

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ**

**Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

**Diversidad Genética y Estructura Poblacional de *Vaccinium floribundum* (Mortiño) en el Páramo Ecuatoriano**

**Camila Anael Topón Mosquera**

**Ingeniería en Biotecnología**

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito  
para la obtención del título de  
Ingeniera Biotecnóloga

Quito, 12 de mayo de 2025

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ**  
**Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

**HOJA DE CALIFICACIÓN  
DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA**

**Diversidad Genética y Estructura Poblacional de *Vaccinium floribundum* (Mortiño) en el Páramo Ecuatoriano**

**Camila Anael Topón Mosquera**

**Nombre del profesor, Título académico** María de Lourdes Torres, PhD.

**Nombre del profesor, Título académico** Milton Gordillo, MSc.

Quito, 12 de mayo de 2025

## © DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Nombres y apellidos: Camila Anael Topón Mosquera

Código: 00324297

Cédula de identidad: 1724564933

Lugar y fecha: Quito, 12 de mayo de 2025

## **ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN**

**Nota:** El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETheses>.

## **UNPUBLISHED DOCUMENT**

**Note:** The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETheses>.

## RESUMEN

El mortiño (*Vaccinium floribundum*), conocido como arándano andino, es una especie endémica del páramo que se distingue por su estructura arbustiva y sus frutos característicos. Desempeña un papel esencial en la biodiversidad y en la dinámica de los ecosistemas de alta montaña, los cuales se desarrollan bajo condiciones ambientales extremas. Este estudio se basa en la genómica de poblaciones utilizando marcadores SNPs obtenidos mediante secuenciación AVITI para analizar la diversidad genética y la estructura poblacional de *V. floribundum* en gradientes altitudinales en el páramo ecuatoriano. Los SNPs, al estar distribuidos a lo largo de todo el genoma, proporcionan una resolución detallada de la variabilidad genética. Para ello, se analizaron 40 individuos de mortiño correspondientes a 8 localidades distribuidas a lo largo de la Sierra ecuatoriana. Los análisis revelaron valores de heterocigosidad entre 0.0024 y 0.0067 y la existencia de tres grupos genéticos diferenciados ( $K=3$ ). En el análisis de redes se identificó una tendencia similar de agrupación al del análisis de estructura poblacional. Estas agrupaciones podrían deberse a factores de distribución geográfica como de altitud que podrían estar influenciando la diversidad genética de esta especie. Además, se identificaron patrones de aislamiento por distancia y aislamiento por ambiente, donde se evidencia una correlación positiva en todos los casos. Estos hallazgos aportan información crucial para comprender la estructura poblacional de *V. floribundum* a lo largo de los Andes ecuatorianos y brindan herramientas para el diseño de estrategias de conservación y restauración en ecosistemas de alta montaña.

**Palabras clave:** *Vaccinium floribundum*, mortiño, SNPs, genómica de poblaciones, páramo ecuatoriano.

## ABSTRACT

The mortiño (*Vaccinium floribundum*), also known as the Andean blueberry, is an endemic shrub species of the páramo ecosystem, characterized by its bushy structure and distinctive fruits. It plays a crucial role in biodiversity and in the dynamics of high-mountain ecosystems, which develop under extreme environmental conditions. This study is based on population genomics using SNP markers obtained through AVITI sequencing to analyze the genetic diversity and population structure of *V. floribundum* across altitudinal gradients in the Ecuadorian páramo. SNPs, being distributed throughout the genome, provide a detailed resolution of genetic variability. To achieve this, 40 mortiño individuals from 8 different localities along the Ecuadorian highlands were analyzed. The analyses revealed heterozygosity values ranging from 0.0024 to 0.0067 and the existence of three distinct genetic groups (K=3). The network analysis showed a similar grouping trend to that of the population structure analysis. These groupings could be influenced by geographic distribution factors such as altitude, which may affect the genetic diversity of this species. Additionally, patterns of isolation by distance and isolation by environment were identified, with a positive correlation evident in all cases. These findings provide essential insights for understanding the population structure of *V. floribundum* along the Ecuadorian Andes and offer tools for the design of conservation and restoration strategies in high-mountain ecosystems.

**Keywords:** *Vaccinium floribundum*, mortiño, SNPs, population genomics, Ecuadorian páramo.

## **TABLA DE CONTENIDO**

<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>12</b>
1.1. Información General .....	12
1.1.1. Características Generales .....	12
1.1.2. Importancia Ecológica, Cultural y Económica .....	12
1.1.3. Distribución y Ecología .....	13
1.2. Análisis Genómico.....	14
1.2.1. Polimorfismos de un Solo Nucleótido (SNPs).....	14
1.2.2. Secuenciación Genómica y Tecnología AVITI .....	14
1.2.3. Importancia de Estudios Genómicos .....	15
<b>2. MÉTODOS.....</b>	<b>16</b>
2.1. Colección de Muestras .....	16
2.2. Extracción de ADN y Cuantificación .....	16
2.3. Secuenciación de ADN .....	17
2.4. Análisis Bioinformáticos .....	17
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>19</b>
3.1. Extracción de ADN y Cuantificación .....	19
3.2. Análisis de Diversidad Genética y Estructura Poblacional.....	19
3.3. Filogenia y Análisis de Redes.....	20

3.4. Influencia de Variables Ambientales en la Diversidad Genética.....	20
<b>4. DISCUSIÓN .....</b>	<b>22</b>
4.1. Diversidad Genética de <i>V. floribundum</i> .....	22
4.2. Estructura Poblacional y Diferenciación Genética .....	22
4.3. Relaciones Genéticas entre Individuos y Filogenia .....	23
4.4. Influencia de Factores Geográficos y Variables Climáticas en la Variación Genética.....	24
<b>5. CONCLUSIONES .....</b>	<b>26</b>
<b>6. TABLAS .....</b>	<b>27</b>
<b>7. FIGURAS .....</b>	<b>33</b>
<b>8. REFERENCIAS.....</b>	<b>39</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>48</b>

## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1. Información de 40 Individuos Seleccionados de <i>Vaccinium floribundum</i> en 8 Sitios de Colección del Ecuador.....</b>	<b>27</b>
<b>Tabla 2. Información de Variables Ambientales con sus Respectivas Unidades Obtenidas de la Interfase Giovanni para Cada Muestra. ....</b>	<b>29</b>
<b>Tabla 3. Resultados de Heterocigosidad para Poblaciones de Mortiño.....</b>	<b>31</b>
<b>He hace referencia a los valores de heterocigosidad.....</b>	<b>31</b>
<b>Tabla 4. Resultados Estadísticos de la Prueba de Mantel y el PERMANOVA para cada una de las Variables Ambientales del Páramo Andino Ecuatoriano. ....</b>	<b>32</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1. Mapa del Ecuador con 8 Sitios de Colección de <i>Vaccinium floribundum</i>.....</b>	<b>33</b>
<b>Figura 2. Distribución de Heterocigosidad en 8 Poblaciones de <i>Vaccinium floribundum</i>.....</b>	<b>34</b>
<b>Figura 3. Análisis de Estructura Poblacional (Structure).....</b>	<b>35</b>
<b>Figura 4. Análisis de Redes y Árbol Filogenético. .....</b>	<b>36</b>
<b>Figura 5. Análisis de Redundancia (RDA). .....</b>	<b>37</b>
<b>Figura 6. Aislamiento por Ambiente (IBE) y Aislamiento por Distancia (IBD). .....</b>	<b>38</b>

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>Anexo 1. Infografía Explicativa sobre el Secuenciamiento AVITI. ....</b>	<b>48</b>
<b>Anexo 2. Geles de Electroforesis obtenidos de la Extracción de ADN total de <i>Vaccinium floribundum</i>. ....</b>	<b>49</b>
<b>Anexo 3. Definición de Mejor Número de Clústeres para el Análisis de Estructura. ....</b>	<b>50</b>
<b>Anexo 4. Localidades Muestreadas de <i>Vaccinium floribundum</i> en Sitios de Colección del Ecuador y Características Fenotípicas Observadas. ....</b>	<b>51</b>

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Información General

#### 1.1.1. Características Generales

*Vaccinium floribundum* Kunth, también conocido como mortiño, arándano andino o uva de monte, es una especie endémica perteneciente a la familia Ericaceae. Esta especie se caracteriza por su estructura arbustiva, pequeñas hojas con nervadura pinnada, y flores de menos de 1 cm dispuestas en racimos (Santamaría et al., 2012). Su fruto es una baya comestible de 5 a 8 mm de diámetro, que contiene de 15 a 60 semillas y se distingue por su coloración que varía de azul a negro, recubierta por una capa blanquecina llamada pruina (Meléndez et al., 2021; Rodrigues & Franco, 2016). Por otro lado, al igual que los arándanos, *V. floribundum* es reconocido como una “superfruta” debido a la elevada concentración de antioxidantes, vitaminas y minerales, lo que refuerza su valor nutricional y potencial beneficio para la salud (Llirisaca et al., 2022).

#### 1.1.2. Importancia Ecológica, Cultural y Económica

El mortiño juega un papel fundamental en la restauración y conservación de los ecosistemas andinos, especialmente en los páramos, que son esenciales en la regulación hídrica y la captura de carbono (Pinos et al., 2021). Gracias a su capacidad regenerativa, el mortiño puede propagarse de manera vegetativa a partir de raíces o meristemas laterales de los tallos (Herrera et al., 2024). Esta característica lo destaca como una de las primeras especies en recuperarse frente a las actividades antropogénicas, como deforestación e incendios forestales, actuando como pionero en la sucesión ecológica (Hernández et al., 2024). En este sentido, el mortiño es considerado una especie clave en proyectos de restauración ecológica, dirigidos a mitigar los efectos del cambio climático y proteger las

fuentes de agua que sustentan la vida de millones de personas, así como de diversas especies de flora y fauna en la región andina (Herrera et al., 2024).

Con respecto a la importancia cultural, *V. floribundum* tiene una profunda conexión con la tradición y cultura de los pueblos andinos. En Ecuador, este fruto que se cosecha en el mes de octubre dependiendo de los patrones climáticos, es el ingrediente central de la “Colada Morada”, una bebida tradicional que se prepara durante el Día de los Difuntos, simbolizando la unión entre los vivos y sus ancestros (Abreu et al., 2014; Herrera et al., 2024). Por esta razón, la recolección y uso del mortiño forman parte del patrimonio cultural de las comunidades locales, quienes han transmitido estas prácticas de generación en generación (Villareal & Abad, 2014).

Por otra parte, en el ámbito económico, el mortiño tiene un gran potencial como producto de alto valor agregado. Debido a sus propiedades nutricionales excepcionales, el mortiño se ha convertido en un ingrediente atractivo para la industria alimenticia y de exportación, especialmente en la elaboración de mermeladas, vinos y otros derivados (Vizcaíno et al., 2024). Este potencial ha captado el interés de mercados locales e internacionales, abriendo oportunidades para el desarrollo de cadenas de valor.

### **1.1.3. Distribución y Ecología**

El mortiño se encuentra naturalmente en los Andes tropicales, abarcando una amplia región geográfica desde Venezuela hasta Bolivia (Villanueva et al., 2023). Específicamente en Ecuador, se distribuye en la Cordillera de los Andes, extendiéndose a lo largo de diferentes provincias desde el Carchi hasta la provincia de Loja (Herrera et al., 2024).

