

Estudio de diversidad genética de poblaciones naturales de agraz (*Vaccinium meridionale* Sw) de Santander, Colombia, con marcadores de polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) generados por genotipado por secuenciación (GBS)

John Edinson Sepúlveda Castañeda

Trabajo de Grado para Optar el Título de Magister en Biología

Directora

Luz Nayibe Garzón Gutiérrez

Doctora en Ciencias agrarias con énfasis en fitopatología

Codirector

Fernando Rondón González

Doctor en Ciencias-Biología

Codirectora

Johana Carolina Soto Sedano

Doctora en Ciencias Agrarias

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Maestría en Biología

Bucaramanga

2025

Agradecimientos

A la Dirección de Investigaciones - Sede Bogotá de la Universidad Nacional de Colombia y a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad Industrial de Santander, por el respaldo institucional brindado durante el desarrollo de esta investigación. Igualmente, al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de Colombia (MinCiencias) a través del Sistema General de Regalías (SGR), por la financiación del proyecto titulado “*Aprovechamiento de la biodiversidad en agraz y papa para el desarrollo de cultivos promisorios en el departamento de Santander*”, identificado con el número BPIN 2020000100075-2021. Extiendo también mi gratitud a los docentes e investigadores que hicieron parte del proyecto.

A mi directora de tesis, Luz Nayibe Garzón Gutiérrez, y a mis codirectores Fernando Rondón González y Johana Carolina Soto Sedano, por su orientación académica y el acompañamiento constante durante todo el proceso de investigación.

Al Semillero y laboratorio de Genética y Biotecnología de la Universidad Industrial de Santander, y a mis compañeros de la Universidad Nacional de Colombia, especialmente del laboratorio 215 del edificio 421 de la Facultad de Ciencias: Andrés Jiménez, Rubén Mora, Juan Sebastian y Emili Ishikawa, por su apoyo en el entendimiento bioinformático de los análisis. Así como a los colegas del laboratorio 402 de la Facultad de Ciencias Agrarias, por el espacio de aprendizaje y su compañerismo al desarrollo del proyecto.

Finalmente, mis agradecimientos más profundos a mis padres y hermanos, cuyo respaldo incondicional, paciencia y confianza fueron fundamentales para culminar esta larga etapa. A mis amigos, a Emilio, Luffy y el viejo que siempre estuvieron allí para mí. De manera muy especial, a Yuranis Miranda Montero, por estar presente en cada momento, por su apoyo constante, su compañía, y por convertirse en un pilar emocional que me impulsó con su aliento y colaboración incondicional a lo largo de todo este camino académico.

Tabla de contenido

Prefacio	11
Introducción	12
1. Objetivos	15
Objetivo General.....	15
Objetivos Específicos	15
2. Marco teórico	16
2.1. <i>Vaccinium meridionale</i> Swartz	16
2.2. Fenología y descripción de <i>V. meridionale</i>	16
2.3. Distribución de <i>V. meridionale</i> en Colombia	21
2.4. Diversidad genética y genotipado por secuenciación (GBS) en plantas del género <i>Vaccinium</i>	22
3. CAPITULO 1. DISTRIBUCIÓN DE LAS POBLACIONES NATURALES DE <i>V. meridionale</i> Y ANÁLISIS DE DATOS MORFOLÓGICOS EN EL DEPARTAMENTO DE SANTANDER	25
3.1. Metodología.....	25
3.1.1. Salidas exploratorias y toma de datos morfológicos y de georreferenciación	25
3.1.2. Mapa de distribución de <i>V. meridionale</i>	27
3.2. Resultados	28
3.3. Discusión.....	34
3.4. Conclusiones capítulo 1	39
4. CAPITULO 2: SNP Analysis Reveals Novel Insights into the Genetic Diversity of Colombian <i>Vaccinium meridionale</i> (Scientific paper)	41
4.1. Article Abstract:	41
4.2. Article Introduction.....	42
4.3. Article Materials and Methods.....	44
4.3.1. <i>V. meridionale</i> plant material collection	44
4.3.2. <i>V. meridionale</i> DNA extraction	46
4.3.3. Library preparation and Genotyping by Sequencing (GBS)	47
4.3.4. SNP characterization	48
4.3.5. Population structure analysis and genetic diversity parameters	48
4.4. Article Results.....	49
4.4.1. SNP Genotyping and Characterization	49

4.4.2. <i>Population structure analysis</i>	50
4.4.3. <i>Genetic diversity analysis</i>	51
4.5. Article Discussion	54
4.6. Article Conclusions	61
Referencias	62
APÉNDICES	79

Lista de Tablas

Tabla 1. Descriptores varietales cualitativos y cuantitativos de <i>V. meridionale</i> tomados de Medina et al. (2009).....	26
Tabla 2. Obtención de datos adicionales de los atributos cualitativos en poblaciones naturales de <i>V. meridionale</i> de la zona altoandina del departamento de Santander.	32
Tabla 3. Obtención de datos estadísticos adicionales de los atributos cuantitativos en poblaciones naturales de <i>Vaccinium meridionale</i> Swartz de la zona altoandina del departamento de Santander.....	33
Tabla 4. Genetic diversity parameters for <i>Vaccinium meridionale</i> genotypes collected in Colombia.....	53
Tabla 5. Nei and F-Statistics for subpopulations of <i>Vaccinium meridionale</i> genotypes collected in Colombia.....	54

Lista de Figuras

Figura 1. Etapa de desarrollo de la yema vegetativa (VB) o brotes foliares, donde se forman las hojas y ramas subdividida en 5 fases. Tomado de Medina et al. (2019).	18
Figura 2. Etapa de desarrollo de la inflorescencia (ID) en la que se produce la emergencia de las flores individuales subdividida en 5 fases. Tomado de Medina et al. (2019).....	19
Figura 3. Etapa del desarrollo floral (DF) subdividida en 5 fases, que terminan con la formación de las bayas. Tomado de Medina et al. (2019).	20
Figura 4. Etapa de desarrollo de las bayas (BD) subdividida en 4 fases, desde el inicio de la fructificación hasta la cosecha. Tomado de Medina et al. (2019).	21
Figura 5. Mapa de distribución de las poblaciones naturales de <i>V. meridionale</i> en el departamento de Santander.....	29
Figura 6. Fotografía de <i>Vaccinium meridionale</i> en un bosque de roble con suelo de hojarasca. .	30
Figura 7. Ejemplares de <i>Vaccinium meridionale</i> en estado de preservado biológico, montados y prensados sobre cartulina blanca, listos para su incorporación a la colección botánica del Herbario-CDMB.....	31
Figura 8. Fenograma del análisis de conglomerados con 58 muestras que agrupan las características cualitativas y cuantitativas de plantas de <i>V. meridionale</i> . Los colores en las diferentes ramas solo representan la diferencia entre los principales clados.....	34
Figure 9. Geographic location of natural and commercial <i>Vaccinium meridionale</i> individuals analyzed. Geographic locations where the 123 <i>V. meridionale</i> materials included in the study population were collected.	46
Figure 10. GBS-SNP density plot. Number of SNPs within <i>Vaccinium meridionale</i> physical map of 1,000 kb window size on 12 chromosomes. The color gradient represents the number of SNPs	

within each window, with darker colors indicating higher SNP density. A color scale indicating the corresponding SNP counts is shown in the bottom right corner..... 50

Figure 11. Genetic population structure. Genetic structure and differentiation of 123 *V. meridionale* accessions estimated by LEA admixture coefficient analysis with three subpopulations (K)..... 51

Figure 12. Neighbor-Joining dendrogram illustrating the genetic relationships among 123 *Vaccinium meridionale* genotypes. Within the circle, the NJ dendrogram displays Nei's distances of the population. The colors purple, green and orange indicate the correspondence of each *V. meridionale* genotype to the subpopulations identified by Subpop1, 2, and 3, respectively..... 52

Lista de apéndices

Apéndice A. Tabla de georreferenciación de 123 muestras de <i>V. meridionale</i> en el departamento de Santander.....	79
Apéndice B. Tabla de caracteres morfológicos de las muestras de <i>V. meridionale</i>	95
Apéndice C. Tabla de información general de las muestras de <i>V. meridionale</i> usadas para análisis genéticos.	112
Apéndice D. Gráfico de barras apiladas de anotación del GBS.	117
Apéndice E. Mapa de calor de las muestras de <i>V. meridionale</i> con distancia de Van Raden. ...	118

Resumen

Título: Estudio de diversidad genética de poblaciones naturales de agraz (*Vaccinium meridionale* Sw) de Santander, Colombia, con marcadores de polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) generados por genotipado por secuenciación (GBS) ^{1*}

Autor: John Edinson Sepúlveda Castañeda^{2**}

Palabras Clave: Ericaceae, *Vaccinium*, Diversidad morfológica, Flora altoandina, Estructura poblacional.

Descripción:

Vaccinium meridionale, conocido localmente como agraz, es una especie arbustiva nativa de la región altoandina de Sudamérica, reconocida por sus propiedades nutricionales y medicinales. A pesar de su potencial, su distribución, variabilidad morfológica y diversidad genética han sido poco estudiadas en Colombia. El presente trabajo de grado aborda de manera integral estos aspectos a través de un enfoque combinado de caracterización morfológica y análisis genético. Inicialmente, se realizó una caracterización de las poblaciones naturales de *V. meridionale* en el departamento de Santander, se identificaron nuevas localidades y se documentó su presencia en ambientes diversos entre los 2269 y 3031 m s. n. m. Se recopilaron datos morfológicos de 123 individuos silvestres, de los cuales 58 presentaron tanto estructuras vegetativas como reproductivas. El análisis de conglomerados reveló variabilidad morfológica intraespecífica moderada, influida probablemente por factores ambientales. Posteriormente, se evaluó por primera vez la diversidad genética y la estructura poblacional de *V. meridionale* en Colombia mediante genotipado por secuenciación (GBS). Se analizaron 123 individuos, incluyendo plantas silvestres recolectadas en Santander durante este estudio (n=72) y plantas comerciales de Boyacá y Cundinamarca (n=51). Se identificaron 12.910 polimorfismos de nucleótido único (SNPs) utilizando el genoma de *V. corymbosum* como referencia. El análisis de estructura poblacional identificó tres subpoblaciones genéticas, y se encontró una diversidad genética moderada ($H_e=0.3586$), un exceso de heterocigosidad ($H_o=0.4653$) y una baja diferenciación genética entre subpoblaciones ($F_{ST}=0.0259$), lo que sugiere un flujo génico considerable. Estos resultados amplían el conocimiento sobre la distribución, variabilidad morfológica y diversidad genética de *V. meridionale* en Colombia, aportando información clave para estrategias de conservación y programas de mejoramiento genético. Además, los marcadores SNP desarrollados representan una herramienta valiosa para estudios genómicos futuros en esta especie promisoría.

1* Trabajo de Grado.

2** Facultad de Ciencias Básicas. Escuela de Biología. Directora: Luz Nayibe Garzón Gutiérrez. Codirectores: Fernando Rondón González, Johana Carolina Soto Sedano.

Abstract

Title: Study of genetic diversity of natural populations of agraz (*Vaccinium meridionale* Sw) from Santander, Colombia, with single nucleotide polymorphism (SNP) markers generated by genotyping by sequencing (GBS) ^{1*}

Author: John Edinson Sepúlveda Castañeda^{2**}

Key words: *Ericaceae*, *Vaccinium*, Morphological diversity, High Andean flora, Population structure.

