavrilenko, S. Stephenson, J. Bamberg, A. Salas y D.M. Spooner. 2007. Geographic and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*). *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 485-495.
- Hawkes, J.G. 1967. The history of the potato. Masters Memorial Lecture, 1966. *J. Royal Hort. Soc.* 92, 207-224. 249-262. 288-302.
- Hawkes, J.G. y J. Francisco-Ortega. 1992. The potato in Spain during the late 16th century. *Econ. Bot.* 46(1), 86-97.
- Hosaka, K., G.A. de Zoeten y R.E. Hanneman. 1988. Cultivated potato chloroplast DNA differs from the wild type by one deletion: evidence and implications. *TAG* 75, 741-745.
- Hosaka, K. y R.E. Hanneman, Jr.. 1987. A rapid and simple method for determination of potato chloroplast DNA type. *Amer. Potato J.* 64, 345-353.
- Hosaka, K. 1995. Successive domestication and evolution of the Andean potatoes as revealed by chloroplast DNA restriction endonuclease analysis. *TAG* 90, 356-363.
- Hosaka, K. 2003. T-type chloroplast DNA in *Solanum tuberosum* L. ssp. *tuberosum* was conferred by some populations of *S. tarijense* Hawkes. *Amer. J. Potato Res.* 80, 21-32.
- Hosaka, K. 2004. Evolutionary pathway of t-type chloroplast DNA in potato. *Amer. J. Potato Res.* 81, 155-160.
- Howard, H.W. 1970. Genetics of the potato, *Solanum tuberosum*. Logos Press Ltd., London.
- Huamán, Z., J.G. Hawkes y P.R. Rowe. 1982. A biosystematic study of the origin of the diploid potato, *Solanum ajanhuiri*. *Euphytica* 31, 665-675.
- Huamán, Z. y D.M. Spooner. 2002. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *Amer. J. Bot.* 89, 947-965.
- Iwanaga, M. y S.J. Peloquin. 1982. Origin and evolution of cultivated tetraploid potatoes via 2n gametes. *Theor. Appl. Genet.* 61, 161-169.
- Juzepczuk, S.W. y S.M. Bukasov. 1929. A contribution to the question of the origin of the potato. *Proc. USSR Congr. Genet. Plant Anim. Breed.* 3, 592-611.
- Kawagoe, Y. y Y. Kikuta. 1991. Chloroplast DNA evolution in potato (*Solanum tuberosum* L.). *TAG* 81, 13-20.
- Mendiburu, A.O. y S.J. Peloquin. 1997. Bilateral sexual polyploidization in potatoes. *Euphytica* 26, 573-583.
- Morales, F.J. 2007. Sociedades precolombinas asociadas a la domesticación y cultivo de la papa (*Solanum tuberosum*) en Sudamérica. *Rev. Latinoam. Papa* 14(1), 1-9.
- Matsubayashi, M. 1991. Phylogenetic relationship in the potato and its related species. pp. 93-118. En: Tsuchiya T. y P.K. Gupta (eds.). *Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution. Part B.* Elsevier, Amsterdam.
- Ochoa, C.M. 1990. The potatoes of South America: Bolivia. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ochoa, C.M. 1999. Las papas de Sudamérica. Centro Internacional de la Papa, Lima.
- Raker, C. y D.M. Spooner. 2002. The Chilean tetraploid cultivated potato, *Solanum tuberosum*, is distinct from the Andean populations; microsatellite data. *Crop Sci.* 42, 1451-1458.
- Ríos, D.M., M. Ghislain, F. Rodríguez y D.M. Spooner. 2007. What is the origin of the European potato? Evidence from Canary Island landraces. *Crop Sci.* 47, 127-128.
- Rodríguez, F., W. Feinan, A. Cécile, S. Tanksley y D.M. Spooner. 2009. Do potatoes and tomatoes have a single evolutionary history, and what proportion of the genome supports this history? (en línea) *BMC Evolutionary Biology* 9(191), <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/9/191>; consulta: marzo de 2010.
- Salaman, R.N. y J.G. Hawkes. 1949. The character of the early European potato. *Proc. Linn. Soc. London* 161, 71-84.