*V. floribundum* se encuentra de manera silvestre en ecosistemas de gran altitud, conocidos como páramos y bosques montanos fríos, que rodean alturas entre los 1600 y 4500 msnm (Vega et al., 2020). Estos hábitats presentan diferentes condiciones ambientales, incluyendo

bajas temperaturas que oscilan entre 7 y 18°C, altos niveles de radiación UV, alta humedad, y suelos ácidos con un pH entre 4 y 5 (Herrera et al., 2024; Vega et al., 2020).

A pesar de estos desafíos ambientales, *V. floribundum* ha desarrollado mecanismos de adaptación que le permiten resistir heladas y condiciones extremas, asegurando la supervivencia en climas de alta montaña (Cobo et al., 2016). Además, la amplia distribución altitudinal y geográfica de la especie sugiere una notable diversidad genética, resultado de la adaptación a distintos ambientes a lo largo de su rango de distribución (Llirisaca et al., 2022).

## **1.2. Análisis Genómico**

### **1.2.1. Polimorfismos de un Solo Nucleótido (SNPs)**

Los polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) son variaciones en una sola base dentro de la secuencia de ADN (Koopae & Kshkoyek, 2014). Estos marcadores altamente informativos permiten estudiar rasgos genéticos complejos, comprender relaciones genéticas entre individuos y determinar la diversidad genética (Edwards et al., 2007; Helyar et al., 2011). Especialmente en plantas, los SNPs son clave en la investigación y mejoramiento genético vegetal. Para su identificación, se emplean tecnologías de secuenciación y herramientas bioinformáticas, que permiten detectar y analizar estas variantes a nivel genómico (Morgil et al., 2020).

### **1.2.2. Secuenciación Genómica y Tecnología AVITI**

La secuenciación de ADN es una tecnología que permite la lectura y análisis de la información contenida en el genoma de los organismos (Díez et al., 2020). De hecho, las tecnologías de secuenciación de nueva generación (NGS, por sus siglas en inglés) han permitido obtener grandes volúmenes de datos con alta precisión y rendimiento (McDonald,

et al., 2024). Específicamente, la tecnología AVITI permite generar esta información genómica con menores tasas de error y un menor costo de secuenciación (Liu et al., 2024).

En términos generales, el secuenciamiento AVITI (Anexo 1), se basa en tres principios: circularización, amplificación y secuenciación. La circularización permite que una biblioteca de ADN se adhiera a un cebador situado en la celda de flujo mediante un adaptador. Después, la tecnología emplea la amplificación por círculo rodante para generar una cadena de ADN continua, conocida como polonio. En la etapa de secuenciación, polímeros marcados llamados aviditas se unen a los polonio, generando una señal fluorescente que permite la clasificación precisa de las bases (Arslan et al., 2024). Esto a su vez, facilita la identificación de secuencias de nucleótidos en regiones específicas, permitiendo detectar polimorfismos, variaciones estructurales o patrones de expresión génica (Altmann et al., 2012).

### **1.2.3. Importancia de Estudios Genómicos**

El estudio a nivel genómico de *V. floribundum* es fundamental para caracterizar la variabilidad genética dentro y entre poblaciones. Además, en un futuro puede contribuir a comprender las bases moleculares que sustentan los mecanismos de adaptación, los cuales dependen de la expresión de genes y rutas metabólicas asociadas a su adaptación a condiciones ambientales extremas. Esta información puede contribuir en la conservación de esta interesante especie del páramo ecuatoriano y el desarrollo de estrategias para la restauración de este ecosistema único, cada vez más amenazado por el cambio climático.

Por lo tanto, el objetivo principal de esta investigación fue analizar la diversidad genética y la estructura poblacional de *V. floribundum* mediante marcadores SNPs en una colección inicial de 40 muestras distribuidas a lo largo del páramo andino ecuatoriano.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Colección de Muestras

En el año 2016, con permisos otorgados por el Ministerio del Ambiente del Ecuador, se colectaron muestras de tejido foliar de individuos de mortiño en 33 sitios de colección distribuidos en diferentes provincias de la Sierra del Ecuador (Vega et al., 2020). Para el año 2024, con el fin de ampliar la cobertura altitudinal, se incorporaron 22 nuevos sitios de colección, obteniendo un total de 55 sitios de colección ubicados entre los 2.200 y 4.200 msnm. Las muestras fueron almacenadas en el Laboratorio de Biotecnología Vegetal de la USFQ a -20°C hasta su procesamiento.

De los 55 sitios de colección muestreados, se seleccionaron 8, abarcando 4 sitios de baja altitud (< 3.000 msnm) y 4 de alta altitud (> 4.000 msnm) distribuidos a lo largo de la Cordillera (Figura 1). Todos los individuos por sitio fueron georreferenciados, señalando su altitud y ubicación geográfica (Tabla 1). Por cada localidad, se escogieron muestras de tejido foliar correspondientes a 5 individuos, resultando en un total de 40 individuos seleccionados. Las localidades de alta altitud incluyeron a Volcán Corazón (P\_COR), Quilotoa (X QUI), Salinas de Guaranda (B\_SLN) y Napalé (A\_NAP). Para localidades de baja altitud, se trabajó con muestras de Sigchos (X\_SCG), Santa Lucía (I\_SLU), Sevilla de Oro (A\_SDO) y Yangana (L\_YAN).

### 2.2. Extracción de ADN y Cuantificación

Para la extracción de ADN genómico de hojas congeladas de *V. floribundum* se emplearon dos métodos: el método con *CTAB* (Li et al., 2013) y el *DNeasy Plant Mini Kit* siguiendo las indicaciones planteadas por el fabricante (QIAGEN, 2016). La concentración de ADN se cuantificó por fluorometría con Qubit 3, y los índices de calidad se determinaron

por espectrofotometría con Nanodrop One. La integridad del ADN se verificó mediante electroforesis en gel de agarosa al 1%, a 100V por 30 minutos.

### **2.3. Secuenciación de ADN**

Las 40 muestras de ADN obtenidas en el Laboratorio de Biotecnología Vegetal – USFQ fueron preparadas y enviadas a la Universidad de Cornell en Ithaca, NY, Estados Unidos, para su secuenciación mediante la tecnología de lectura corta AVITI propuesta por la compañía Daicel Arbor Biosciences.

### **2.4. Análisis Bioinformáticos**

A partir de los datos crudos de secuenciación, se siguió un pipeline bioinformático que inició con el uso de *fastp* (Chen, 2023) para el preprocesamiento de datos y control de calidad de archivos FASTQ. Se recortaron adaptadores, corrigieron bases y filtraron lecturas, estableciendo un umbral de calidad superior a Q20 (Chen, 2023). Para el indexado del genoma de referencia y alineamiento de lecturas se empleó *BWA-MEM2* (Vasimuddin et al., 2019), el cual permitió la generación de un índice para identificar coincidencias entre las lecturas y la secuencia de referencia (Jung & Han, 2022). Se obtuvieron archivos en formato BAM, que fueron ordenados con *SAMtools* (Danecek et al., 2021), una biblioteca para analizar alineamientos en formato SAM y BAM (Li et al, 2009). El “SNP calling”, proceso de identificar posiciones en una secuencia de ADN donde hay variaciones de un solo nucleótido en comparación con una secuencia de referencia se realizó con *VCFtools* (Danecek et al., 2021; Mielczarek & Szyda, 2016). Posteriormente, se realizó el filtrado de SNPs con *BCFtools* para descartar variantes de baja calidad en base a parámetros como la profundidad de secuenciamiento y la frecuencia alélica (Lefouili & Nam, 2022). Se mantuvieron variantes con hasta un 30% de missing data, se eliminaron inserciones y

deleciones, los loci bialélicos se mantuvieron con una profundidad de lectura entre 5 y 200, y se requirió una frecuencia alélica mínima de 0.05.

Por otra parte, se realizó el análisis de heterocigosidad a partir de datos generados por *angsd* (Korneliussen et al., 2014), que permite realizar diversos análisis genéticos de poblaciones con datos de secuenciación de alto rendimiento (Durvasula et al., 2016). El análisis de estructura poblacional (Structure) se realizó con el software STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), el cual permite asignar individuos a las poblaciones. El análisis de redes (Network Analysis) y la construcción del árbol filogenético mediante el método UPGMA se realizaron con *SplitsTree*, un programa interactivo para analizar y visualizar datos evolutivos a partir de matrices de distancia genética (Huson, 1998). Además, se recopilaron datos ambientales (Tabla 2) necesarios para diferentes análisis de la interfase *Giovanni* de la NASA, que permite acceder a datos geofísicos mediante teledetección (Acker et al., 2014). Para el análisis de redundancia (RDA, por sus siglas en inglés), también se utilizó *vegan*, *adegenet* y *psych*. Para el análisis de aislamiento por ambiente (IBE, por sus siglas en inglés), se utilizó *adegenet*, *vegan*, y *psych*. El paquete *vegan* (Oksanen et al, 2013) permite realizar análisis de diversidad, análisis de disimilitud y ordenación de comunidades, mientras que *psych* (Revelle, 2011) permite generar gráficos de dispersión por pares y correlaciones (Oksanen et al, 2013; Revelle, 2011). En el análisis de aislamiento por distancia (IBD, por sus siglas en inglés) se utilizó *adegenet* (Jombart et al., 2018), un paquete de R diseñado para el análisis de datos de SNPs. Asimismo, se empleó *ade4* (Thioulouse et al., 2018), que propone una gran variedad de métodos explicativos para analizar conjuntos de datos multivariados (Dray et al., 2007).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Extracción de ADN y Cuantificación

El ADN extraído presentó concentraciones entre 12,7 y 61 ng/ $\mu$ l en un volumen total de 30  $\mu$ l (Tabla 1). Por otra parte, para poder preparar las librerías de secuenciación con AVITI se trabajó con un mínimo de 500ng de ADN total y un rango de índices de calidad 260/280 entre 1.7 y 1.9. Además, en cuanto a la electroforesis, todas las muestras presentaron bandas de al menos 10kb en el gel de agarosa (Anexo 2).

#### 3.2. Análisis de Diversidad Genética y Estructura Poblacional

En el análisis de heterocigosidad de los individuos de mortiño distribuidos en 8 poblaciones, se obtuvieron valores que oscilaron entre 0.0024 y 0.0067, siendo la heterocigosidad total ( $H_e$ ) igual a 0.0042 (Figura 2). El promedio de las fracciones de heterocigosidad para poblaciones de alta altitud fue de 0.0035 y para poblaciones de baja altitud fue de 0.0048 (Tabla 3). Además, las muestras provenientes de localidad de alta altitud como Quilotoa y Napalé presentaron los valores más bajos (0.0024 y 0.0026, respectivamente), mientras que las poblaciones pertenecientes a los sitios de baja altitud como Sevilla de Oro y Yangana presentaron los valores más altos de heterocigosidad (0.0067 y 0.0056, respectivamente).

Con respecto al análisis de estructura poblacional, se evidenció la presencia de tres grupos genéticos diferenciados ( $K$ ) basados en SNPs (Figura 3). Para ello, el valor óptimo de  $K$  (clústers) se determinó en base al análisis de *Evanno*. El clúster 1 (en color gris) se conformó por los individuos de Santa Lucía (I\_SLU), Volcán Corazón (P\_COR) y Sigchos (X\_SCG), correspondientes a localidades del norte del Ecuador. En el clúster 2 (en color celeste) se agruparon los individuos pertenecientes a Quilotoa (X QUI), Salinas de Guaranda (B\_SLN) y Napalé (A\_ANP), localidades de alta altitud por sobre los 4 000 msnm. En el

clúster 3 (en color rosado) se agruparon los individuos de Sevilla de Oro (A\_SDO) y Yangana (L\_YAN), pertenecientes a poblaciones de baja altitud ubicadas en el sur.