Description:

Vaccinium meridionale, commonly known as *agraz*, is a shrub species native to the high Andean region of South America, recognized for its nutritional and medicinal properties. Despite its potential, its distribution, morphological variability, and genetic diversity have been poorly studied in Colombia. This thesis addresses these aspects comprehensively through a combined approach of morphological characterization and genetic analysis. Initially, a characterization of natural populations of *V. meridionale* was conducted in the department of Santander, where new localities were identified, and its presence was documented in diverse environments ranging from 2,269 to 3,031 meters above sea level. Morphological data were collected from 123 wild individuals, of which 58 exhibited both vegetative and reproductive structures. Cluster analysis revealed moderate intraspecific morphological variability, likely influenced by environmental factors. Subsequently, the genetic diversity and population structure of *V. meridionale* in Colombia were evaluated for the first time using genotyping-by-sequencing (GBS). A total of 123 individuals were analyzed, including wild plants collected in Santander during this study ($n = 72$) and commercial plants from Boyacá and Cundinamarca ($n = 51$). A total of 12,910 single nucleotide polymorphisms (SNPs) were identified using the *V. corymbosum* genome as reference. The population structure analysis revealed three genetic subpopulations. A moderate genetic diversity ($H_e = 0.3586$), an excess of heterozygosity ($H_o = 0.4653$), and low genetic differentiation among subpopulations ($F_{ST} = 0.0259$) were observed, suggesting substantial gene flow. These findings expand current knowledge on the distribution, morphological variation, and genetic diversity of *V. meridionale* in Colombia, providing key information for conservation strategies and genetic improvement programs. Moreover, the SNP markers developed represent a valuable tool for future genomic studies in this promising species.

* Master's Thesis.

** Faculty of Basic Sciences. School of Biology. Advisor: Luz Nayibe Garzón Gutiérrez. Co-advisors: Fernando Rondón González, Johana Carolina Soto Sedano.

Prefacio

Este documento corresponde al trabajo final de investigación de maestría. Está compuesto por una introducción, un marco teórico y dos capítulos principales, los cuales desarrollan los objetivos planteados. La introducción presenta no solo el contexto del estudio, sino también la justificación de la investigación y su relevancia tanto para la comunidad científica como a nivel regional. A continuación, se detallan los objetivos de la investigación, desglosados en un objetivo general, el cual fue establecer la diversidad genética y la estructura poblacional del agraz (*Vaccinium meridionale*) en poblaciones naturales del departamento de Santander y dos específicos, que se desarrollan en los capítulos 1 y 2.

El capítulo 1 sigue los lineamientos de escritura para la presentación de informes finales establecidos por la Biblioteca de la Universidad Industrial de Santander (UIS). En este se presenta un panorama sobre la distribución de *V. meridionale* en el departamento de Santander, Colombia. El muestreo en varios municipios de la región permitió identificar la presencia *V. meridionale* en diferentes puntos y recopilar los datos morfológicos clave para su identificación y para explorar variaciones morfológicas entre las poblaciones. Este capítulo además amplía el conocimiento sobre las poblaciones naturales de la especie y su potencial para estudios de conservación y aprovechamiento sostenible.

En el capítulo 2 se presenta un artículo científico publicado en la revista *GENES* (MDPI, disponible en: <https://doi.org/10.3390/genes16060675>). Para mantener la coherencia en el documento, la fuente, el estilo y las citas del capítulo 2 fueron ajustadas al estilo *APA 7*, dado que la revista utiliza el estilo *Vancouver*. En este capítulo se aborda el análisis de la diversidad genética y la estructura poblacional de *V. meridionale* en poblaciones silvestres del departamento de Santander, así como de individuos silvestres de los departamentos de Cundinamarca y Boyacá utilizados comercialmente. A través de genotipado por secuenciación (GBS, por sus siglas en inglés), se exploran las variaciones genéticas entre las poblaciones naturales de esta especie, cuya distribución en la región altoandina ha sido poco estudiada. Con el fin de enriquecer la discusión del artículo y fortalecer su contexto biológico, se retomaron algunos fragmentos previamente desarrollados en el capítulo 1.

Los resultados obtenidos ofrecen información clave para entender la variabilidad genética de *V. meridionale* y contribuir a su conservación y manejo sostenible. El trabajo finaliza con la bibliografía integrada, que recoge todas las referencias utilizadas, y los apéndices mencionados en el presente documento.

Introducción

El agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz) es una planta arbustiva perenne y silvestre de la familia Ericaceae también llamada mortiño, vichachá, arándano de los andes (Andean berry) o arándano colombiano (Colombian berry) (Chamorro y Nates-Parra, 2015; de Valencia y de Lozano, 1995). Esta especie es de gran interés científico y comercial y es considerada como promisoría debido a sus múltiples características alimenticias y propiedades nutraceuticas como prevención del cáncer, nivelación de los niveles de azúcar en sangre, retardo del envejecimiento y del Alzheimer, entre otras (Abreu et al., 2014; Galvis-Pérez et al., 2020; Quevedo-Rubiano et al., 2021; Vargas-Ramella et al., 2021). Se distribuye principalmente en zonas montañosas del neotrópico de bosque alto andino o subpáramo entre los 2000 – 3000 m s. n. m, por lo cual es posible encontrarse en países como Colombia, Jamaica, Venezuela y Perú (Maldonado et al., 2017).

En Colombia, *V. meridionale* presenta la mayoría de los registros en los departamentos de Antioquia, Boyacá y Cundinamarca (SiB Colombia, 2025) tanto de poblaciones naturales como de zonas donde se realizan cultivos, en la cual la producción es limitada. Por otra parte, en Santander, aunque cuenta con múltiples zonas de bosque altoandino donde se cumplen las condiciones edafoclimáticas ideales para el desarrollo de la especie se carece de información sobre el estado de las poblaciones naturales, su composición, y su distribución (Ligarreto et al., 2009). *V. meridionale* como parte de los ecosistemas de bosque alto andino, enfrenta amenazas significativas debido a la intervención antrópica, que incluye la expansión de la frontera agrícola, así como establecimiento de asentamientos humanos o zonas urbanas (Cabrera y Ramírez, 2014; Magnitskiy, 2023). Adicionalmente, otros factores como la minería y el cambio climático también pueden amenazar la estabilidad de estos ecosistemas (Madriñán et al., 2013a). Tradicionalmente,

el agraz ha sido explotado a nivel local mediante la recolección directa de sus frutos en poblaciones silvestres. Esta práctica, también podría estar afectando adversamente la base genética de la especie, lo que conlleva a una posible pérdida o disminución de la diversidad genética (Escobar-Trujillo et al., 2009; Hernández et al., 2009). Sin embargo, no se han realizado estudios en el departamento de Santander que permitan conocer la distribución de la especie o que evalúen la diversidad genética o morfológica y el estado de diferenciación genética de las poblaciones naturales presentes.

En la última década surgió la herramienta molecular de genotipado por secuenciación (GBS, por sus siglas en inglés), la cual permite obtener una matriz de miles de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs, por sus siglas en inglés), de manera rápida y a bajo costo (Elshire et al., 2011). Este procedimiento de análisis molecular requiere fundamentalmente de ADN genómico de alta calidad y un resultado de cuantificación lo más preciso posible, así como el uso de enzimas de restricción, adaptadores de ligación, secuenciación y software de análisis de procesamiento de datos (Elshire et al., 2011; Peterson et al., 2014). Su utilidad plantea el desarrollo de estudios de fitomejoramiento, huella genética, análisis de diversidad y estructura poblacional, sin la necesidad del conocimiento previo del genoma o la diversidad de la especie (Elshire et al., 2011). La metodología de GBS ha sido utilizada en cultivos de cannabis (*Cannabis sativa*), (Soorni et al., 2017), banano (*Musa* spp.) (Sardos et al., 2016), plantas del género *Coffea*, (Hamon et al., 2017) y trigo (Yang et al., 2020), entre otros. En plantas relacionadas a *V. meridionale* se ha utilizado en *V. macrocarpon* (Covarrubias-Pazarán et al., 2016), y en un set de cultivares del género *Vaccinium* (Campa y Ferreira, 2018), con resultados que pueden ser usados en la preservación de recursos genéticos y en la planeación de programas de fitomejoramiento de las especies estudiadas (Reyes et al., 2022; Abebe, 2019). Estudios más recientes han empleado GBS en arándanos (*V.*

corymbosum) y arándanos agrios (*V. macrocarpon*), revelando patrones de estructura genética, mezcla entre cultivares y evidencias de selección direccional a lo largo de los ciclos de mejoramiento (Díaz-García et al., 2020; Kulkarni et al., 2020; Manzanero et al., 2023), lo cual demuestra la utilidad de esta herramienta molecular para el análisis de diversidad genética, la conservación, caracterización de germoplasma y diseño de estrategias de mejoramiento genético en especies del género *Vaccinium* (Reyes et al., 2022; Abebe, 2019).

Por esta razón, el presente proyecto de maestría, enmarcado en el macroproyecto financiado con recursos del Sistema General de Regalías, código BPIN 2020000100075 “Aprovechamiento de la biodiversidad en agraz y papa para el desarrollo de cultivos promisorios en el departamento de Santander”, tuvo como objetivo principal determinar la distribución de las poblaciones naturales de agraz (*Vaccinium meridionale*) en el departamento de Santander y caracterizar su diversidad genética mediante genotipado por secuenciación. Se espera que los resultados de este estudio contribuyan al conocimiento de la variabilidad de la especie en condiciones silvestres y sirvan como base para estrategias de conservación, manejo sostenible y futuros programas de mejoramiento genético.

1. Objetivos

Objetivo General

Establecer la diversidad genética y estructura poblacional del agraz (*Vaccinium meridionale*) en poblaciones naturales del departamento de Santander.

Objetivos Específicos

Determinar la distribución de las poblaciones naturales del agraz (*V. meridionale*) en el departamento de Santander.

Evaluar la diversidad y el grado de estructura genética de poblaciones de *V. meridionale* presentes en el departamento de Santander mediante genotipado por secuenciación.

2. Marco teórico

2.1. *Vaccinium meridionale* Swartz

La familia Ericaceae cuenta con la mayor riqueza dentro del orden Ericales, está distribuida en todos los continentes excepto en Antártica, con alrededor de 126 géneros y 4100 especies (The New York Botanical Garden, 2024; Tropicos.org, 2024). Un gran porcentaje de estas especies cumple con características de interés para uso humano como ornamentación o alimenticias, especialmente en el género *Vaccinium* donde se incluyen especies representativas de Norteamérica como *V. macrocarpon* (arándano) y *V. corymbosum* (arándano azul), las cuales tienen un alto valor comercial en diferentes mercados del mundo (Song y Hancock, 2011; Tridge, 2025). En la región montañosa del neotrópico se han identificado múltiples especies de este género como *V. amazonicum* o *V. aristatum* (Pedraza-Peñalosa y Luteyn, 2011). Sin embargo, estas especies no cuentan con un valor etnobotánico por las comunidades adyacentes a su área de distribución, a diferencia del agraz (*V. meridionale* Swartz) (Abreu et al., 2014; Magnitskiy, 2023; Suárez-Ballesteros et al., 2018). Esta planta arbustiva se encuentra distribuida en zonas montañosas de países del neotrópico como Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela y Jamaica (de Valencia y de Lozano, 1995; Chamorro y Nates-Parra, 2015). Su fruto es consumido de manera local y cuenta con un amplio interés científico y económico debido a sus propiedades agronómicas, nutraceúticas y culinarias (Abreu et al., 2014; Zapata et al., 2015; Arango-Varela et al., 2020).