- Salas, A., D.M. Spooner, Z. Huamán, R.V. Torres-Maita, R. Hoekstra, K. Schuler y R.J. Hijmans. 2001. Taxonomy and new collections of wild potato species in Central and Southern Peru in 1999. *Amer. J. Potato Res.* 78, 197-207.
- Simmonds, N.W. 1995. Bananas. pp. 370-375. En: Smartt, J. y N.W. Simmonds (eds.). *Evolution of crop plants.* 2nd ed. Longman Scientific & Technical, Harlow, UK.
- Spooner, D.M., R.G. van der Berg, A. Rodríguez, J. Bamberg, R.J. Hijmans y S. Lara-Cabrera. 2004. Wild potatoes (*Solanum* section *Petota*; Solanaceae of North and Central America. *Syst. Bot. Monog.* 68, 1-209.
- Spooner, D.M., K. McLean, G. Ramsay, R. Waugh y G. Bryan. 2005. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *PNAS* 102, 14694-14699.
- Spooner, D.M. y W.L.A. Hettterscheid. 2005. Origins, evolution, and group classification of cultivated potatoes. pp. 285-307. En: Motley, T.J., N. Zerega y H. Cross (eds.). *Darwin's harvest: new approaches to the origins, evolution and conservation of crops.* Columbia University Press, New York, NY.
- Spooner, D.M., J. Núñez, F. Rodríguez, P.S. Naik y M. Ghislain. 2005a. 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, D.M. y A. Salas. 2006. Structure, biosystematics, and genetic resources. pp. 1-39. En: Gopal, J. y S.M. Paul Khurana (eds.). *Handbook of potato production, improvement, and post-harvest management.* Haworth's Press, Binghampton, NY.
- Spooner, D.M., J. Núñez, G. Trujillo, M. del R. Herrera, F. Guzmán y M. Ghislain. 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *PNAS* 104(49), 19398-19403.

- Spooner, D., F. Rodríguez, Z. Polgár, H.E. Ballard y S.H. Jansky. 2008. Genomic origins of potato polyploids: GBSSI gene sequencing data. *The plant genome*. *Crop Sci.* 48, Supl. 1, 27-36.
- Sukhotu, T., O. Kamijima y K. Hosaka. 2005. Genetic diversity of the Andean tetraploid cultivated potato (*Solanum tuberosum* L. ssp. *andigena* Hawkes) evaluated by chloroplast and nuclear DNA markers. *Genome* 48, 55-66.
- Sukhotu, T. y K. Hosaka. 2006. Origin and evolution of Andigena potatoes revealed by chloroplast and nuclear DNA markers. *Genome* 49, 636-647.
- Sukhotu, T., O. Kamijima y K. Hosaka. 2006. Chloroplast DNA variation in the most primitive cultivated diploid potato species *Solanum stenotomum* Juz. et Buk. and its putative wild ancestral species using high-resolution markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 53, 53-63.
- Suttle, J.C. 2007. Dormancy and sprouting. pp. 287-305. En: Vreugdenhil, D. (ed.). *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam.
- Ugent, D. 1970. The potato: what is the origin of this important crop plant, and how did it first become domesticated? *Sci.* 170, 1161-1166.
- Van den Berg, R.G., J.T. Miller, M.L. Ugarte, J.P. Kardolus, J. Villand, J. Nienhuis y D.M. Spooner. 1998. Collapse of morphological species in the wild potato *Solanum brevicaule* complex (sect. *Petota*). *Amer. J. Bot.* 85, 92-109.
- Van den Berg, R.G. y M.J. Jacobs. 2007. Capítulo 4: Molecular taxonomy. pp. 55-74. En: Vreugdenhil, D. (ed.). *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam.
- Watanabe, K. y S.J. Peloquin. 1989. Occurrence of 2n pollen and ps gene frequencies in cultivated groups and their related wild species in tuber-bearing *Solanums*. *Theor. Appl. Genet.* 78, 329-336.
- Werner, J.E. y S.J. Peloquin. 1991. Occurrence and mechanisms of 2n egg formation in 2x potato. *Genome* 34, 975-982.