### 3.3. Filogenia y Análisis de Redes

En cuanto al análisis de redes (Network Analysis), se identificó una clara separación entre dos grupos poblacionales (Figura 4A). Los individuos de Napalé (A\_NAP), Salinas de Guardanda (B\_SLN) y Quilotoa (X QUI), provenientes de alta altitud, se agruparon dentro del mismo clado. Los individuos de Volcán Corazón (P\_COR), provenientes de alta altitud, mostraron una afinidad genética con las poblaciones menor altitud, que incluyeron Santa Lucía (I\_SLU) y Sigchos (X\_SCG), pertenecientes a poblaciones del norte, y Sevilla de Oro (A\_SDO) y Yangana (L\_YAN), pertenecientes a poblaciones del sur. Además, ciertos individuos como B\_SLN\_5, B\_SLN\_4 y A\_SDO\_6, no se agruparon con el resto de la población. Asimismo, se realizó un árbol filogenético UPGMA para evaluar relaciones filogenéticas entre individuos y explorar posibles patrones de diversificación entre poblaciones. Este análisis evidenció la existencia de agrupaciones por población (Figura 4B), consistentes con las observadas en el análisis de redes.

### 3.4. Influencia de Variables Ambientales en la Diversidad Genética

Por otra parte, el análisis de redundancia (RDA) permitió evaluar la influencia de las variables ambientales sobre la variación genética de las poblaciones analizadas (Capblancq & Forester, 2021). En base al gráfico RDA (Figura 5), la radiación ultravioleta presentó el vector (flecha) más largo, con respecto a las demás variables ambientales analizadas como altitud, temperatura, precipitación y humedad.

Este análisis se realizó con una prueba estadística de Mantel (Tabla 4), en la cual se comparó una matriz de distancia genética con una matriz de datos ambientales para 5 variables climáticas: altitud, radiación ultravioleta, temperatura, precipitación y humedad. La

radiación ultravioleta (UV) mostró el coeficiente de correlación de Mantel más alto y un valor p significativo ( $r = 0.356$ ,  $p = 0.0001$ ). A excepción de la humedad, el resto de las variables también presentaron correlaciones significativas. Por su parte, la humedad no mostró una asociación relevante con la variabilidad genética ( $r = -0.0261$ ,  $p = 0.6956$ ) (Tabla 4).

Por otro lado, el gráfico de aislamiento por ambiente (IBE), se realizó para determinar si la diferenciación genética aumenta con la distancia ambiental (Wang & Bradburd, 2014). Esta se define como una medida para cuantificar las similitudes o diferencias ambientales entre sitios de muestreo y se calcula comparando cada par de sitios en función de los valores para diversas variables ambientales (Mendez et al., 2010). Para este caso, se realizó un gráfico para cada una de las variables ambientales: altitud, radiación ultravioleta, temperatura, precipitación y humedad (Figura 5A-E). Se observó que todas las condiciones ambientales evaluadas presentaron una correlación positiva.

Además, se realizó un análisis PERMANOVA (Tabla 4), donde se encontró que las variables ambientales explican una parte significativa de la variación genética entre poblaciones ( $R^2 = 0.4427$ ,  $p = 0.001$ ). En particular, la radiación UV fue la variable con mayor influencia ( $R^2 = 0.1352$ ,  $p = 0.001$ ), seguida de la precipitación ( $R^2 = 0.0726$ ,  $p = 0.002$ ), la altitud ( $R^2 = 0.0585$ ,  $p = 0.012$ ), la temperatura ( $R^2 = 0.0579$ ,  $p = 0.012$ ) y la humedad ( $R^2 = 0.0561$ ,  $p = 0.01$ ).

Por otro lado, el gráfico de aislamiento por distancia (IBD) permitió evaluar la relación entre la distancia genética y la distancia geográfica entre los sitios de muestreo (Figura 5F). En este sentido, se evidencia una relación positiva entre las dos variables, representada por la pendiente positiva de la línea de ajuste. Finalmente, se realizó un mapa de densidad, el cual permite visualizar la distribución de los datos en relación con el aislamiento por ambiente (IBE) y el aislamiento por distancia (IBD) (Figura 5A-F).

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Diversidad Genética de *V. floribundum*

En cuanto al análisis de heterocigosidad a partir de SNPs en *V. floribundum*, se obtuvo una heterocigosidad esperada (He) global de 0.0042 para las 8 localidades analizadas. Este valor es considerablemente más bajo que el reportado por Neyhart et al. (2022) para poblaciones silvestres de *Vaccinium macroparpon* en Norteamérica, donde se registró una He de 0.28 utilizando marcadores SNPs. Sin embargo, al comparar ambos estudios, es importante considerar las diferencias en el diseño de muestreo. El estudio de *V. macrocarpon* incluyó 111 individuos de 17 localidades distribuidas en 10 estados del noreste de Estados Unidos y el este de Canadá (Neyhart et al., 2022). En cambio, el presente estudio se basó en 40 individuos de 8 localidades en la Sierra ecuatoriana, de las cuales 4 se encontraron por encima de los 4.000 msnm. Esta diferencia es relevante, ya que se observó que las poblaciones de alta altitud presentaron una heterocigosidad esperada más baja (He = 0.0032) en comparación con las de baja altitud (He = 0.0047). Esta variación en los niveles de diversidad genética podría estar influenciada por el aislamiento geográfico, restricciones en el flujo génico y posibles adaptaciones locales a nichos específicos en ambientes de alta montaña (Pfeifer & Jetschke, 2006; Qi et al., 2023).

### 4.2. Estructura Poblacional y Diferenciación Genética

En el análisis de estructura poblacional se evidenciaron tres linajes genéticos diferenciados ( $K=3$ ). El linaje 1 predominó en las poblaciones del norte, el linaje 3 en las poblaciones del sur y el linaje 2 en las poblaciones de alta altitud ( $> 4.000$  msnm). El patrón de agrupación geográfico (Norte-Sur) observado en los linajes 1 y 3 podría estar relacionado con las diferencias en las características edáficas entre las regiones donde crece *V. floribundum*. En el norte, el mortiño crece sobre Andisoles, que son suelos derivados de

ceniza volcánica (Alcalá et al., 2009; Vega et al., 2020). Mientras que, en el sur del Ecuador, el mortiño se desarrolla sobre suelo ferrítico, el cual se caracteriza por la acumulación de arcilla (Moreno et al., 2018; Vega et al., 2020). Además, un estudio de la rizosfera en poblaciones de *V. floribundum* de la Sierra ecuatoriana encontró que la composición bacteriana del suelo, influenciada por factores edáficos regionales, afecta la diferenciación genética (Ramirez et al., 2023). Por tanto, las adaptaciones a estas condiciones locales podrían estar impulsando la diferenciación genética entre poblaciones.

Por otra parte, el linaje asociado a la altitud (clúster 2) podría estar vinculado a la evolución del mortiño en el superpáramo, un ecosistema por encima de los 4.000 msnm con condiciones ambientales extremas como alta radiación, bajas temperaturas y menor presión de oxígeno (Andinos, 2012; Sklenář & Balslev, 2005). El aislamiento altitudinal de estos hábitats, fragmentados por valles bajos, podría limitar el flujo génico y favorecer la diferenciación genética (Vásquez et al., 2016). Asimismo, se observaron similitudes fenotípicas entre las poblaciones del clúster 2 (Quilotoa, Salinas y Napalé), como crecimiento en suelos rocosos, porte bajo y frutos pequeños, aunque estas observaciones requieren un análisis más detallado (Anexo 4C-E).

#### **4.3. Relaciones Genéticas entre Individuos y Filogenia**

En cuanto al análisis de redes (Figura 6A), se evidencia la formación de dos clados definidos, en donde en las poblaciones de alta altitud Quilotoa, Napale y Salinas se agrupan en un primer clado, mientras que las poblaciones de baja altitud junto con Volcán Corazón (alta altitud) se agrupan en un segundo clado. La separación entre los grupos de alta y baja altitud sugiere que la altitud puede desempeñar un papel clave en la estructuración genética de las poblaciones. Sin embargo, la afinidad genética observada entre los individuos de Volcán Corazón con poblaciones de menor altitud podría estar indicando que otros factores,

como la conectividad del hábitat, también pueden influir en la diversidad genética de la especie (Garrido, 2013). Según la literatura, este patrón podría indicar flujo génico, impulsado por la dispersión de polen y semillas a grandes distancias facilitada por animales y polinizadores (Luteyn, 2021; Sauer, 1988).

Además, de acuerdo con el análisis de redes, ciertos individuos, como B\_SLN\_5, B\_SLN\_4 y A\_SDO\_6, no se agrupan con el resto de la población, lo que sugiere la presencia de posibles barreras geográficas que limitan el flujo génico (Anexo 4A-B) (Barton, 2008; Matesanz et al., 2011). Por su parte, se puede evidenciar que poblaciones de Sevilla de Oro y Yangana se conectan a través de cajas o reticulaciones, las cuales indican relaciones genéticas dentro de cada grupo, lo que sugiere la existencia de eventos de flujo génico (Figura 6A) (Jones & Manseau, 2022). Del mismo modo, la congruencia entre el análisis de redes y el árbol filogenético (Figura 6B) respalda la presencia de agrupamientos genéticos definidos. Esto sugiere que la diferenciación genética observada podría haber sido moldeada por procesos evolutivos influenciados por factores ambientales, distancia geográfica y la historia demográfica de la especie (Kapli et al., 2020).

#### **4.4. Influencia de Factores Geográficos y Variables Climáticas en la Variación Genética**

En el análisis de redundancia (RDA), se evidenció que el vector más largo fue el correspondiente a la radiación UV. Esto sugiere que es el factor ambiental que influye en mayor medida a la variación genética de *V. floribundum*. La exposición prolongada a altos niveles de radiación puede inducir mutaciones en el ADN, las cuales pueden generar variabilidad genética, favoreciendo mecanismos adaptativos (Carrasco, 2009; Fuchs et al., 2002). Incluso, en un estudio, en el que también se evidenció que la radiación solar tiene un impacto significativo sobre la variación genética de *Actinidia eriantha*, se identificaron genes

asociados con mecanismos de fotoprotección y reparación del ADN en plantas como *SPL*, *RAD45* y *Lhcb1.1* (Jiang et al., 2025).

Además, en *Vaccinium meridionale* se ha evidenciado que la radiación, precipitación y temperatura son factores que afectan a la distribución de las poblaciones (Ligarreto et al, 2011). Por esta razón, es necesario considerar también otros factores ambientales, ya que estos podrían influir en la adaptación del mortiño. Un ejemplo es la precipitación, que puede influir en el crecimiento, reproducción y distribución de las plantas (Jiang et al., 2025). Incluso, un estudio ha demostrado que tanto la temperatura como la precipitación influyen en la supervivencia de las plantas alpinas (Manel et al., 2012). Lo que sugiere que, integrar estas variables en los análisis permite comprender con mayor profundidad los patrones de adaptación del mortiño a su entorno.

En el análisis de aislamiento por ambiente (IBE) y por distancia (IBD) se evidenció una pendiente positiva en todos los gráficos (Figura 6 A-F). Esto sugiere que el ambiente juega un papel crucial en la diferenciación genética de *V. floribundum*, donde las variaciones ambientales, impulsan la adaptación local y la diversidad genética entre poblaciones. Sin embargo, la diferenciación genética en mortiño no se explica únicamente por el IBE (Sexton et al., 2014). El (IBD) también parece contribuir a la estructura genética de la especie, ya que se observó un aumento en la diferenciación genética conforme se incrementa la distancia geográfica entre poblaciones. Este patrón es común en ecosistemas de alta montaña, donde la dispersión limitada de polen y semillas, sumada a barreras topográficas, puede dificultar el flujo génico incluso entre poblaciones relativamente cercanas (Wang & Bradburd, 2014).