2.2. Fenología y descripción de *V. meridionale*

Las características morfológicas del agraz (*V. meridionale*), como el margen foliar, el hábito de crecimiento y la forma de la hoja, entre otras, constituyen criterios valiosos para su identificación taxonómica y su diferenciación frente a especies morfológicamente similares (Medina Cano et al., 2023). Generalmente se describe como una planta de crecimiento arbustivo,

que alcanza los 4 m de altura y 5 m en diámetro, generalmente ramificado y con corona redondeada (Maldonado et al., 2017). Sin embargo, también puede desarrollar una estructura arbórea con base monopodial (Ehlenfeldt y Luteyn, 2021). Las hojas son de coloración rojiza en las primeras etapas de formación y se van tornando de color verde oscuro en estadios más avanzados (Medina Cano et al., 2019). Las hojas son simples de disposición alterna y de margen ondulado y ápice acuminado, aunque puede variar (Ligarreto et al., 2011). La flor es pendular de corola urceolada de tonalidad blanca a rosada, es completa-perfecta y se agrupa en inflorescencias de tipo racimosas (Chamorro y Nates-Parra, 2015). El fruto es una baya, conocido bajo diferentes nombres comunes como, por ejemplo: guarapita, mortiño y agraz (de Valencia y de Lozano, 1995). La planta tiene un sistema de polinización cruzada o abierta favorecida por varias especies de insectos, entre las que se destacan *Apis mellifera*, *Bombus hortulanus* y *B. rubicundus* (Pinilla-Gallego y Nates-Parra, 2015; Sarmiento, 2019). Adicionalmente, en el estudio realizado por Chamorro y Nates-Parra (2015), se encontró que la planta al igual que muchas otras del género *Vaccinium*, produce frutos y semillas por autogamia y agamospermia (apomixis), catalogándola con un sistema reproductivo mixto (xenogamia facultativa). Además de su descripción morfológica y características reproductivas, se han realizado estudios detallados sobre su ciclo fenológico, los cuales permiten comprender las fases de desarrollo de la planta en diferentes etapas (Buitrago-Guacaneme et al., 2015; Ligarreto et al., 2011; Medina et al., 2015, 2019). El trabajo más reciente realizado por Medina et al., (2019) desarrollaron una investigación en la que separan el crecimiento de cada planta en cuatro etapas: 1) Botón vegetativo (VB), se divide en cinco fases, desde brotes axilares inactivos (VB0), hasta la formación completa de brotes jóvenes (YB) (Figura 1).

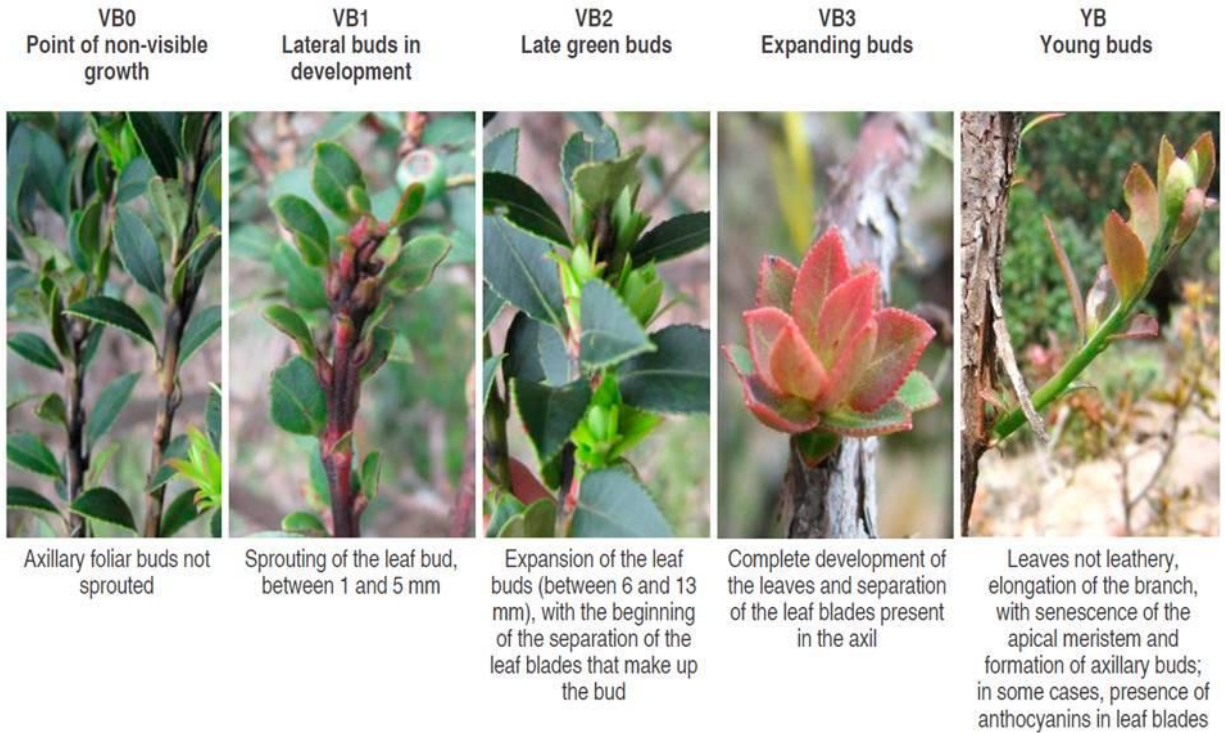


Figura 1. Etapa de desarrollo de la yema vegetativa (VB) o brotes foliares, donde se forman las hojas y ramas subdividida en 5 fases. Tomado de Medina et al. (2019).

2) Inflorescencia (ID), se divide en cinco fases, desde el desarrollo inicial del botón floral (ID1), hasta el desarrollo completo de la estructura elongada (ID5), que conducirá al posterior florecimiento (Figura 2).

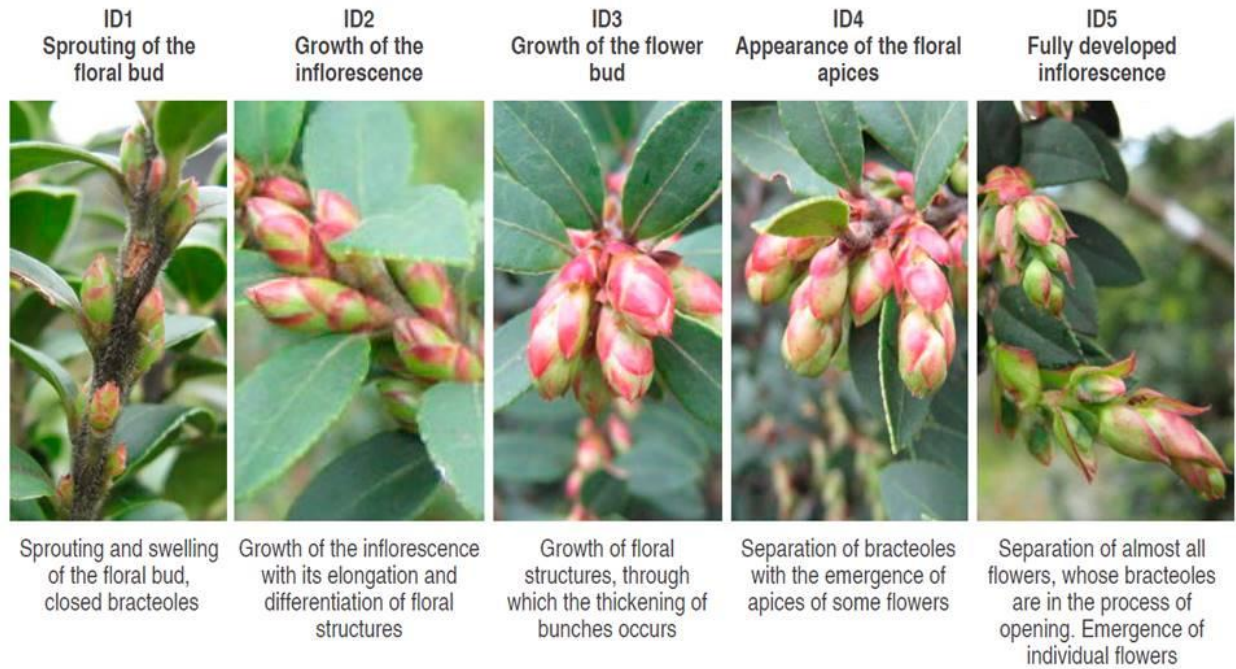


Figura 2. Etapa de desarrollo de la inflorescencia (ID) en la que se produce la emergencia de las flores individuales subdividida en 5 fases. Tomado de Medina et al. (2019).

3) Desarrollo floral (FD), se divide en cinco fases, desde el primer estado de florescencia (FD1), hasta la caída de la corola y la formación de la baya (FD5) (Figura 3).

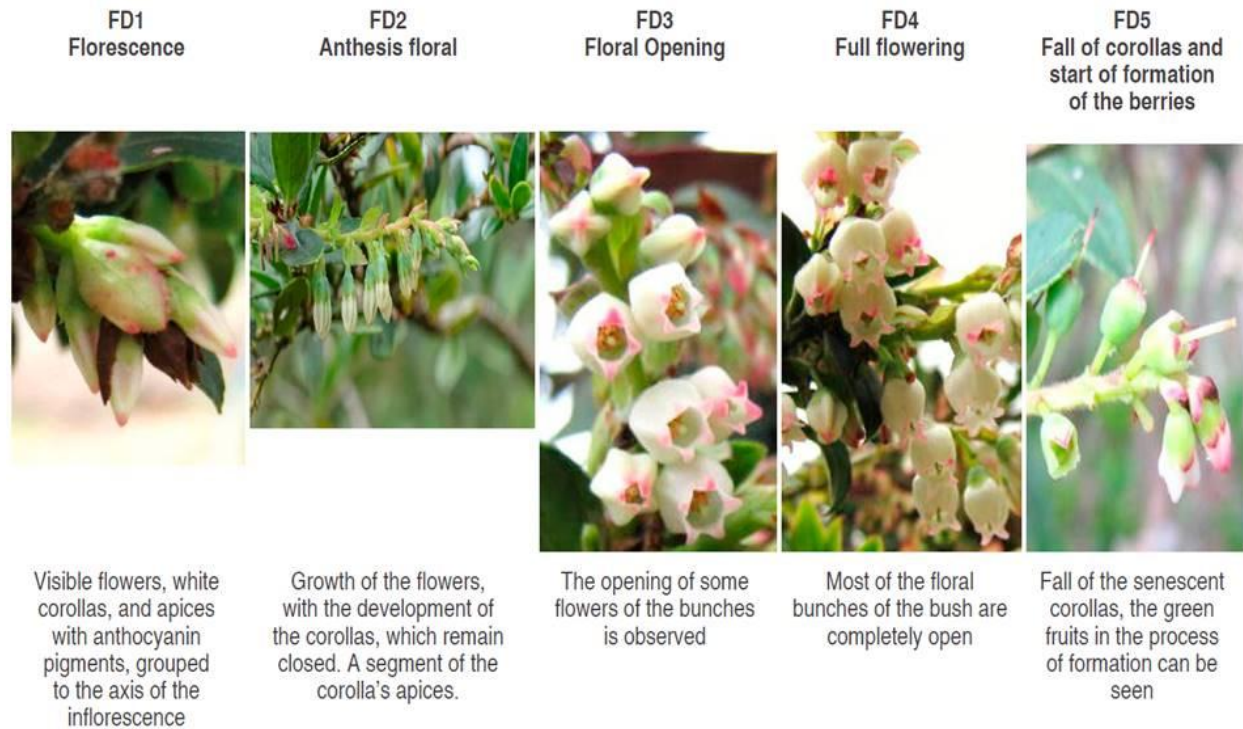


Figura 3. Etapa del desarrollo floral (DF) subdividida en 5 fases, que terminan con la formación de las bayas. Tomado de Medina et al. (2019).

4) Desarrollo de bayas (BD), se divide en cuatro fases, desde el inicio de la fructificación con la elongación de los frutos verdes de tamaño variable (BD1), hasta la cosecha cuando los frutos tienen color púrpura (BD4) (Figura 4).