## 5. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio destacan la relevancia de integrar herramientas de genómica poblacional, análisis bioinformáticos y datos ambientales para comprender la diversidad genética de *Vaccinium floribundum* al páramo andino ecuatoriano. A través del uso de marcadores SNPs generados mediante la tecnología AVITI, fue posible identificar una heterocigosidad global igual a 0.0042 en las poblaciones analizadas. El análisis de la estructura poblacional permitió identificar tres clústeres genéticos distintos, cuyo patrón de agrupamiento sugiere que la distribución geográfica y la altitud podrían desempeñar un papel importante en esta diferenciación. Se observó también que la radiación ultravioleta fue la variable ambiental con mayor impacto en la variación genética. Estos hallazgos sugieren que seguramente lo que explica mejor la estructura de las poblaciones estudiadas del mortiño sigue el modelo de aislamiento por ambiente (IBE), aunque también podría jugar un rol relevante el aislamiento por distancia (IBD), lo que indica que ambos mecanismos moldean la estructura genética de las poblaciones estudiadas de esta especie. Este estudio contribuye al entendimiento de los procesos evolutivos relacionados con la diversidad genética en especies adaptadas a condiciones ambientales extremas. Este estudio se complementará en el futuro analizando un total de 200 muestras de mortiño provenientes de 55 localidades del Ecuador, con el fin de confirmar los resultados preliminares obtenidos en esta investigación.

## 6. TABLAS

**Tabla 1. Información de 40 Individuos Seleccionados de *Vaccinium floribundum* en 8 Sitios de Colección del Ecuador.**

Provincia	Sitio de Colección	Código de Muestra	Latitud	Longitud	Altitud (m.s.n.m.)	Concentración de ADN (ng/ul)	A260/280	A260/230	ADN Total (ul)
Pichincha	Corazón (N)	P_COR_1	-0.5082	-78.6571	4151	28	1.86	1.21	840
		P_COR_2	-0.5084	-78.6570	4159	27.6	2.03	1.76	828
		P_COR_3	-0.5079	-78.6573	4137	31.8	1.86	1.1	954
		P_COR_4	-0.5078	-78.6573	4133	13.92	1.51	0.62	417.6
		P_COR_6	-0.5060	-78.6572	4065	12.7	1.83	1.11	381
Cotopaxi	Quilotoa (N)	X QUI_2	-0.9998	-78.9270	4093	16.88	1.65	0.81	506.4
		X QUI_6	-1.0028	-78.9265	4159	17.78	1.86	3.36	533.4
		X QUI_7	-1.0030	-78.9263	4164	15.32	1.93	0.98	459.6
		X QUI_10	-1.0037	-78.9253	4201	14.2	1.84	1.37	426
		X QUI_12	-1.0023	-78.9265	4150	17.24	1.42	0.58	517.2
Azuay	Napalé (S)	A_NAP_12	-2.9069	-79.2863	4082	15.12	1.65	0.74	453.6
		A_NAP_13	-2.9069	-79.2864	4083	17.28	1.59	0.77	518.4
		A_NAP_14	-2.9072	-79.2862	4078	47.8	1.61	0.85	1434
		A_NAP_15	-2.9109	-79.2839	4073	41.4	1.87	1.14	1242
		A_NAP_16	-2.9108	-79.2838	4074	17.98	1.93	1.65	539.4
Bolívar	Salinas de Guaranda	B_SLN_4	-1.3719	-79.0021	4105	42.8	1.76	0.96	1284
		B_SLN_5	-1.3718	-79.0019	4108	39.6	1.58	0.62	1188
		B_SLN_6	-1.3669	-79.0099	4039	30.8	1.94	1.15	924
		B_SLN_8	-1.3672	-79.0110	4059	37	1.84	0.98	1110

		(S)	B_SLN_10	-1.3672	-79.0104	4053	42.2	2.02	1.5	1266
Imbabura	Santa Lucía (N)	I_SLU_1	0.2890	-78.1884	2954	38.8	1.97	1.99	1164	
		I_SLU_2	0.2889	-78.1889	2960	32	1.77	1.06	960	
		I_SLU_4	0.2878	-78.1940	2975	35.6	1.77	0.95	1068	
		I_SLU_5	0.2877	-78.1939	2977	22	1.69	0.89	660	
		I_SLU_6	0.2878	-78.1939	2976	34.6	1.92	1.43	1038	
		X_SCG_1	-0.7122	-78.8947	3015	70.8	1.9	1.34	2124	
Cotopaxi	Sigchos (N)	X_SCG_2	-0.7115	-78.8959	2992	33	1.9	1.58	990	
		X_SCG_3	-0.7121	-78.8960	3020	15.36	2.07	1.32	460.8	
		X_SCG_4	-0.7138	-78.8941	3111	15.08	1.59	0.6	452.4	
		X_SCG_5	-0.7139	-78.8941	3116	22.8	1.97	1.81	684	
		A_SDO_1	-2.8024	-78.6464	2650	18.4	1.53	0.67	552	
Azuay	Sevilla de Oro (S)	A_SDO_2	-2.8050	-78.6431	2746	23.2	1.65	0.91	696	
		A_SDO_3	-2.8044	-78.6432	2757	40.4	1.91	1.41	1212	
		A_SDO_5	-2.8036	-78.6421	2804	42.8	1.34	0.41	1284	
		A_SDO_6	-2.8037	-78.6420	2804	24.8	2	1.24	744	
		L_YAN_2	-4.3798	-79.1465	2364	30.8	1.6	0.51	924	
Loja	Yangana (S)	L_YAN_3	-4.3796	-79.1477	2383	61	1.7	0.88	1830	
		L_YAN_4	-4.3811	-79.1489	2426	26.8	1.99	1.34	804	
		L_YAN_8	-4.3798	-79.1477	2386	38.6	1.71	0.95	1158	
		L_YAN_9	-4.3798	-79.1463	2359	33.2	1.95	1.31	996	

La primera letra del código de la muestra indica la provincia del Ecuador, mientras que las tres letras siguientes corresponden al sitio de colección. El número final identifica la muestra seleccionada dentro del conjunto recolectado. Además, las letras “N” y letra “S” entre paréntesis señalan si las muestras provienen del norte o sur del país.

**Tabla 2. Información de Variables Ambientales con sus Respectivas Unidades****Obtenidas de la Interfase Giovanni para Cada Muestra.**

Código de Muestra	Altitud (m.s.n.m)	Radiación UV (mW/cm^2)	Temperatura (°C)	Precipitación (mm/h)	Humedad (kg/kg)
P_COR_1	4151	11	6.6	60	75
P_COR_2	4159	11	6.6	60	75
P_COR_3	4137	11	6.6	60	75
P_COR_4	4133	11	6.6	60	75
P_COR_6	4065	11	6.6	60	75
X QUI_2	4093	11	6.9	60	75
X QUI_6	4159	11	6.4	60	75
X QUI_7	4164	11	6.4	60	75
X QUI_10	4201	11	6.4	60	75
X QUI_12	4150	11	6.4	60	75
A_NAP_12	4082	9.69	7.5	43.14	87.5
A_NAP_13	4083	9.69	7.5	43.14	87.5
A_NAP_14	4078	9.69	7.5	43.14	87.5
A_NAP_15	4073	9.69	7.6	43.14	87.5
A_NAP_16	4074	9.69	7.6	43.14	87.5
B_SLN_4	4105	9.254	5.8	60	75
B_SLN_5	4108	9.254	5.8	60	75
B_SLN_6	4039	9.254	6.4	60	75
B_SLN_8	4059	9.254	6.4	60	75
B_SLN_10	4053	9.254	6.4	60	75
I_SLU_1	2954	10.127	10.6	51.57	75
I_SLU_2	2960	10.127	10.6	51.57	75
I_SLU_4	2975	10.127	10.2	51.57	75
I_SLU_5	2977	10.127	10.2	51.57	75
I_SLU_6	2976	10.127	10.2	51.57	75
X_SCG_1	3015	11	11.6	60	75
X_SCG_2	2992	11	11.6	60	75
X_SCG_3	3020	11	11.6	60	75
X_SCG_4	3111	11	11.6	60	75
X_SCG_5	3116	11	11.6	60	75
A_SDO_1	2650	11	11.9	43.14	75
A_SDO_2	2746	11	11.9	43.14	75
A_SDO_3	2757	11	11.9	43.14	75

A_SDO_5	2804	11	11.9	43.14	75
A_SDO_6	2804	11	11.9	43.14	75
<hr/>	<hr/>	<hr/>	<hr/>	<hr/>	<hr/>
L_YAN_2	2364	9.254	15.3	34.71	75
L_YAN_3	2383	9.254	15.3	34.71	75
L_YAN_4	2426	9.254	15.3	34.71	75
L_YAN_8	2386	9.254	15.3	34.71	75
L_YAN_9	2359	9.254	15.3	34.71	75

Los valores correspondientes a las variables ambientales fueron obtenidos en función de las coordenadas de cada una de las muestras.

**Tabla 3. Resultados de Heterocigosidad para Poblaciones de Mortiño.**

	<b>Poblaciones</b>	<b>Fracción He</b>	<b>He Promedio</b>	<b>He Total</b>
<b>Alta Altitud</b>	P_COR	0.0047		
	X QUI	0.0024	0.0035	
	A_NAP	0.0026		
<b>Baja Altitud</b>	B_SLN	0.0042		0.0042
	I_SLU	0.0037		
	X_SCG	0.0034	0.0048	
	A_SDO	0.0067		
	L_YAN	0.0056		

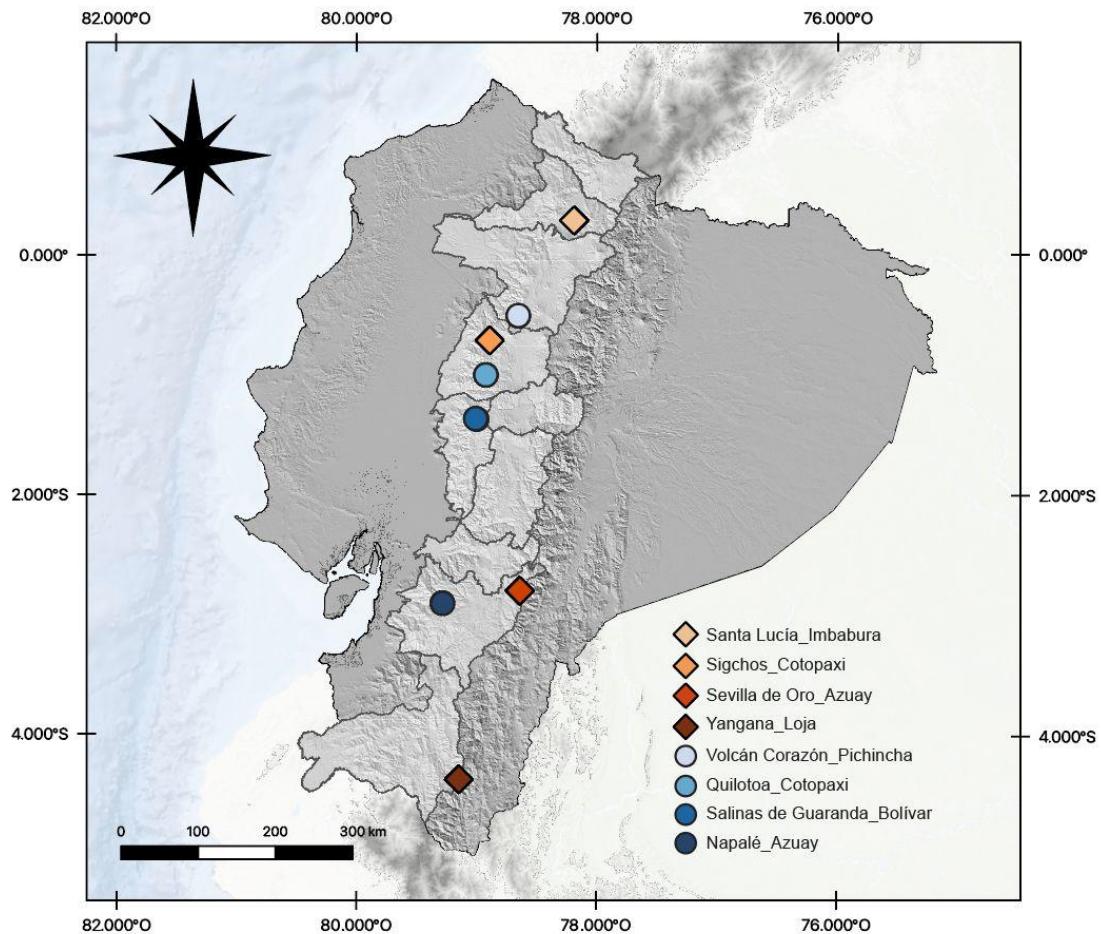
He hace referencia a los valores de heterocigosidad.