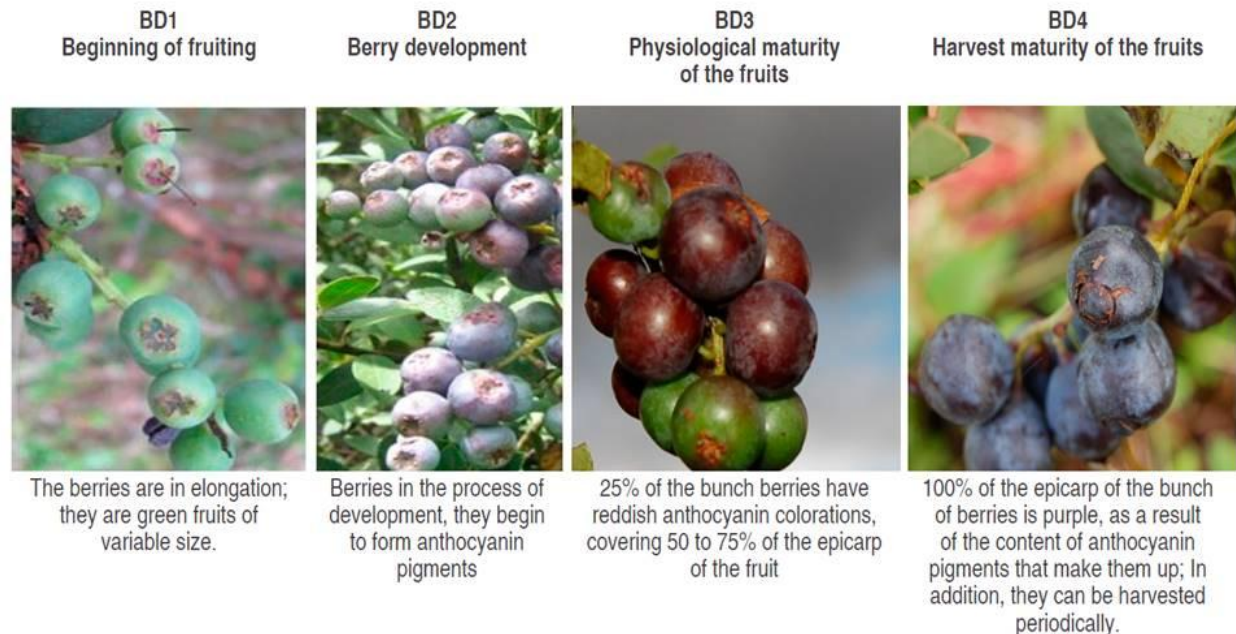


Figura 4. Etapa de desarrollo de las bayas (BD) subdividida en 4 fases, desde el inicio de la fructificación hasta la cosecha. Tomado de Medina et al. (2019).

2.3. Distribución de *V. meridionale* en Colombia

Basado en los datos del SiB Colombia (2025), en el país la planta se ha evidenciado en los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cauca, Cundinamarca, Huila, La Guajira, Magdalena, Nariño, Norte de Santander y Santander. En estos lugares crece de manera espontánea en zonas altoandinas y se puede encontrar en rangos altitudinales desde los 2000 - 3500 m s. n. m. (de Valencia y de Lozano, 1995; Ligarreto et al., 2011). Actualmente, solo en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá y Antioquia, se han realizado estudios de zonificación de la especie, aptitud de tierras y programas de propagación, adicionalmente, se tienen cultivos por los agricultores con manejo adecuado de podas, cosecha escalonada y mercados especializados (Ligarreto et al., 2009). En Santander únicamente se tiene registro de poblaciones naturales en los municipios Vetás y California, aunque por la geografía del departamento y los requerimientos

edafoclimáticos de la planta, es factible que la especie presente una distribución más amplia que la actualmente reportada (Medina Cano et al., 2023; Quevedo-Rubiano et al., 2021).

2.4. Diversidad genética y genotipado por secuenciación (GBS) en plantas del género *Vaccinium*

Las especies *V. macrocarpon* y *V. corymbosum*, por su importancia comercial han sido objeto de múltiples investigaciones que les han permitido ampliar el panorama de conocimiento sobre su variabilidad genética e hibridación interespecífica, con la finalidad de obtener cultivares mejorados (Ehlenfeldt et al., 2023; Ehlenfeldt y Luteyn, 2021; Prodorutti et al., 2007; Song y Hancock, 2011). De igual manera, se han realizado otros estudios de conocimiento de diversidad genética, estructura poblacional y relaciones genéticas en diferentes especies de *Vaccinium*, incluyendo especies del neotrópico como *V. floribundum* (Bian, 2012; Cobo et al., 2016; Vega-Polo et al., 2020; Bhatt y Debnath, 2021). Una característica importante para tener en cuenta en este tipo de estudios es la ploidía, ya que al aumentar el número de juegos de cromosomas se incrementa también el número potencial de alelos y combinaciones genéticas posibles (Hallahan, 2024; Meirmans et al., 2018). El género *Vaccinium* comprende especies que varían desde diploides hasta hexaploides (Hummer et al., 2015). Recientemente, Redpath et al. (2022), mediante citometría de flujo, determinaron el nivel de ploidía en diferentes especies del género *Vaccinium*, concluyendo que *V. meridionale* es una especie tetraploide ($2n = 4x = 48$). En relación con las herramientas utilizadas, la mayoría de estudios sobre diversidad han empleado marcadores moleculares tipo microsatélites derivados de ADN nuclear, los cuales aunque son de gran utilidad, presentan algunos problemas como la identificación de poca cantidad de *loci* microsatélite potenciales, mal funcionamiento de la polimerasa cuando se analizan repeticiones de mono o di nucleótidos, o la posibilidad de que los fragmentos co-migrantes no siempre sean

homólogos (Miah et al., 2013). Schlautman et al. (2017) desarrollaron 54 marcadores de tipo microsatélite en cloroplastos y mitocondrias para el género *Vaccinium*, los cuales a pesar de ser transferibles a 12 taxa no mostraron polimorfismo. Esto deja ver la necesidad de implementar nuevos marcadores y técnicas que permitan discriminar a nivel genético las poblaciones.

Uno de los reportes más recientes de análisis de diversidad en especies del género *Vaccinium* es el de Campa y Ferreira (2018), quienes por medio de GBS en muestras recolectadas en el norte de España de *V. corymbosum*, *V. virgatum*, *V. macrocarpon* y *V. uliginosum*, establecieron marcadores de polimorfismo de nucleótido único (*SNPs*) para emplearlos en estudios de diversidad genética y, posteriormente, en la preservación de los recursos genéticos de estas especies. También se emplearon marcadores asociados con la ploidía, la adaptación a condiciones climáticas como las necesidades de horas frío, la identificación de cultivares y otros rasgos relevantes para programas de mejoramiento genético mediante hibridación. Estudios adicionales en arándanos y arándanos agrios han mostrado que el GBS es una herramienta eficaz para revelar la estructura genética, patrones de mezcla y relaciones de parentesco entre cultivares, además de evidenciar procesos de selección direccional durante ciclos de domesticación y mejoramiento (Diaz-Garcia et al., 2020; Kulkarni et al., 2020; Manzanero et al., 2023). En el caso específico del arándano americano (*V. macrocarpon*), la genotipificación ha permitido el desarrollo del primer mapa genético utilizando cuatro familias segregantes para la característica de resistencia a la pudrición del fruto, ocasionada por el hongo *Phyllosticta vaccinii* (Georgi et al., 2013). Estos estudios reflejan que hay un gran interés en el estudio del género *Vaccinium*, aunque se ha hecho énfasis en especies cultivadas en los principales países productores como Estados Unidos y Canadá.

Para Colombia, Ligarreto et al. (2011) caracterizaron los aspectos básicos de la plasticidad fenotípica en poblaciones silvestres de *V. meridionale* en cuatro departamentos (Boyacá, Cundinamarca, Santander y Nariño); en las zonas estudiadas se encontraron variaciones morfológicas entre las poblaciones, donde se incluyen aspectos cualitativos como hábito de crecimiento o presencia de antocianinas en el tallo y cuantitativos como la altura de la planta, lo que resalta el potencial de esta especie como recurso genético en el territorio colombiano.

3. CAPITULO 1. DISTRIBUCIÓN DE LAS POBLACIONES NATURALES DE *V. meridionale* Y ANÁLISIS DE DATOS MORFOLÓGICOS EN EL DEPARTAMENTO DE SANTANDER

3.1. Metodología

3.1.1. Salidas exploratorias y toma de datos morfológicos y de georreferenciación

Se establecieron los puntos de muestreo mediante consultas en diversas fuentes de información disponibles en bases de datos de acceso libre, como la red nacional de datos abiertos sobre biodiversidad (SiB Colombia) nodo oficial de *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF por sus siglas en inglés), el herbario de la Universidad Industrial de Santander (herbario-UIS), el herbario de la Universidad Nacional de Colombia (herbario-COL) y el herbario del jardín botánico Eloy Valenzuela de Bucaramanga (Herbario CDMB). También se tomó como referente el estudio de caracterización de ambientes en la zona altoandina de Colombia realizado por Medina et al. (2009), la información aportada por UMATAS en los municipios consultados, y comerciantes locales del fruto de *V. meridionale*. Se realizó una búsqueda de los municipios del departamento de Santander, ubicados en la zona altoandina colombiana con altitudes superiores a 1.800 m s. n. m. y se seleccionaron 17 municipios: California, Carcasí, Cerrito, Charta, Concepción, Galán, Guaca, Málaga, Molagavita, Piedecuesta, San José de Miranda, San Miguel, Santa Bárbara, Suratá, Tona, Vetas y Zapatoca. En los cuales se realizó una pre-salida, con la finalidad de contactar un habitante del municipio que prestara sus servicios como guía para ubicar los puntos de muestreo una vez se confirmara la presencia de *V. meridionale*. En los municipios donde se encontró la planta, se visitaron dos localidades, teniendo en cuenta una distancia mínima de 3 km entre ellas. En cada localidad se buscaron cinco plantas de *V. meridionale*, se tomaron datos de georreferenciación, y cinco características morfológicas vegetativas cualitativas (hábito de

crecimiento, antocianina en ramas, forma de la lámina foliar, forma de margen foliar, antocianina en margen foliar) y dos cuantitativas (longitud de la hoja, ancho de la hoja). Estos parámetros, previamente evaluados en el estudio realizado por Medina et al. (2009), fueron útiles para confirmar la identificación de la especie. Adicionalmente, teniendo en cuenta la clasificación de Medina et al. (2019), en las plantas que presentaban caracteres reproductivos (flor o fruto) y estados fenológicos avanzados, como el desarrollo floral (FD4–FD5) y el desarrollo de bayas (BD3–BD4), se tomaron cinco datos cualitativos (presencia de antocianina en inflorescencia, forma de los frutos, presencia de cera en la epidermis del fruto, color de los frutos acorde a la comparación con la tabla de Munsell, persistencia de los sépalos al madurar) y dos cuantitativos (longitud de fruto, ancho de fruto) (Tabla 1). De estas mismas plantas se seleccionaron hojas que no tuvieran daños mecánicos ni síntomas de infección, las cuales se emplearon para posteriores análisis genéticos moleculares. Asimismo, se recolectaron frutos con el fin de ser utilizados en estudios independientes sobre compuestos fenólicos y fibra dietaria. A pesar de que estos análisis no forman parte del presente trabajo, evidencian la relevancia del material recolectado para investigaciones complementarias. Finalmente, algunos individuos de los materiales recolectados se incluyeron en el herbario CDMB.

Tabla 1. Descriptores varietales cualitativos y cuantitativos de V. meridionale tomados de Medina et al. (2009).