**Tabla 4. Resultados Estadísticos de la Prueba de Mantel y el PERMANOVA para cada una de las Variables Ambientales del Páramo Andino Ecuatoriano.**

<b>Variable Ambiental</b>	<b>Mantel</b>		<b>PERMANOVA</b>	
	<i>Mantel_r</i>	<i>p_value</i>	<i>R^2</i>	<i>p_value</i>
<b>Altitud</b>	0.1354	0.0075	0.0585	0.012
<b>Radiación UV</b>	0.3564	0.0001	0.1352	0.001
<b>Temperatura</b>	0.1499	0.0038	0.0579	0.002
<b>Precipitación</b>	0.195	0.0011	0.0726	0.012
<b>Humedad</b>	-0.0261	0.6956	0.0561	0.01
<b>Combinación de Variables</b>	NA	NA	0.4427	0.001

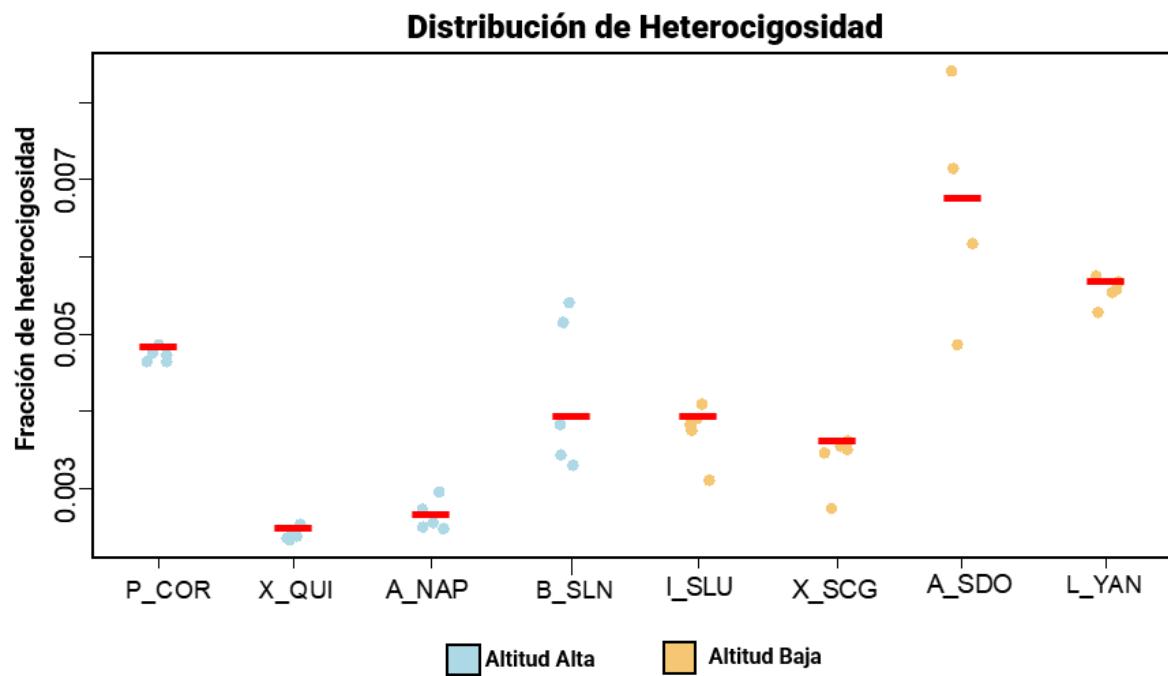
"NA" indica que la prueba de Mantel no es aplicable a la combinación de variables ambientales, ya que solo se calculó de forma individual para cada una de ellas.

## 7. FIGURAS



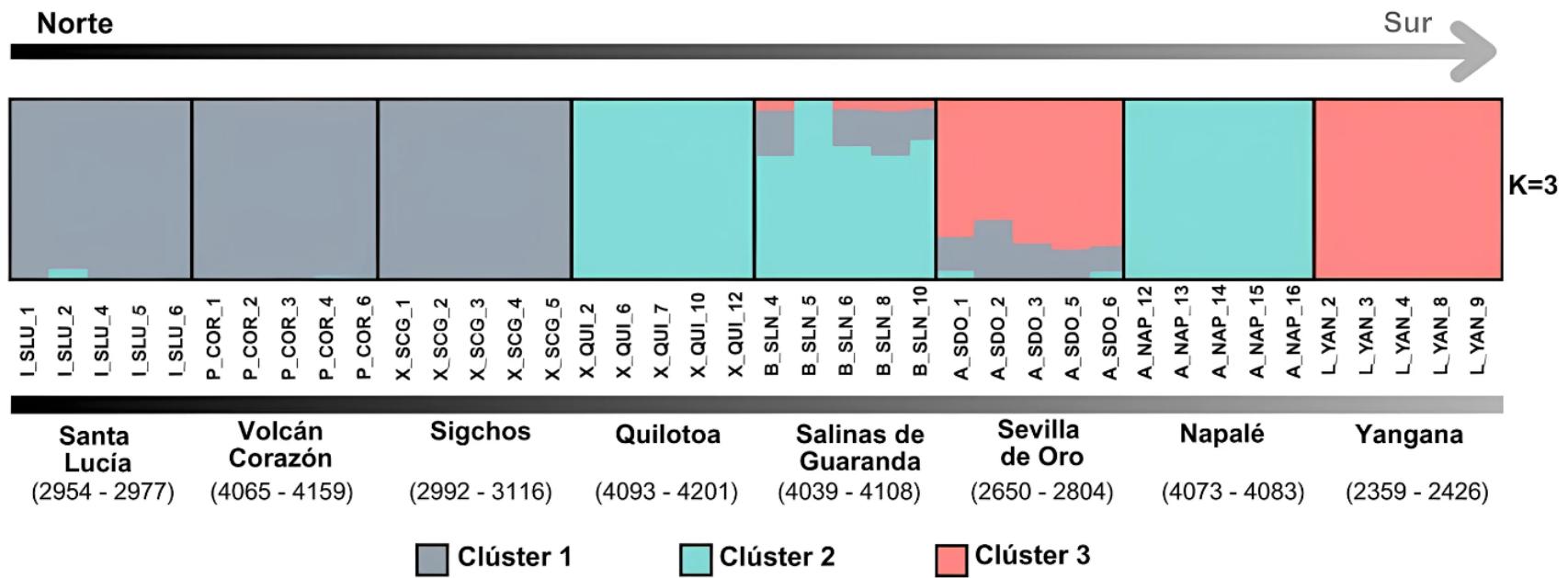
**Figura 1. Mapa del Ecuador con 8 Sitios de Colección de *Vaccinium floribundum*.**

El mapa muestra los ocho sitios de colección de *Vaccinium floribundum*, distribuidos en cuatro de baja altitud y cuatro de alta altitud. Los rombos en tonos anaranjados representan poblaciones de baja altitud, mientras que los círculos en tonos azules corresponden a poblaciones de alta altitud.



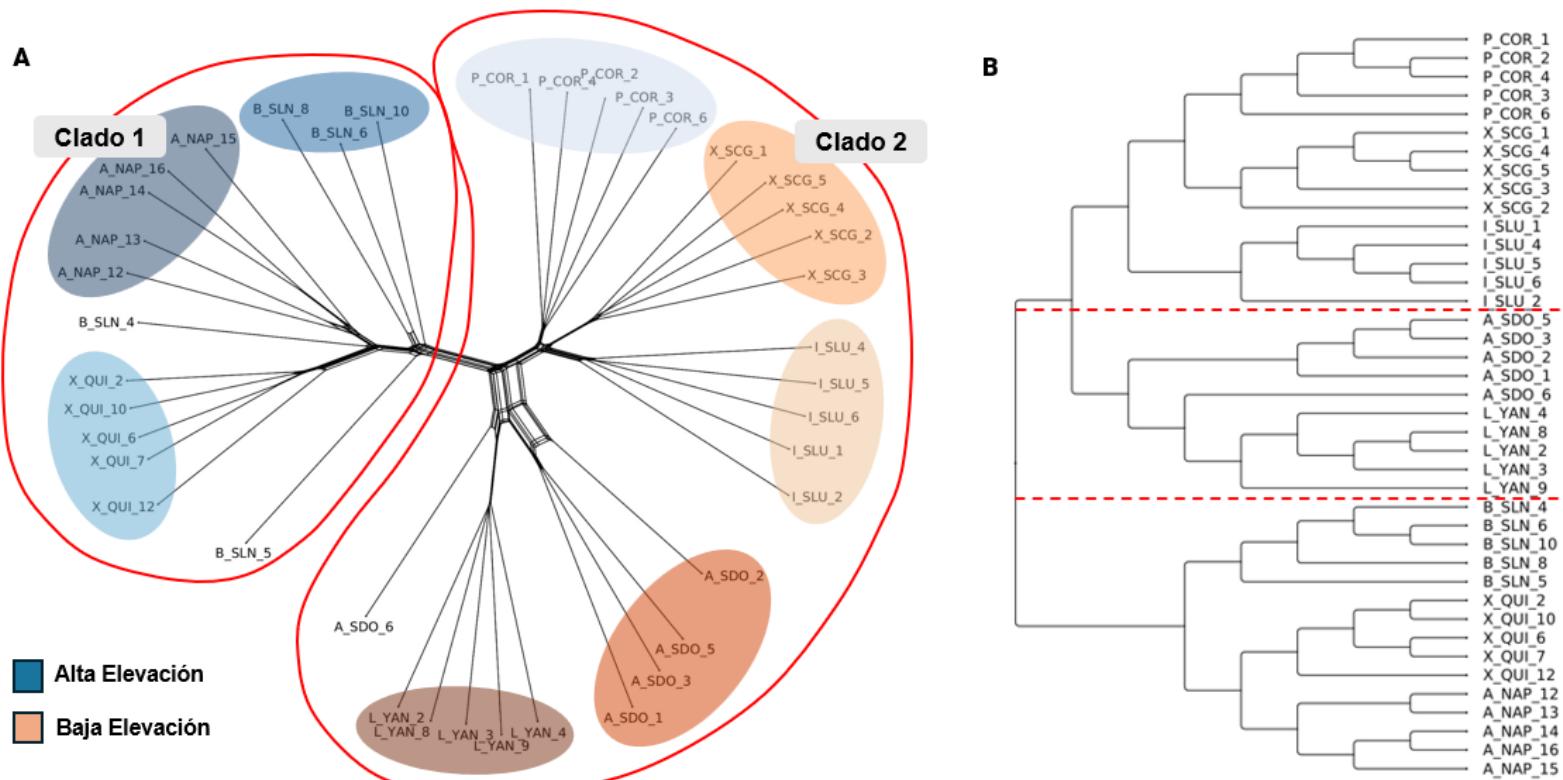
**Figura 2. Distribución de Heterocigosidad en 8 Poblaciones de *Vaccinium floribundum*.**

Los puntos representan los valores individuales de heterocigosidad para cada muestra dentro de cada población. La línea roja horizontal indica la media de la heterocigosidad para cada población. Los puntos celestes corresponden a individuos provenientes de altitud alta, mientras que los puntos anaranjados corresponden a individuos de bajas elevaciones.



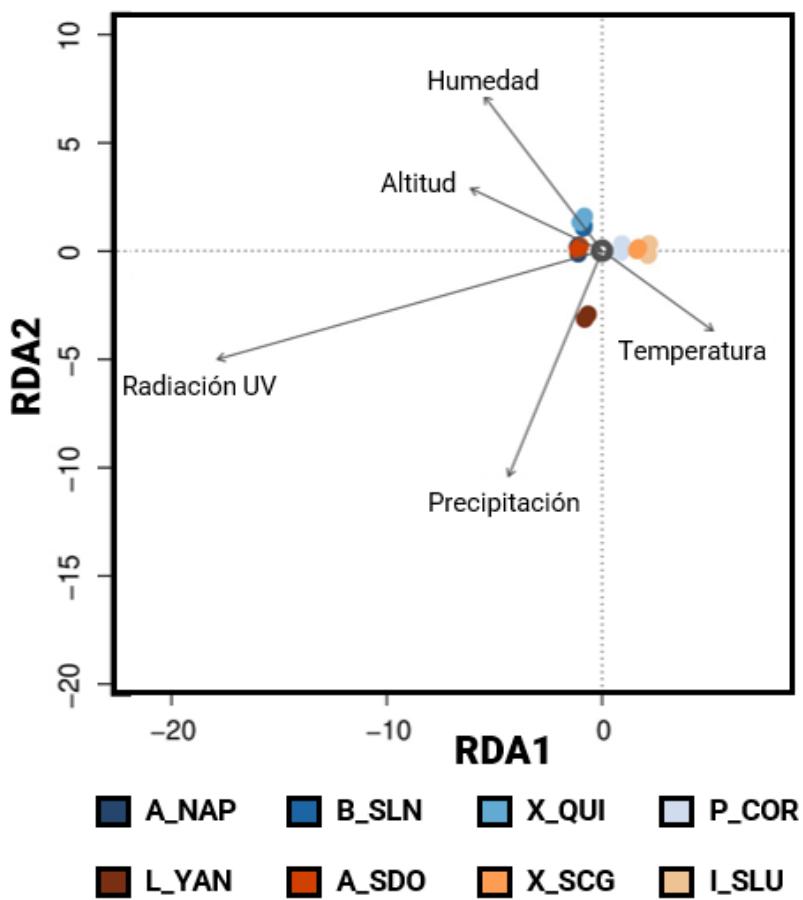
**Figura 3. Análisis de Estructura Poblacional (Structure)**

Para el caso del análisis de estructura, K representa el número de grupos genéticos diferenciados (clústeres), los cuales se muestran en color gris, celeste y rosado. Se comparan las probabilidades de asignación para K=3. Los individuos están organizados de izquierda a derecha de norte a sur: los de la izquierda corresponden a poblaciones del norte, mientras que los de la derecha pertenecen al sur.



**Figura 4. Análisis de Redes y Árbol Filogenético.**

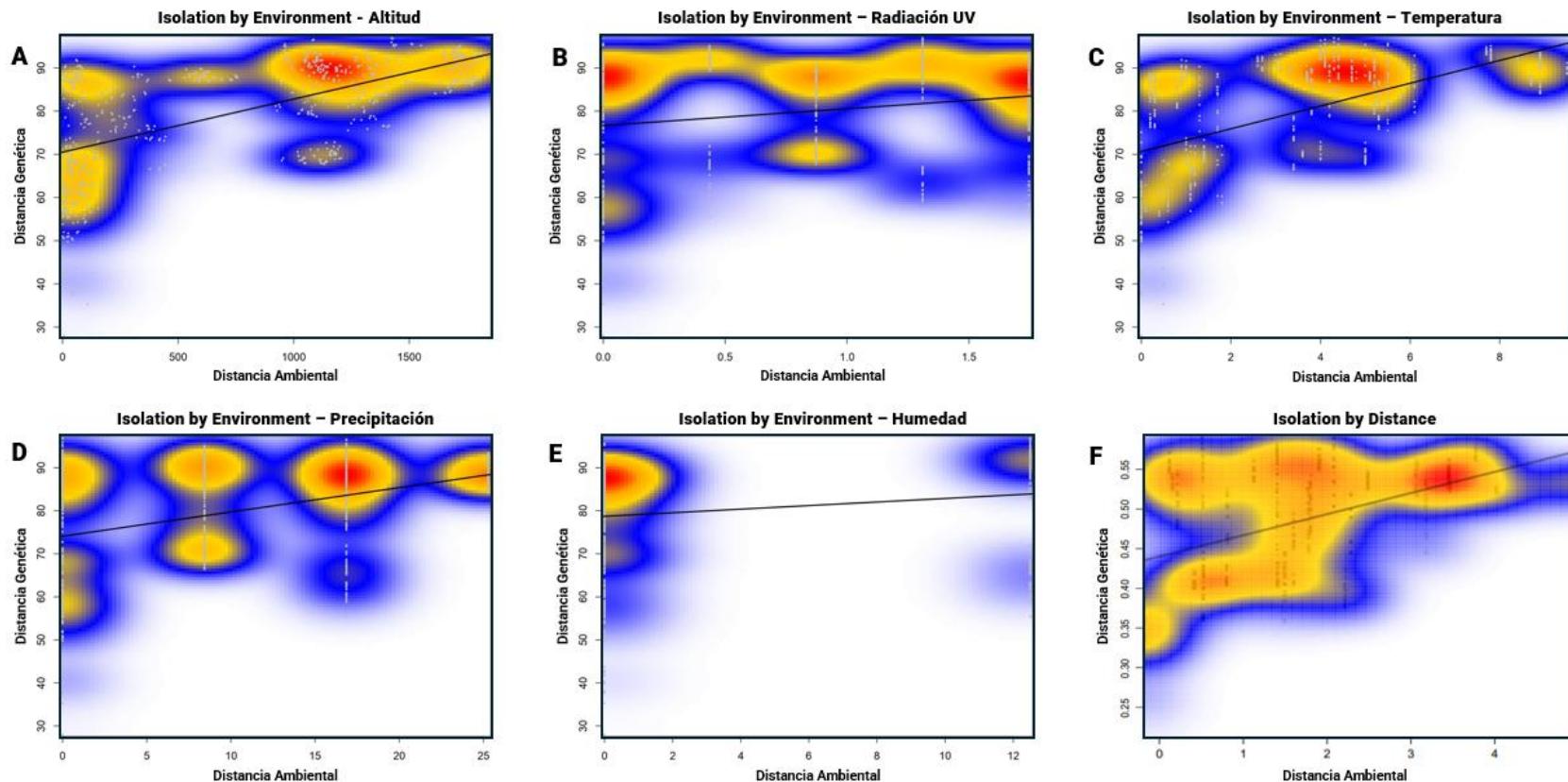
A. Cada grupo de individuos se representa con un color diferente, según su población de origen. Los puntos en los extremos de las líneas representan los individuos analizados y las líneas entre los individuos representan las relaciones genéticas. Además, las cajas (reticulaciones) indican posibles eventos de hibridación o flujo génico. Cuantas más cajas haya, más complejas serán las relaciones genéticas. B. Las líneas rojas indican puntos de corte arbitrarios utilizados para definir grupos genéticos principales dentro del árbol.



**Figura 5. Análisis de Redundancia (RDA).**

Las flechas representan la relación entre cada variable ambiental y la variación genética.

Mientras más larga la flecha, mayor es la influencia de la variable ambiental sobre la variación genética. Los puntos de colores azules y anaranjados representan las poblaciones de *V. floribundum*, codificadas por color según su ubicación geográfica, mientras que los puntos de color gris ubicados en el centro del gráfico corresponden a los marcadores SNPs.



**Figura 6. Aislamiento por Ambiente (IBE) y Aislamiento por Distancia (IBD).**

Cada punto refleja la relación entre la distancia genética y la variable evaluada, ya sea distancia geográfica (IBD) o diferencia ambiental (IBE). En términos de color, las regiones azules corresponden a áreas de menor densidad de puntos, indicando combinaciones menos frecuentes. Por otro lado, las zonas amarillas y naranjas representan una mayor concentración de datos, mientras que las rojas señalan las combinaciones de pares de muestras más recurrentes en términos de distancia genética y su relación con el factor geográfico o ambiental.

## 8. REFERENCIAS

- Abreu, O. A., Barreto, G., & Prieto, S. (2014). Vaccinium (Ericaceae): Ethnobotany and pharmacological potentials. *Emirates Journal of Food & Agriculture (EJFA)*, 26(7). [https://www.researchgate.net/profile/Orlando-Abreu-5/publication/261878995\\_Vaccinium\\_Ericaceae\\_Ethnobotany\\_and\\_pharmacological\\_potential/links/0a85e53815cf7ca481000000/Vaccinium-Ericaceae-Ethnobotany-and-pharmacological-potential.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Orlando-Abreu-5/publication/261878995_Vaccinium_Ericaceae_Ethnobotany_and_pharmacological_potential/links/0a85e53815cf7ca481000000/Vaccinium-Ericaceae-Ethnobotany-and-pharmacological-potential.pdf)
- Alcalá de Jesús, M., Hidalgo Moreno, C., & Gutiérrez Castoreña, M. (2009). Mineralogía y retención de fosfatos en Andisoles. *Terra Latinoamericana*, 27(4), 275-286.
- Altmann, A., Weber, P., Bader, D., Preuß, M., Binder, E. B., & Müller-Myhsok, B. (2012). A beginners guide to SNP calling from high-throughput DNA-sequencing data. *Human genetics*, 131, 1541-1554. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00439-012-1213-z>
- Arslan, S., Garcia, F. J., Guo, M., Kellinger, M. W., Kruglyak, S., LeVieux, J. A., ... & Previte, M. (2024). Sequencing by avidity enables high accuracy with low reagent consumption. *Nature biotechnology*, 42(1), 132-138. <https://www.nature.com/articles/s41587-023-01750-7>
- Barton, N. H. (2008). The effect of a barrier to gene flow on patterns of geographic variation. *Genetics research*, 90(1), 139-149.
- Capblancq, T., & Forester, B. R. (2021). Redundancy analysis: A Swiss Army Knife for landscape genomics. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(12), 2298-2309.
- Carrasco-Ríos, L. (2009). Efecto de la radiación ultravioleta-B en plantas. *Idesia (Arica)*, 27(3), 59-76. [https://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0718-34292009000300009&script=sci\\_arttext&tlang=en](https://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0718-34292009000300009&script=sci_arttext&tlang=en)