Variable	Descripción
Descriptores varietales cualitativos	
Hábito de crecimiento	1. Erecto, 2. Postrado, 3. Semierecto
Antocianina en rama	1. Ausente, 2. Presente

Variable	Descripción
Descriptorios varietales cualitativos	
Forma de la lámina foliar	1. Elíptico, 2. Lanceolado, 3. Ovalado
Forma de margen foliar	1. Crenado, 2. Serrulado
Antocianina en margen foliar	1. Ausente, 2. Presente
Presencia de antocianina en inflorescencia	1. Ausente, 2. Presente
Forma de los frutos	1. Achatado, 2. Redondo
Presencia de cera en la epidermis de los frutos	1. Ausente, 2. Presente
Color de los frutos	Determinado por el código proporcionado por la tabla de Munsell
Persistencia de los sépalos al madurar	1. Ausente, 2. Presente
Descriptorios varietales cuantitativos	
Longitud de hoja (mm)	Determinado por la medición de 5 hojas en la parte media de la rama
Ancho de hoja (mm)	Determinado por la medición de 5 hojas en la parte media de la rama
Longitud de fruto (mm)	Determinado por la medición de 5 frutos
Ancho de fruto (mm)	Determinado por la medición de 5 frutos

3.1.2. Mapa de distribución de *V. meridionale*

Los datos de georreferenciación de las plantas en cada uno de los municipios de muestreo se digitalizaron en una tabla de Excel para ser analizados en el software QGIS v 3.26.1 (QGIS.org, 2025), el cual se utilizó para elaborar un mapa de distribución de las poblaciones naturales de *V. meridionale* en el departamento de Santander.

3.2. Resultados

De los 17 municipios propuestos en el departamento de Santander, solo en 8 se encontraron plantas de agraz (California, Charta, Guaca, Piedecuesta, Santa Bárbara, Suratá, Tona y Vetas), en los demás municipios (Carcasí, Cerrito, Concepción, Málaga, Galán, Zapatoca, Molagavita, San José de Miranda y San Miguel) a pesar de que se realizó la salida exploratoria y se entabló conversación con la UMATA de la zona, mercaderes y la comunidad, en su mayoría desconocían la planta y el fruto por lo que fueron descartados del estudio. Se realizaron salidas exploratorias adicionales en los municipios de Encino, Gambita, Macaravita y Onzaga donde fue posible encontrar la planta (Figura 5).

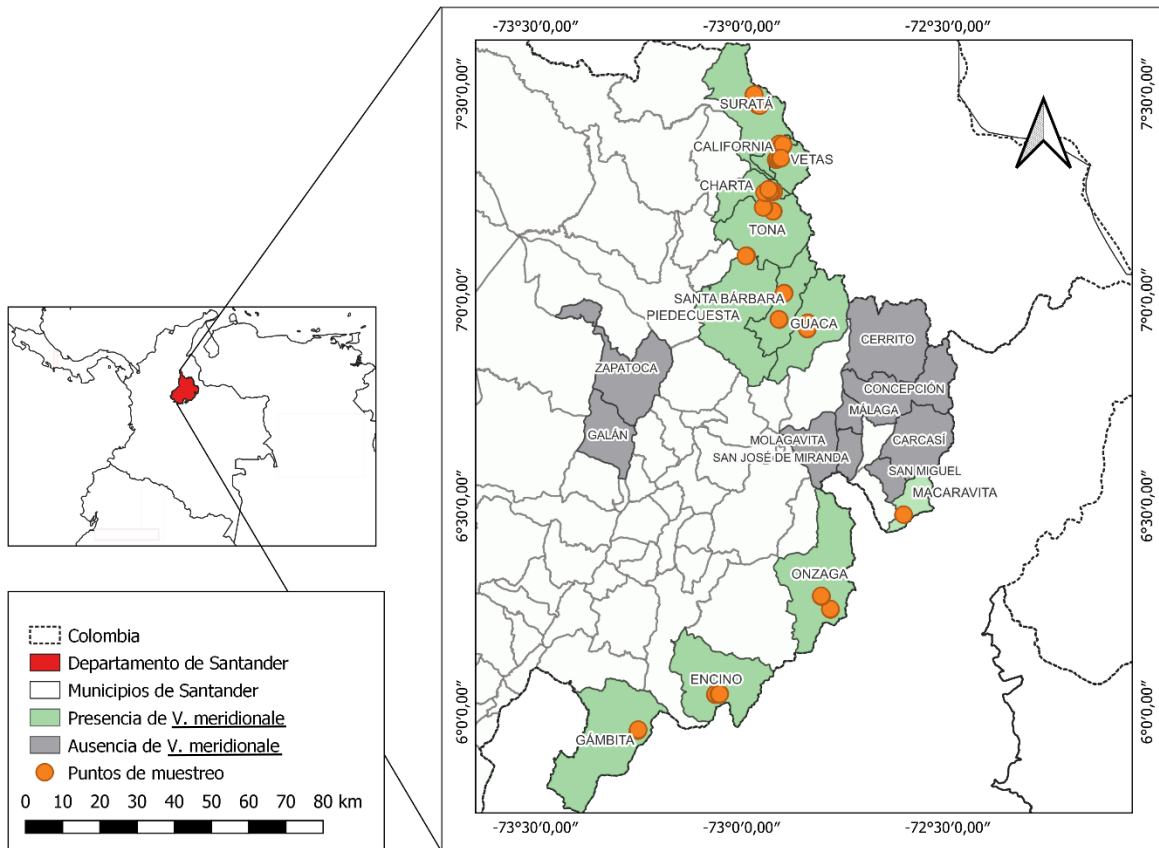


Figura 5. Mapa de distribución de las poblaciones naturales de *V. meridionale* en el departamento de Santander.

En total se obtuvieron 123 registros de *V. meridionale* en rangos altitudinales que van desde 2269 hasta 3031 m s. n. m., en ambientes diversos con sitios expuestos a luz solar directa, áreas con cobertura parcial proporcionada por la vegetación circundante y robledales (*Quercus* sp.) con abundante hojarasca en el suelo y condiciones de sombra casi total (Apéndice A, Figura 6).



Figura 6. Fotografía de Vaccinium meridionale en un bosque de roble con suelo de hojarasca.

Adicionalmente, se seleccionaron 15 ejemplares representativos para ser incorporados al herbario de la CDMB, con el fin de respaldar la documentación morfológica de las poblaciones registradas (Figura 7).



Figura 7. Ejemplares de *Vaccinium meridionale* en estado de preservado biológico, montados y prensados sobre cartulina blanca, listos para su incorporación a la colección botánica del Herbario-CDMB.

Con respecto a las características morfológicas, de los 123 registros de *V. meridionale* solo 58 contaron con información de estructuras vegetativas y reproductivas: Suratá (10), Santa Bárbara (6), Charta (2), Piedecuesta (1), Encino (5), Tona (5), Onzaga (5), Vetas (4), Guaca (20). Los restantes únicamente se les tomó la información relacionada a los caracteres vegetativos (Apéndice B). Tal como se realizó en el estudio de Medina et al. (2009), se obtuvieron los datos de moda, estados por atributo y atributos polimórficos para los descriptores varietales cualitativos de *V. meridionale* (Tabla 2).

Tabla 2. Obtención de datos adicionales de los atributos cualitativos en poblaciones naturales de *V. meridionale* de la zona altoandina del departamento de Santander.

Variable	Moda	Estados por atributo	Atributos polimórficos
Hábito de crecimiento	Erecto	3	3
Antocianina rama	Presente	2	2
Forma de la lámina foliar	Elíptica	3	2
Forma margen foliar	Crenado	2	3
Antocianina margen foliar	Ausente	2	2
Presencia de antocianina inflorescencia	Ausente	2	2
Forma de los frutos	Redondo	2	2
Cera en fruto	Ausente	2	2
Color de los frutos	5R 3/2	-	1
Persistencia de los sépalos al madurar	Presente	2	1

Así mismo, para los caracteres cuantitativos se obtuvieron datos estadísticos adicionales como coeficiente de variación, promedio y valores máximos y mínimos para los caracteres varietales cuantitativos de longitud de hoja, ancho de hoja, longitud de fruto, ancho de fruto (Tabla 3).

Tabla 3. Obtención de datos estadísticos adicionales de los atributos cuantitativos en poblaciones naturales de Vaccinium meridionale Swartz de la zona altoandina del departamento de Santander.

Variable	C. V. (%)	Promedio	Valor máximo	Valor mínimo	Límite de confianza inferior (LI95%)	Límite de confianza superior (LS95%)
Longitud de hoja, mm	13,56	25,23	33,89	16,57	24.83	26.29
Ancho de hoja, mm	20,12	10,62	16,05	5,19	9.79	10.65
Longitud de fruto, mm	17,35	8,38	11,42	5,34	7.56	8.87
Ancho de fruto, mm	15,90	8,43	11,4	5,46	8.08	8.59

Finalmente, para comprender la relación entre los datos tomados en los descriptores varietales se realizó un análisis de conglomerados utilizando el coeficiente de similitud propuesto por Gower (1971) y se graficó mediante un fenograma con el software R (versión 4.4.1) (Figura

8). Este análisis agrupó las 58 muestras con datos completos en cuatro clados principales: el clado A, con el mayor número de individuos (n=29), seguido por el clado B (n=15), el clado D (n=9) y el clado C (n=5).

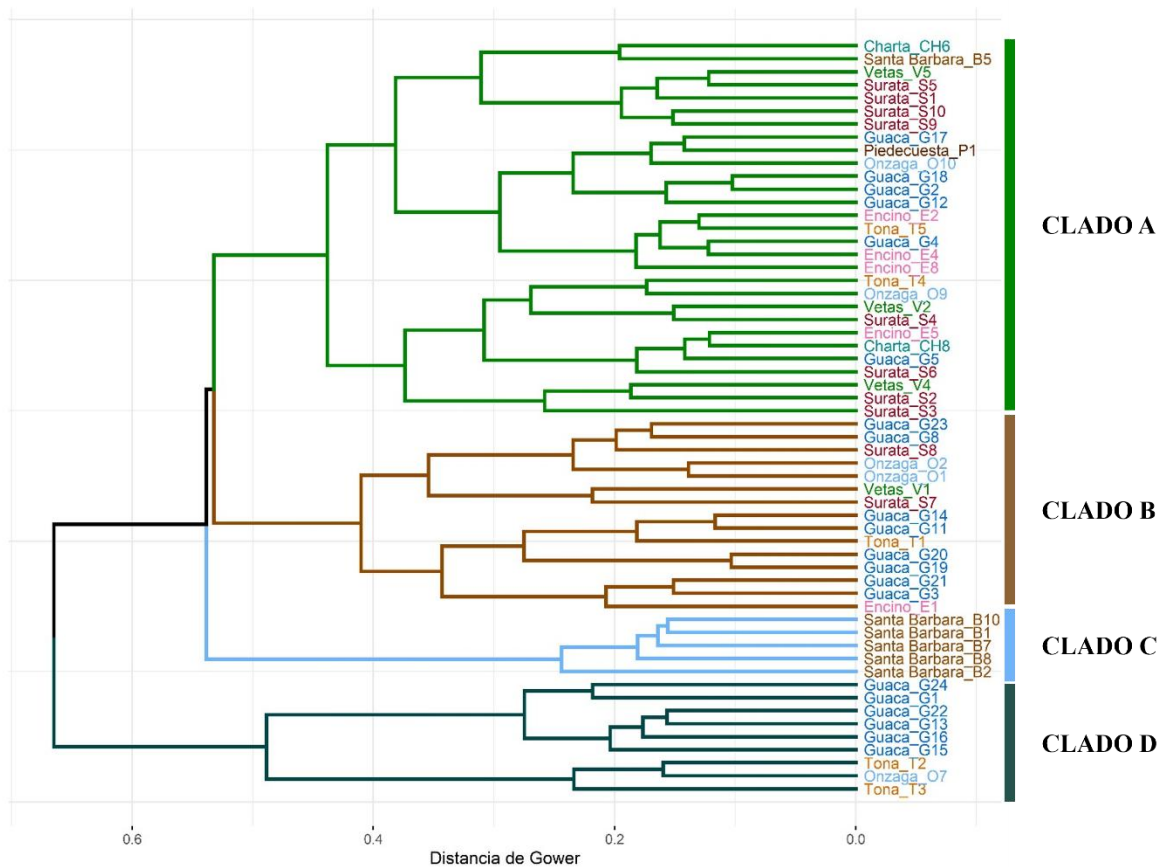


Figura 8. Fenograma del análisis de conglomerados con 58 muestras que agrupan las características cualitativas y cuantitativas de plantas de *V. meridionale*. Los colores en las diferentes ramas solo representan la diferencia entre los principales clados.

3.3. Discusión

Previo al desarrollo de este estudio en la base de datos del SiB (SiB Colombia, 2025) desde 1927 hasta el 2025 para el departamento de Santander había 96 registros de *V. meridionale*, en

regiones con rangos altitudinales entre los 2300 – 3959 m s. n. m. De estos registros 5 correspondientes a los municipios de Charta y California no tenían información de coordenadas geográficas y 3 estaban catalogados para el municipio de Gambita, sin embargo, sus coordenadas geográficas los ubican en los municipios Sotaquirá y Arcabuco, pertenecientes al departamento de Boyacá.

De esta manera quedó el reporte de 88 registros de *V. meridionale* para el departamento de Santander, distribuidos de la siguiente manera: Vetás (2), California (3), Concepción (24), Encino (3), Carcasí (9), Onzaga (46) y Girón (1) (Apéndice A). Así mismo, en las búsquedas del herbario de la Universidad Industrial de Santander (herbario-UIS) y el herbario de la Universidad Nacional de Colombia (herbario-COL), junto con el trabajo realizado por Medina et al. (2009) se encontraron registros de California, Onzaga y Vetás. Y finalmente, con el presente estudio se confirmó la presencia de la especie en otras zonas del departamento de Santander como Suratá, Santa Bárbara, Charta, Tona, Guaca, Piedecuesta, Gambita y Macaravita. En estos municipios *V. meridionale* se encontró principalmente en regiones montañosas, en zonas veredales alejadas del casco urbano, en ambientes de potrero, bajo bosque de roble o en parches de bosque secundario tanto en condiciones de luz directa, luz parcial o bajo sombra. La presencia de *V. meridionale* en estas zonas sugiere una afinidad ecológica por suelos ácidos y ricos en materia orgánica, como se ha observado en otras especies de *Vaccinium* (Negruşier et al., 2024; Struchkova et al., 2024). Esta asociación podría representar un microhábitat clave para la supervivencia y mantenimiento poblacional de la especie, especialmente en zonas con alta fragmentación del paisaje. De acuerdo con Luteyn (2002) las plantas de la familia Ericaceae son poco tolerantes a ambientes de calor y temperaturas heladas lo cual coincide con el rango altitudinal y las condiciones climáticas

registradas para los municipios donde se encontraron las plantas en el presente estudio (IDEAM, 2024).

En la mayoría de los municipios no fue común encontrar las plantas agrupadas ni distribuidas en grandes extensiones de bosque. Por lo tanto, se infiere que las poblaciones podrían estar principalmente dispersas o potencialmente aisladas, lo cual representaría desafíos para su polinización, reproducción y dispersión. Esto podría deberse a la fragmentación del hábitat o a factores ambientales específicos de la región que limitan la expansión de la especie.

Adicionalmente, Luteyn (2002) también mencionó que, aunque las especies de esta familia pueden crecer bajo condiciones de sombra, en tales circunstancias es poco probable que florezcan y fructifiquen. De manera complementaria, otros autores han estudiado el efecto de la sombra en plantas del género *Vaccinium* donde indican que no solo se retrasa la floración y reduce el número de flores por planta, sino que también afecta las propiedades nutricionales y antioxidantes del fruto (Dyukaryeva y Mallik, 2023; Lobos et al., 2013). El presente estudio concuerda con lo propuesto por los autores previamente citados, ya que la mayoría de las plantas con estructuras reproductivas se encontraron en ambientes de sombra parcial o luz directa, mientras que aquellas ubicadas en zonas de sombra densa, como las presentes en bosque de roble, mostraron escasa o nula actividad reproductiva. Este patrón podría estar limitando la capacidad de regeneración natural de la especie en estos microhábitats.

A pesar de los múltiples usos reportados para el agraz (*V. meridionale*) en estudios previos que la destacan como una especie de cultivo promisoria (Ligarreto et al., 2009; Magnitskiy, 2023), en ninguno de los municipios visitados se encontró cultivado como material comercial. Durante los recorridos, varios guías y habitantes locales manifestaron desconocer su utilidad como recurso alimenticio o medicinal. En algunos casos, este desconocimiento ha llevado incluso a la

erradicación de las plantas, al ser confundidas con *Pernettya prostrata* (Ericaceae), una especie tóxica conocida popularmente como reventadera, borrachero o mortiño venenoso con rasgos morfológicos muy similares al agraz (Aguilar et al., 2014; Mezey, 1943). Esto subraya la importancia de implementar programas de educación ambiental y estrategias de conservación *in situ*, ya que algunas poblaciones silvestres de *V. meridionale* podrían estar siendo eliminadas por las comunidades locales por desconocimiento o confusión con especies tóxicas.

Con respecto a las características morfológicas descriptivas, de manera general, fue posible observar diferentes atributos polimórficos en las plantas recolectadas. Sin embargo, de las 123 plantas registradas solo 58 contaban con información de caracteres vegetativos y reproductivos.

Comparando los resultados con el estudio realizado por Medina et al. (2009) los descriptores cualitativos vegetativos fueron similares, a excepción de la forma del margen foliar, el cual fue más común en forma crenada y la ausencia de antocianina. En cuanto a las características cualitativas reproductivas, se observaron dos diferencias notables con respecto al estudio de Medina et al. (2009), La primera corresponde a la ausencia de antocianina en la inflorescencia, ya que la mayoría de las plantas evaluadas en el presente estudio no presentaban esta pigmentación. La segunda diferencia se relaciona con el color del fruto: a diferencia del trabajo anterior, en este caso se utilizó la tabla de Munsell para una evaluación más precisa, y al comparar frutos frescos en estado de madurez se registró el color 5R 3/2 (Tabla 2). Sin embargo, estos resultados pueden estar sesgados ya que tal como lo demuestra Medina et al. (2019) las flores presentan antocianinas en sus primeros estadios de crecimiento (FD1) y es posible que por el ciclo en el cual se encontró la planta, estas flores ya no presentarían estas características. Así mismo, solo se tomaron frutos que tuvieran un estadio de maduración y coloración similar (BD3-BD4). Por otro lado, los caracteres descriptivos cuantitativos tanto vegetativos como reproductivos

fueron similares a lo que obtuvo Medina et al. (2009), con un coeficiente de variación con valor menor al 21% (Tabla 3), lo cual indica que hay una baja variabilidad, y, por lo tanto, se puede inferir que las plantas de la muestra son homogéneas en cuanto a estas estructuras.

Finalmente, en el fenograma del análisis de conglomerados (Figura 8), se observó un valor de similitud de 0.65, lo cual indica que existen grupos de individuos morfológicamente más distintos entre sí en comparación con el resto de las muestras analizadas. Este valor corresponde a la distancia a la cual el Clado D, conformado por ocho plantas de los municipios de Tona (2), Guaca (5) y Onzaga (1), se une al resto del fenograma, lo que sugiere que los individuos agrupados en dicho clado presentan características morfológicas considerablemente distintas respecto a las demás plantas evaluadas. En términos del método UPGMA, este valor representa la distancia promedio entre los grupos fusionados, por lo que una altura de 0.65 refleja una divergencia morfológica acumulada, posiblemente asociada a condiciones ambientales locales, diferencias en el estado fenológico o incluso sesgos de muestreo. Por su parte, el Clado C estuvo compuesto por cinco individuos del municipio de Santa Bárbara y presentó una distancia de similitud cercana a 0.54 respecto a los Clados A y B. Esta agrupación podría estar indicando una diferenciación eco-morfológica incipiente, posiblemente relacionada con condiciones ambientales específicas de esa localidad. La consistencia de estos individuos dentro de un mismo clado sugiere la existencia potencial de un ecotipo local adaptado. Las demás muestras de *V. meridionale* se distribuyeron entre los Clados A y B, donde el valor más alto de similitud fue de 0.10 entre las accesiones G18 y G2 (Clado A), y G19 y G20 (Clado B). Aunque estos patrones son sugestivos, esta hipótesis podría explorarse más a fondo mediante estudios genéticos específicos y un muestreo ampliado en la región. Estos resultados respaldan la existencia de una variabilidad intraespecífica moderada en *V. meridionale* entre las muestras del departamento de Santander, aunque influida en gran parte

por atributos vegetativos que podrían estar condicionados por factores como edad de la planta (la cual por ser silvestre se desconoce), condiciones lumínicas o estrés ambiental ocasionado por la presencia de factores bióticos o abióticos (Funk et al., 2021). Una limitación clave fue el número desigual de muestras reproductivas entre municipios (por ejemplo, Piedecuesta y Charta cuentan con una o dos muestras), lo cual dificulta comparaciones robustas sobre la variabilidad morfológica. Se sugiere implementar muestreos fenológicos multitemporales y aumentar el tamaño de muestra en futuras investigaciones para obtener una visión más completa del comportamiento eco-morfológico de la especie (Dudley et al., 2015).

3.4. Conclusiones capítulo 1

El presente capítulo permitió documentar, por primera vez de forma detallada, la presencia de *V. meridionale* en el departamento de Santander, Colombia, ampliando significativamente el conocimiento previo sobre su distribución en la región. Las salidas de campo permitieron registrar la especie en varios municipios no reportados anteriormente, y confirmaron su presencia en una variedad de hábitats altoandinos con distintas condiciones de luminosidad, altitud y cobertura vegetal.

El análisis morfológico reveló una moderada variabilidad intraespecífica, especialmente en los caracteres vegetativos, mientras que los caracteres reproductivos mostraron mayor homogeneidad, posiblemente influenciados por la estacionalidad y las condiciones microambientales. Los resultados del análisis de conglomerados sugieren la existencia de grupos morfológicos diferenciables, aunque el número desigual de muestras por localidad limita la inferencia sobre patrones poblacionales amplios.

La baja densidad poblacional y el patrón de distribución fragmentada de *V. meridionale* observados en el estudio podrían representar una amenaza para su dinámica reproductiva y

viabilidad a largo plazo, lo cual enfatiza la necesidad de implementar estrategias de conservación in situ basadas en criterios ecológicos y genéticos.

Estos resultados proporcionan una base valiosa para estudios posteriores sobre genética poblacional, ecología de la reproducción y conservación de la especie. Además, resaltan la importancia de caracterizar las poblaciones locales de especies silvestres con potencial alimenticio y medicinal, especialmente aquellas poco reconocidas por las comunidades rurales y en riesgo de ser confundidas con especies tóxicas.