- Charitou, T., Bryan, K., & Lynn, D. J. (2016). Using biological networks to integrate, visualize and analyze genomics data. *Genetics Selection Evolution*, 48, 1-12.
- Chen, S. (2023). Ultrafast one-pass FASTQ data preprocessing, quality control, and deduplication using fastp. *Imeta*, 2(2), e107.  
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/imt2.107>
- Cobo, M. M., Gutiérrez, B., Torres, A. F., & de Lourdes Torres, M. (2016). Preliminary analysis of the genetic diversity and population Structure of mortiño (Vaccinium floribundum Kunth). *Biochemical systematics and ecology*, 64, 14-21.  
[https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305197815002902?casa\\_token=m11HG8xQyg4AAAAA:51y6h7jdoKskiqXqv18xW2ZkL1dCz8dQ8SQdYvX7JThJYv1VrOZNof6tvWEXgmhwre-BGRaLQWQ](https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0305197815002902?casa_token=m11HG8xQyg4AAAAA:51y6h7jdoKskiqXqv18xW2ZkL1dCz8dQ8SQdYvX7JThJYv1VrOZNof6tvWEXgmhwre-BGRaLQWQ)
- Danecek, P., Bonfield, J. K., Liddle, J., Marshall, J., Ohan, V., Pollard, M. O., ... & Li, H. (2021). Twelve years of SAMtools and BCFtools. *Gigascience*, 10(2), giab008.
- Díez-Fuertes, F., Plaza-Ramos, J. A., & de Coronavirus, G. D. A. C. (2020). *Secuenciación genética: ¿ qué es y para qué sirve?*.  
<https://repisalud.isciii.es/handle/20.500.12105/9634>
- Dray, S., Dufour, A. B., & Chessel, D. (2007). The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R news*, 7(2), 47-52.
- Durvasula, A., Hoffman, P. J., Kent, T. V., Liu, C., Kono, T. J., Morrell, P. L., & Ross-Ibarra, J. (2016). ANGSD-wrapper: utilities for analysing next-generation sequencing data. *Molecular Ecology Resources*, 16(6), 1449-1454.
- Edwards, D., Forster, J. W., Chagné, D., & Batley, J. (2007). What are snps?. In *Association mapping in plants* (pp. 41-52). New York, NY: Springer New York.  
[https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-0-387-36011-9\\_3](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-0-387-36011-9_3)

Element Biosciences. (2023). Avidite Base Chemistry Infographic.

<https://www.elementbiosciences.com/resources/sequencing-rebuilt-infographic-lt-00020?success=true&usid=8092546-jRPq6iCZmknpI7RAWP7dct5WnLKn2Q5K0Or6K3HMk55zgDURPmrGTGEHUA>  
T1GvlONpUVKnjqqWdc5t5JkjkpYouFlVCrqJP5xJTg

Felkel, S., Tremetsberger, K., Moser, D., Dohm, J. C., Himmelbauer, H., & Winkler, M. (2023). Genome-environment associations along elevation gradients in two snowbed species of the North-Eastern Calcareous Alps. *BMC Plant Biology*, 23(1), 203.

Fuchs, M., González, V., Castroni, S., Díaz, E., & Castro, L. (2002). Efecto de la radiación gamma sobre la diferenciación de plantas de caña de azúcar a partir de callos<sup>1</sup>. *Agronomía Tropical*, 52(3), 311-324.

García-Gómez, V., Ramírez-Herrera, C., Flores-López, C., & López-Upton, J. (2014). Diversidad y estructura genética de *Pinus johannis*. *Agrociencia*, 48(8), 863-873.  
[https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-31952014000800008&script=sci\\_abstract&tlang=pt](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1405-31952014000800008&script=sci_abstract&tlang=pt)

Garrido-Garduño, T., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(3), 1031-1054.

Helyar, S. J., Hemmer-Hansen, J., Bekkevold, D., Taylor, M. I., Ogden, R., Limborg, M. T., ... & Nielsen, E. E. (2011). Application of SNPs for population genetics of nonmodel organisms: new opportunities and challenges. *Molecular ecology resources*, 11, 123-136.

Herrera Anangonó, R. C., Rea Romero, F. K., Álvarez Molina, A. B., & Bonilla Rea, M. A. (2024). El Mortiño y su importancia gastronómica, medicinal y patrimonial en Ecuador. <https://repositorio.cidecuador.org/handle/123456789/3153>

Hernández, F., Caranqui, J., Andreu Coll, L., & Martínez Font, R. The Mortiño (Vaccinium foribundum Kunth): a review of its suitability as a promissory crop in the Ecuadorian Paramo and its potential uses, environmental role, and health benefits.

<http://dspace.umh.es/handle/11000/32388>

House, G. L., & Hahn, M. W. (2018). Evaluating methods to visualize patterns of genetic differentiation on a landscape. *Molecular ecology resources*, 18(3), 448-460.

Jiang, Q., Shen, Y., Wu, L., Jiang, Z., & Yao, X. (2025). Genomic signatures of local adaptation to precipitation and solar radiation in kiwifruit. *Plant Diversity*.

Jombart, T., Kamvar, Z. N., Collins, C., Lustrik, R., Beugin, M. P., Knaus, B. J., & Jombart, M. T. (2018). Package ‘adegenet’. *Github Repository*.

Jones, T. B., & Manseau, M. (2022). Genetic networks in ecology: A guide to population, relatedness, and pedigree networks and their applications in conservation biology. *Biological Conservation*, 267, 109466.

Jung, Y., & Han, D. (2022). BWA-MEME: BWA-MEM emulated with a machine learning approach. *Bioinformatics*, 38(9), 2404-2413.

<https://academic.oup.com/bioinformatics/article-abstract/38/9/2404/6543607>

Kapli, P., Yang, Z., & Telford, M. J. (2020). Phylogenetic tree building in the genomic age. *Nature Reviews Genetics*, 21(7), 428-444.

Koopaee, H. K., & Koshkoiyeh, A. E. (2014). SNPs Genotyping technologies and their applications in farm animals breeding programs. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 57, 87-95. <https://www.scielo.br/j/babt/a/fSn5pdNkvvLk9BMxhhfdKcd/>

Korneliussen, T. S., Albrechtsen, A., & Nielsen, R. (2014). ANGSD: analysis of next generation sequencing data. *BMC bioinformatics*, 15, 1-13.

- Lefouili, M., & Nam, K. (2022). The evaluation of Bcftools mpileup and GATK HaplotypeCaller for variant calling in non-human species. *Scientific reports*, 12(1), 11331. <https://www.nature.com/articles/s41598-022-15563-2>
- Li, J., Wang, S., Yu, J., Wang, L., & Zhou, S. (2013). A modified CTAB protocol for plant DNA extraction. *Chinese Bulletin of Botany*, 48(1), 72.  
<https://www.chinbullbotany.com/EN/10.3724/SP.J.1259.2013.00072>
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., ... & 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. (2009). The sequence alignment/map format and SAMtools. *bioinformatics*, 25(16), 2078-2079.  
<https://academic.oup.com/bioinformatics/article-abstract/25/16/2078/204688>
- Ligarreto, G. A., Patiño, M. D. P., & Magnitskiy, S. V. (2011). Phenotypic plasticity of Vaccinium meridionale (Ericaceae) in wild populations of mountain forests in Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(2), 569-583.
- Liu, S., Obert, C., Yu, Y. P., Zhao, J., Ren, B. G., Liu, J. J., ... & Luo, J. H. (2024). Utility analyses of AVITI sequencing chemistry. *BMC genomics*, 25(1), 778.  
<https://link.springer.com/article/10.1186/s12864-024-10686-4>
- Llivisaca-Contreras, S. A., León-Tamariz, F., Manzano-Santana, P., Ruales, J., Naranjo-Morán, J., Serrano-Mena, L., ... & Cevallos-Cevallos, J. M. (2022). Mortiño (Vaccinium floribundum Kunth): An underutilized superplant from the andes. *Horticulturae*, 8(5), 358.
- Luteyn, J. L. (2021). The plant family Ericaceae (“Blueberries”) in Ecuador: Ecology, diversity, economic importance, and conservation. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas: REMCB*, 42(2), 1-32.  
<https://dialnet.unirioja.es/descarga/articulo/8277233.pdf>

- Manel, S., Gugerli, F., Thuiller, W., Alvarez, N., Legendre, P., Holderegger, R., ... & IntraBioDiv Consortium. (2012). Broad-scale adaptive genetic variation in alpine plants is driven by temperature and precipitation. *Molecular ecology*, 21(15), 3729-3738.
- McDonald, A. L., Boddicker, A. M., Savenkova, M. I., Brabb, I. M., Qi, X., Moré, D. D., ... & Duttke, S. H. (2024). Efficient small fragment sequencing of human, cattle, and bison miRNA, small RNA, or csRNA-seq libraries using AVITI. *BMC genomics*, 25(1), 1157.
- Meléndez-Jácome, M. R., Flor-Romero, L. E., Sandoval-Pacheco, M. E., Vasquez-Castillo, W. A., & Racines-Oliva, M. A. (2021). Vaccinium spp.: Características cariotípicas y filogenéticas, composición nutricional, condiciones edafoclimáticas, factores bióticos y microorganismos benéficos en la rizosfera. *Scientia Agropecuaria*, 12(1), 109-120.
- Mendez, M., Rosenbaum, H. C., Subramaniam, A., Yackulic, C., & Bordino, P. (2010). Isolation by environmental distance in mobile marine species: molecular ecology of franciscana dolphins at their southern range. *Molecular ecology*, 19(11), 2212-2228.
- Mielczarek, M., & Szyda, J. (2016). Review of alignment and SNP calling algorithms for next-generation sequencing data. *Journal of applied genetics*, 57(1), 71-79.  
<https://link.springer.com/article/10.1007/s13353-015-0292-7>
- Moreno, J., Yerovi, F., Herrera, M., Yáñez, D., & Espinosa, J. (2018). Soils from the Highlands. *The Soils of Ecuador*, 79-111.
- Morgil, H., Gercek, Y. C., & Tulum, I. (2020). Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) in Plant Genetics and. *The recent topics in genetic polymorphisms*, 53.
- Neyhart, J. L., Kantar, M. B., Zalapa, J., & Vorsa, N. (2022). Genomic-environmental associations in wild cranberry (Vaccinium macrocarpon Ait.). *G3*, 12(10), jkac203.