4. CAPITULO 2: SNP Analysis Reveals Novel Insights into the Genetic Diversity of Colombian *Vaccinium meridionale* (Scientific paper)

4.1. Article Abstract:

Agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz) is a shrub native to the Neotropical region of South America, including Colombia, Ecuador, Venezuela, and Peru. Known for its edible fruits valued for their nutritional, nutraceutical, and medicinal properties, the species remains underexplored despite its potential. This research aimed to investigate the genetic diversity and population structure of agraz in Colombia, focusing on native individuals from Santander and commercial individuals from Boyacá and Cundinamarca, providing insights that can support conservation and genetic improvement efforts. Methods: In this study, genotyping by sequencing (GBS) was used to analyze genetic variation and population structure in *V. meridionale*. The sequencing data were aligned to the *V. corymbosum* cv. Draper v1.0 reference genome. The obtained single-nucleotide polymorphisms (SNPs) were employed to evaluate genetic diversity, population differentiation, and inbreeding coefficients, with measures such as expected heterozygosity and F-statistics providing insights into population structure and genetic composition across regions. Results: A total of 12,910 SNPs were obtained, and the results revealed moderate genetic diversity within the agraz populations, characterized by an expected heterozygosity (H_e) of 0.3586. A negative F_{is} value indicated an excess of heterozygosity and low genetic differentiation among the sampled regions. Population structure analysis identified three distinct subpopulations, with Subpopulation 3 exhibiting the most unique genetic composition. Conclusions: This study provides the first genetic diversity analysis of *V. meridionale* in Colombia using the GBS approach. The findings contribute to the understanding of the species' genetic variability and offer valuable information

for conservation strategies, genetic improvement and breeding programs to enhance its agricultural potential and ensure the sustainable utilization of agraz resources.

4.2. Article Introduction

Agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz) is an evergreen and wild tetraploid ($2n = 4x = 48$) species belonging to the Ericaceae family. The fruit produced by the *V. meridionale* plant is commonly known in various regions as mortiño, vichachá, Colombian blueberry or Andean blueberry (Chamorro y Nates-Parra, 2015; de Valencia y de Lozano, 1995; Redpath et al., 2022). Agraz typically grows as a shrub, but tree-like habits have also been identified (Magnitskiy, 2023). Research in the last decade has highlighted the nutritional and nutraceutical properties of *V. meridionale* fruit, which has given it the nature of a promising plant and a potential role promoting health by preventing diseases such as cancer and Alzheimer's disease, as well as benefits regulating blood glucose and slowing down aging (Abreu et al., 2014; Galvis-Pérez et al., 2020; Quevedo-Rubiano et al., 2021; Vargas-Ramella et al., 2021). In the Andean high forest, *V. meridionale* plays an ecological role maintaining pollinator populations, providing food for wild fauna, and preventing soil erosion (Magnitskiy y Ligarreto, 2011; Rache Cardenal y Pacheco Maldonado, 2010). Additionally, it is of interest to plant breeders due to the high number of flowers on each branch and its primarily monopodial morphology, which is useful for mechanical harvesting (Ehlenfeldt et al., 2022). It is native to the neotropical mountainous regions between 2,000 and 3,000 meters above sea level (m a.s.l.) in countries such as Colombia, Ecuador, Venezuela, and Peru (Celis et al., 2017). In Colombia, *V. meridionale* is mainly distributed in the departments of Antioquia, Boyacá, and Cundinamarca, with records of both native and cultivated populations (Magnitskiy, 2023; SiB Colombia, 2025). However, in the department of Santander, despite the favorable conditions of the high Andean Forest, information about the composition and

distribution of natural populations of this species is limited, representing a challenge to understand its genetic diversity and potential sustainable use. *V. meridionale*, as part of the high Andean Forest ecosystems, faces significant threats due to anthropogenic intervention, including the expansion of the agricultural frontier, as well as the establishment of human settlements in rural areas (Aguilar Garavito et al., 2014; S. Magnitskiy, 2023). Other factors such as mining and climate change can also threaten the stability of these ecosystems (Madriñán et al., 2013b). Traditionally, *V. meridionale* has been exploited locally through the direct harvest of fruits in wild populations. Some farmers have even transplanted plants from other regions or departments to establish crops. This practice could also be adversely affecting the genetic basis of the species, leading to a possible loss or decrease in genetic diversity (Escobar-Trujillo et al., 2009; Hernández et al., 2009). Likewise, no studies have been conducted in the department of Santander to determine the distribution of *V. meridionale*, nor to evaluate the genetic diversity and the state of genetic differentiation of the native populations (Ehlenfeldt et al., 2023; Ehlenfeldt y Luteyn, 2021). Additionally, knowledge of genetic diversity is essential to understand and address the challenges of conservation and domestication of a wild species like *V. meridionale*. Similarly, identifying certain genome regions associated with traits of interest can be useful for carrying out breeding programs through crosses or obtaining fertile hybrids, as has been done with *V. meridionale* and *V. corymbosum* (Ehlenfeldt y Luteyn, 2021), *V. vitis-idaea* (Ehlenfeldt et al., 2022), and *V. macrocarpon* (Ehlenfeldt et al., 2023). These programs aim to improve pollen production and quality, plant vigor, and fertility.

In crops of the genus *Vaccinium*, such as *V. macrocarpon*, genotyping approaches such as Genotyping by Sequencing (GBS) have been employed (Campa y Ferreira, 2018; Covarrubias-Pazaran et al., 2016). GBS is a genomic analysis technology that enables the identification of

genetic variations across the entire genome by generating a matrix of thousands of Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) (Elshire et al., 2011). GBS facilitates genetic fingerprinting analysis and the exploration of species diversity and population structure at low cost (Mammadov et al., 2012; Nyirahabimana et al., 2022; Rasheed et al., 2017). In this study, GBS was conducted to evaluate the genetic diversity and population structure of *V. meridionale* in Colombia for the first time. The analysis included a population of 72 native individuals from Santander, and 51 commercial individuals of native populations from Boyacá and Cundinamarca, for a total population of 123 genotypes. We expected the genetic diversity and population structure of *V. meridionale* in Colombia to differ between native and commercial populations, with native populations from Santander exhibiting higher genetic diversity compared to commercial populations from Boyacá and Cundinamarca. These differences would provide valuable insights into the species' genetics and population dynamics.

4.3. Article Materials and Methods

4.3.1. *V. meridionale* plant material collection

The collection of *V. meridionale* materials were carried out in accordance with Amendment 31 to the framework contract for Access to Genetic Resources and their derivatives No. 121 dated January 22, 2016, signed between the Colombian Ministry of Environment and Sustainable Development and the Universidad Nacional de Colombia, as well as the contract for Access to Genetic Resources and their derivatives No. 338 – File RGE403 dated June 15, 2022, signed between the Colombian Ministry of Environment and Sustainable Development and the Universidad Industrial de Santander.

Exploratory field trips were conducted to collect plant material from native populations of *V. meridionale* in 12 municipalities located in the department of Santander, Colombia which were, California, Charta, Encino, Gambita, Guaca, Macaravita, Onzaga, Piedecuesta, Santa Bárbara, Surata, Tona, and Vetás (Figure 9 and Appendix C). Plant identification was confirmed using the varietal descriptors of Medina et al. (2009). In each municipality, depending on availability, up to 10 individuals were selected and collected, and biogeographical data were recorded for each site. Young leaves free of mechanical damage, pathogens, or insect injury were collected and immediately placed in liquid nitrogen. Samples were then stored at -80°C. In total, 123 DNA samples from 123 individuals of *V. meridionale* were obtained at altitudinal ranges varying from 2,269 to 3,031 m a.s.l. in diverse environments, including sites exposed to direct sunlight, vegetation with multiple plant species providing partial shade, and oak forests (*Quercus* sp.) with leaf litter on the ground almost entirely under shade. For the purposes of this study, plants classified as “native” were those sampled directly from wild populations in natural forest environments, without any record of human-mediated propagation or relocation. In contrast, individuals classified as “commercial” refer to native plants that local farmers have extracted from their natural habitats and cultivated in managed plots. These plants have not undergone formal domestication or breeding programs but are maintained outside of their original ecological context. Samples of these commercial individuals were collected from the municipalities of Coper (Boyacá), Gama and San Cayetano (Cundinamarca).

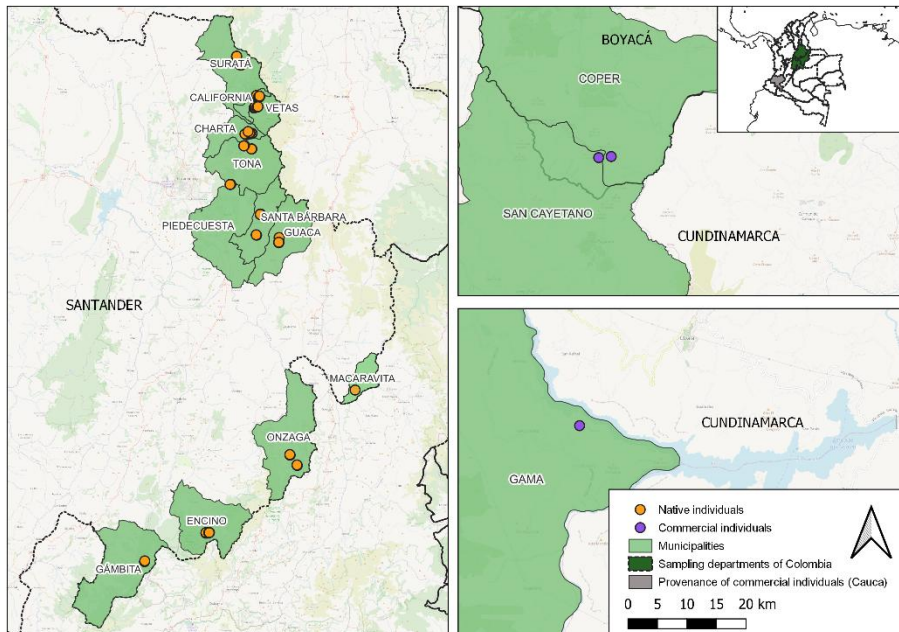


Figure 9. Geographic location of natural and commercial *Vaccinium meridionale* individuals analyzed. Geographic locations where the 123 *V. meridionale* materials included in the study population were collected.

4.3.2. *V. meridionale* DNA extraction

DNA extraction was performed following a combination of the protocols by Azmat et al. (2012) and Inglis et al. (2018) with some modifications. Two grams of finely macerated leaf tissue with liquid nitrogen were taken. The pre-wash protocol with sorbitol was followed according to Inglis et al. (2018), with centrifugation set at 5,000 x g for 5 minutes at 18°C. Subsequently, the plant DNA extraction protocol with CTAB by Azmat et al. (2012) was followed and the final pellet resuspension was performed with 60 μ L of TE buffer. The quality of the DNA was verified using a Nanodrop 2,000 spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) and quantified with NanoDrop and Qubit 4 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). The

integrity of each DNA sample was verified on 1% agarose gels stained with SYBR Safe and visualized under UV light. Finally, the samples were stored at -20°C.

4.3.3. Library preparation and Genotyping by Sequencing (GBS)

Libraries were prepared and GBS data were generated by the Elshire Group in New Zealand, following the method of Elshire et al. (2011). A total of 100 ng of gDNA was used with 3,6 ng of adapters. The gDNA was restricted with *ApeKI* enzyme, and the library was amplified with 18 PCR cycles. All samples were sequenced in two lanes of the Illumina Hi-seq platform (Illumina, Inc., San Diego, CA, USA). The GBS analysis pipeline GBSV2 (Bradbury et al., 2007; Glaubitz et al., 2014), was applied for the SNPs calling. Currently, *V. meridionale* does not have a reference genome, and so the genome of the tetraploid species *V. corymbosum* cv Draper, available at the National Center of Biotechnology under the bioproject PRJNA494180 (Colle et al., 2019), was used for mapping reading. Although *V. corymbosum* and *V. meridionale* belong to different taxonomic sections (Cyanococcus and Pyxothamnus, respectively), phylogenetic studies have shown that species across sections can be closely related (Powell y Kron, 2002; Zhidkin y Matveeva, 2022). Furthermore, fertile intersectional hybrids between these two species have been reported (Ehlenfeldt y Luteyn, 2021), indicating genetic compatibility. The *V. corymbosum* cv. Draper genome has also been widely used as a reference for GBS studies in various *Vaccinium* species due to its quality and genomic resources (Kulkarni et al., 2020; Manzanero et al., 2023). Finally, SNP filtering was performed using the GBS pipeline implemented in the TASSEL 5.2.16 software (Bradbury et al., 2007). A minor allele frequency (MAF) of 1% (0.01) was adjusted, SNPs with more than 30% missing data in the proposed genotypes were removed, and genotypes with 70% missing data were identified and eliminated. Additionally, filters were applied to remove INDELS, multiallelic SNPs, and monomorphic SNPs. The original matrix, comprising 123

samples, exhibited an overall missing data rate of 27.10%. Regarding sequencing quality control thresholds, minimum base quality scores of Q20 and a minimum read depth of 10 reads were applied during SNP calling.