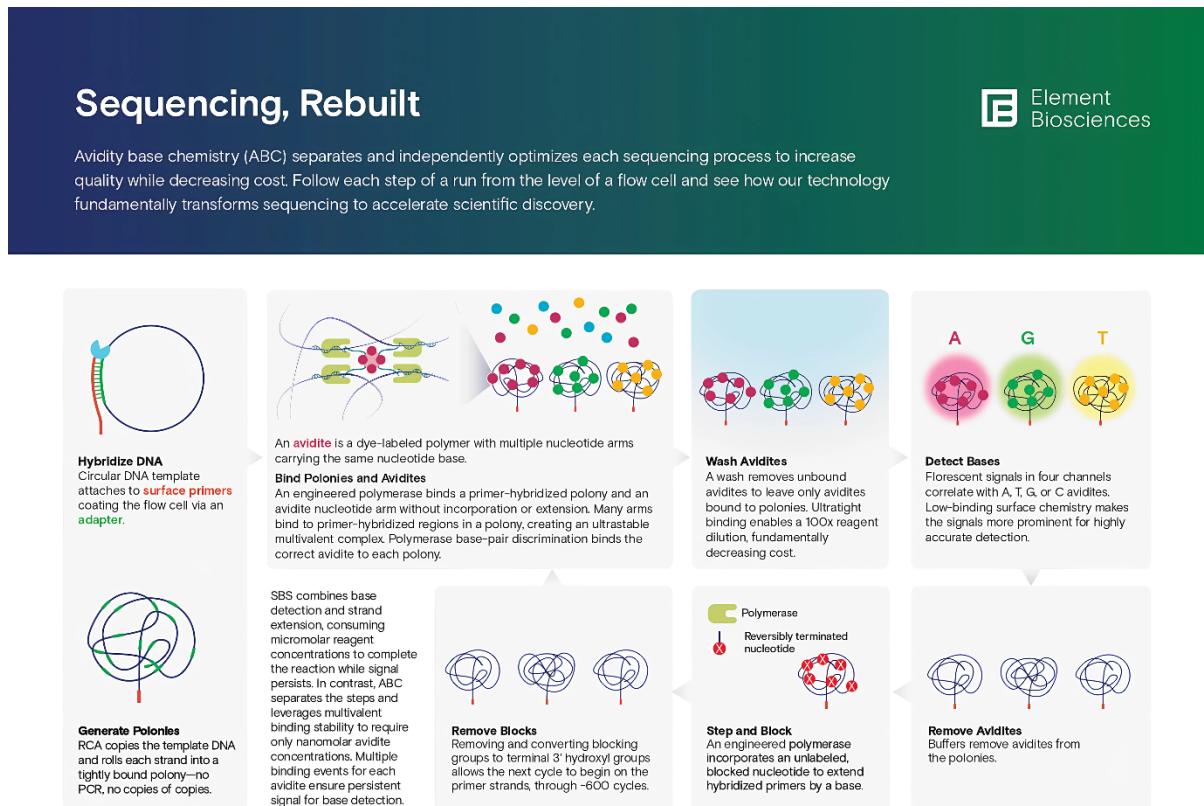
- O'Leary, S. J., Puritz, J. B., Willis, S. C., Hollenbeck, C. M., & Portnoy, D. S. (2018). These aren't the loci you're looking for: Principles of effective SNP filtering for molecular ecologists.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Oksanen, M. J. (2013). Package 'vegan'. *Community ecology package, version, 2(9)*, 1-295.
- Pfeifer, Marion, and Gottfried Jetschke. (2006). "Influence of geographical isolation on genetic diversity of *Himantoglossum hircinum* (Orchidaceae)." *Folia Geobotanica* 41/3-20.
- Pinos-Morocho, D., Morales-Matute, O., & Durán-López, M. E. (2021). Suelos de páramo: Análisis de percepciones de los servicios ecosistémicos y valoración económica del contenido de carbono en la sierra sureste del Ecuador. *Revista de Ciencias Ambientales*, 55(2), 151-173.
- Porras-Hurtado, L., Ruiz, Y., Santos, C., Phillips, C., Carracedo, Á., & Lareu, M. V. (2013). An overview of STRUCTURE: applications, parameter settings, and supporting software. *Frontiers in genetics*, 4, 98.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- QIAGEN. (2016). *Quick-Start Protocol: DNeasy Plant Mini Kit*. QIAGEN.  
<https://www.qiagen.com/us/resources/resourcedetail?id=6b9bcd96-d7d4-48a1-9838-58dbfb0e57d0&lang=en>
- Qi, H., Sun, X., Wang, C., Chen, X., Yan, W., Chen, J., ... & Zheng, D. (2023). Geographic isolation causes low genetic diversity and significant pedigree differentiation in populations of *Camellia drupifera*, a woody oil plant native to China. *Industrial Crops and Products*, 192, 116026.

- Ramirez-Villacis, D. X., Pinos-Leon, A., Vega-Polo, P., Salas-González, I., Jones, C. D., & Torres, M. D. L. (2023). Untangling the effects of plant genotype and soil conditions on the assembly of bacterial and fungal communities in the rhizosphere of the wild andean blueberry (*Vaccinium floribundum* Kunth). *Microorganisms*, 11(2), 399.
- Revelle, W. (2011). An overview of the psych package.  
<https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=22c101be26f5385516ba6eaf3c37242db53570ed>
- Rodrigues, B., & Franco, J. (2016). Study of the adaptation of four blueberry varieties to the Centre region. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20183138612>
- Rodríguez, M. O. (2003). El páramo de Sumapaz un ecosistema estratégico para Bogotá. *Sociedad Geográfica De Colombia. Academia de Ciencias Geográficas. Bogotá, Colombia*, 15(4).
- Santamaría, P. C., Coronel, D., Verdugo, K., Paredes, M. F., Yugsi, E., & Huachi, L. (2012). Estudio etnobotánico del mortiño (*Vaccinium floribundum*) como alimento ancestral y potencial alimento funcional. *LA GRANJA. Revista de Ciencias de la Vida*, 16(2), 5-13.
- Sauer, J. D. (1988). *Plant migration: the dynamics of geographic patterning in seed plant species*. Univ of California Press.
- Sexton, J. P., Hangartner, S. B., & Hoffmann, A. A. (2014). Genetic isolation by environment or distance: which pattern of gene flow is most common?. *Evolution*, 68(1), 1-15.
- Sklenář, P., & Balslev, H. (2005). Superpáramo plant species diversity and phytogeography in Ecuador. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 200(5), 416-433.
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A. B., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). Multivariate analysis of ecological data with ade4.

- Vasimuddin, M., Sanchit, M., Heng, L., Srinivas, A. (2019) Efficient Architecture-Aware Acceleration of BWA-MEM for Multicore Systems. *IEEE Parallel and Distributed Processing Symposium (IPDPS)*. [10.1109/IPDPS.2019.00041](https://doi.org/10.1109/IPDPS.2019.00041)
- Vásquez, D. L., Balslev, H., Hansen, M. M., Sklenář, P., & Romoleroux, K. (2016). Low genetic variation and high differentiation across sky island populations of *Lupinus alopecuroides* (Fabaceae) in the northern Andes. *Alpine Botany*, *126*, 135-142.
- Vega-Polo, P., Cobo, M. M., Argudo, A., Gutierrez, B., Rountree, J., & Torres, M. D. L. (2020). Characterizing the genetic diversity of the Andean blueberry (*Vaccinium floribundum* Kunth.) across the Ecuadorian Highlands. *PLoS One*, *15*(12), e0243420.
- Villanueva-Tiburcio, J. E., Bravo-Romaina, J. M., Briceño-Yen, H., & Vásquez-Rojas, E. (2023). Contenido de Polifenoles Totales, Antocianinas y Actividad Antioxidante en arándanos nativos (*Vaccinium floribundum* HBK) de la región andina. *Revista de Investigación e Innovación Agropecuaria y de Recursos Naturales*, *10*(3), 48-55. <https://riiarn.umsa.bo/index.php/RIIARN/article/view/299>
- Vizcaíno, T. F. B., Mendieta, Z., & Solano, J. (2024). EL MORTIÑO (*Vaccinium floribundum* Kunth): IMPORTANCIA ECONÓMICA Y CULTURAL DE UNA ESPECIE NATIVA DE LA SERRANÍA ECUATORIANA. *Relación Naturaleza-Cultura (Band 1): Investigaciones universitarias y acción para la conservación*.
- Wang, I. J., & Bradburd, G. S. (2014). Isolation by environment. *Molecular ecology*, *23*(23), 5649-5662. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/mec.12938>

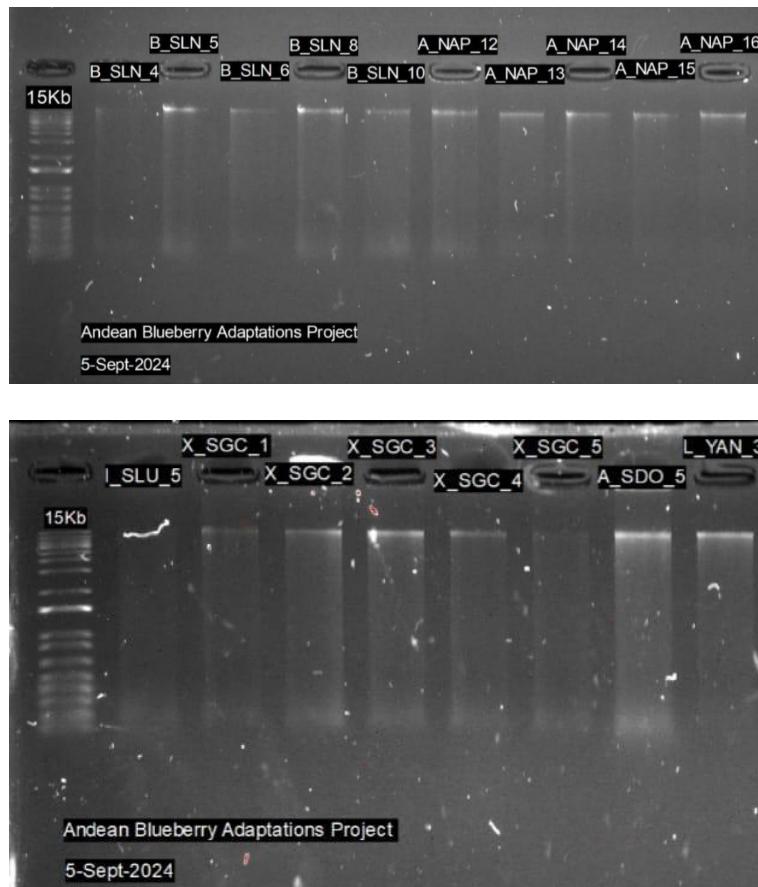
## ANEXOS

### Anexo 1. Infografía Explicativa sobre el Secuenciamiento AVITI.



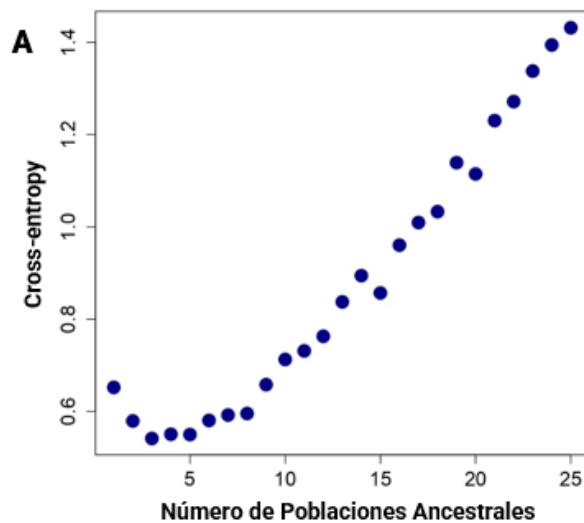
Fuente: Element Biosciences

**Anexo 2. Geles de Electroforesis obtenidos de la Extracción de ADN total de *Vaccinium floribundum*.**



Se evidenciar en los geles de electroforesis que el ADN extraído de hojas congeladas de mortiño presenta una buena integridad de las bandas.

**Anexo 3. Definición de Mejor Número de Clústeres para el Análisis de Estructura.**



**B**

K	Iteraciones	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
1	10	-294892.86	52.9832	NA	NA	NA
2	10	-306129.93	37741.7715	-11237.07	112338.9	2.976514
3	10	-429705.9	391496.004	-123575.97	93458.86	0.238722
4	10	-459823.01	319878.2756	-30117.11	128078.44	0.400397
5	10	-361861.68	152203.1133	97961.33	NA	NA

**Anexo 4. Localidades Muestreadas de *Vaccinium floribundum* en Sitios de Colección del Ecuador y Características Fenotípicas****Observadas.**