4.3.4. SNP characterization

SNP markers were analyzed to determine their transition/transversion rate. The SNPs were classified based on their genomic location, including exons, introns, intergenic regions, the 3' UTR, and the 5' UTR. This classification was performed using the GenomicRanges (Lawrence et al., 2013), rtracklayer (Lawrence et al., 2009), and VariantAnnotation (Obenchain et al., 2014) packages in R (version 4.4.1). The SNP density plot was generated using the CMPlot R package (version 4.4.1) (Yin et al., 2020).

4.3.5. Population structure analysis and genetic diversity parameters

The population structure of the 123 genotypes of *V. meridionale* was evaluated using a genetic structure analysis of admixture using sNMF v.1.2 with the Landscape and Ecological Association (LEA) R package (Frichot y François, 2015). Different numbers of subpopulations (K) were analyzed, from 2 to 8 (with 100 replicates and 10,000 alpha each), and the K value was selected using the computational criterion of cross-entropy 2-8 established by the package. The assignment of each genotype to a subpopulation was made with a membership probability of at least 75%. The genetic diversity of *V. meridionale* was analyzed using the Hierfstat Package v 0.5.11 (Goudet et al., 2015). The assignment of each genotype to a subpopulation was made with a membership probability of at least 75%. The gene diversity (D_{ST} , Diversity among Subpopulations) and Corrected Gene Diversity (D_{STP} , Diversity of Subpopulations Total Proportion) were calculated among individuals, overall gene diversity (H_T) and corrected gene diversity (H_{TP}) among populations, the fixation index (F_{ST}) and its corrected version (F_{STP}), and

the inbreeding coefficient (F_{IS}). Overall observed heterozygosity (H_o) and genetic diversity (H_s) within populations were estimated based on mean allele frequency. Furthermore, a dendrogram was constructed using the Neighbor-joining (NJ) algorithm in the ggtree v3.6.2 package (Yu et al., 2017) based on Nei's genetic distances. Finally, a kinship analysis was performed based on the Van Raden distances between the genotypes (VanRaden, 2008). This analysis utilized the GAPIT function from the R package GAPIT3 v 3.5.0 (Amadeu et al., 2023). The resulting kinship matrix was then visualized through a heatmap generated using the pheatmap package v 1.0.12 (Kolde, 2018).

4.4. Article Results

4.4.1. SNP Genotyping and Characterization

A total of 12,910 SNPs with genome positions from the reference genome of *V. corymbosum* cv. Draper v1.0 were identified from 123 genotypes of *V. meridionale*. Of these, 4018 SNPs were mapped onto the 12 chromosomes with an average density of 1 SNP every 0.01 kb, distributed across all chromosomes. The chromosome with the highest SNP density was Chromosome 12, with 509 SNPs per 62,929 bp, whereas Chromosome 4 had the lowest SNP density, with 11 SNPs per 221,683 bp (Figure 10); the remaining 8892 SNPs were distributed across 302 scaffolds of the reference genome. From the total SNP dataset, 63.1% (8149) were transitions, while 37.2% (4761) were transversions, resulting in a transition-to-transversion ratio of 1.7. Regarding genomic location, 45.3% (5855) of the SNPs were found in exons, 26.9% (3472) in introns, 22.6% (2913) in intergenic regions, 3.6% (463) in the 3' UTR, and 1.6% (207) in the 5' UTR (Appendix D).

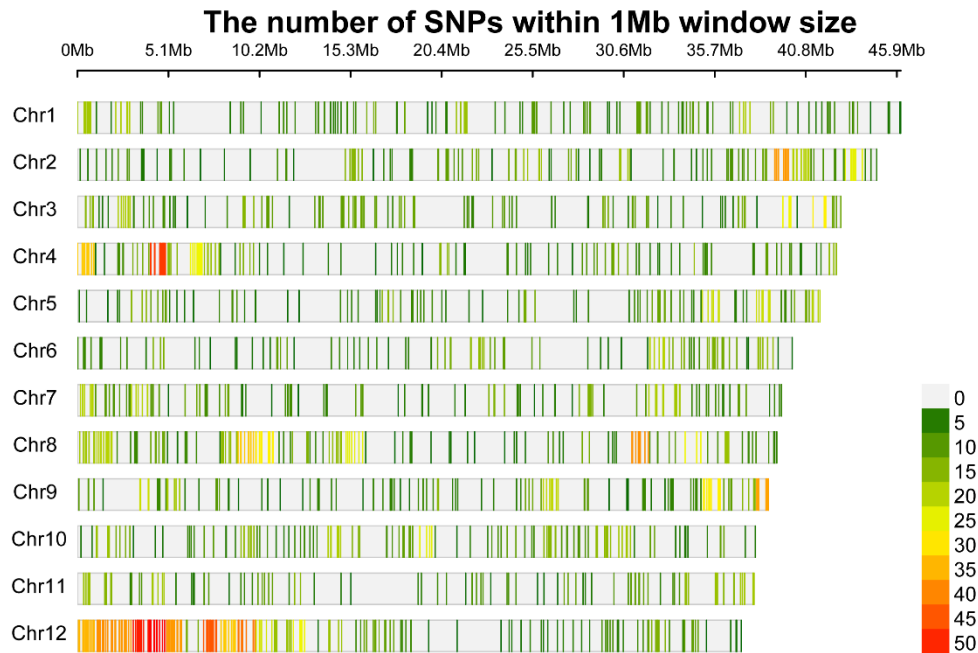


Figure 10. GBS-SNP density plot. Number of SNPs within *Vaccinium meridionale* physical map of 1,000 kb window size on 12 chromosomes. The color gradient represents the number of SNPs within each window, with darker colors indicating higher SNP density. A color scale indicating the corresponding SNP counts is shown in the bottom right corner.

4.4.2. Population structure analysis

The K values tested from 2 to 8 using cross-entropy analysis in the LEA R package v 3.14.0 indicated that K = 3 was the optimal value to explain the population structure (Figure 11). Most genotypes were clustered into Subpopulation 1 (Subpop1), represented by green color, which included 72 genotypes. Subpopulation 2 (Subpop2) included 39 genotypes and was indicated by red color, while Subpopulation 3 (Subpop3) contained the remaining 12 genotypes. In Subpop1, nearly all individuals from the department of Santander were grouped together with a few genotypes from the municipality of Gama (Cundinamarca) and Coper (Boyacá). In contrast, Subpop2 predominantly consisted of commercial individuals from Boyacá and Cundinamarca,

whereas Subpop3 contained a mix of samples from all three departments: Santander, Boyacá, and Cundinamarca.

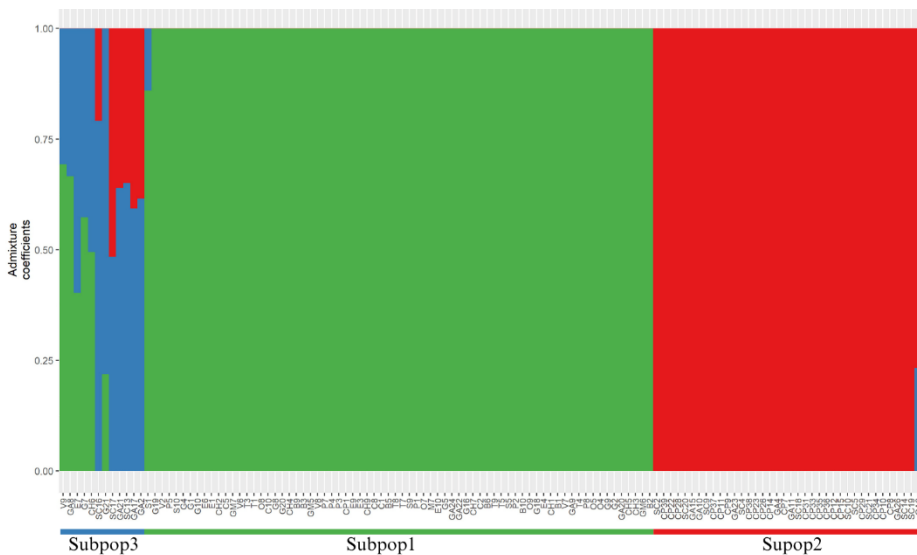


Figure 11. Genetic population structure. Genetic structure and differentiation of 123 *V. meridionale* accessions estimated by LEA admixture coefficient analysis with three subpopulations (K).

4.4.3. Genetic diversity analysis

The previously established set of subpopulations were used to determine the different groups of genotypes. The phylogenetic relationship among genotypes was explored by constructing a Neighbor-Joining dendrogram with SNP data. Distinct genetic groups were identified, predominantly reflecting the subpopulations determined by the population structure analysis using the LEA package v 3.14.0 (Figure 12). Moreover, the inner ring of the graph highlights a pronounced differentiation between the wild and wild commercial groups, indicating that the sample origin is an important factor influencing genetic structure.

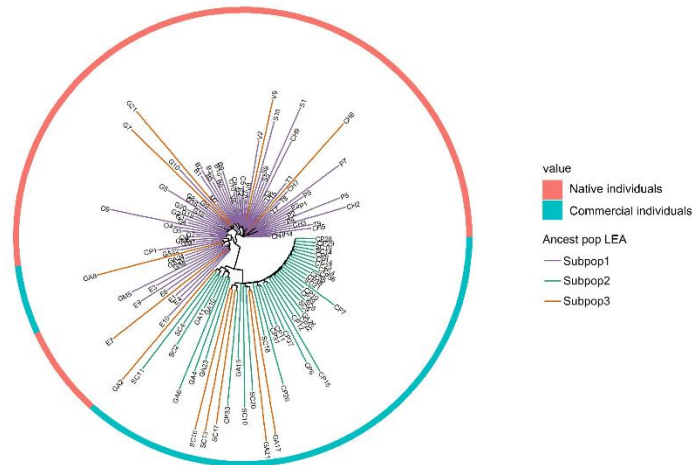


Figure 12. Neighbor-Joining dendrogram illustrating the genetic relationships among 123 *Vaccinium meridionale* genotypes. Within the circle, the NJ dendrogram displays Nei's distances of the population. The colors purple, green and orange indicate the correspondence of each *V. meridionale* genotype to the subpopulations identified by Subpop1, 2, and 3, respectively.

Genetic diversity parameters were evaluated in the entire population as well as in the three subpopulations identified by the genetic structure analysis. The overall observed heterozygosity (H_o) for the entire population was 0.4653, notably higher than the expected heterozygosity (H_e) of 0.3586, resulting in an inbreeding coefficient (F_{IS}) of -0.2975 (Table 3). This negative F_{IS} value indicates an excess of heterozygotes in the population, suggesting low levels of inbreeding and possibly outcrossing. The total gene diversity (H_T) was 0.3682, with a genetic differentiation (F_{ST}) of 0.0259, indicating that only 2.59% of the genetic variation is due to differences among populations. The corrected gene diversity (H_{TP}) was 0.3729, and the corrected genetic differentiation (F_{STP}) was 0.0383, suggesting that the genetic variation remains low among subpopulations even when accounting for potential biases. The overall gene flow (D_{EST}) of 0.0223 indicates a moderate level of gene exchange among subpopulations, further supporting the idea of genetic similarity among them.

Tabla 4. Genetic diversity parameters for *Vaccinium meridionale* genotypes collected in Colombia.

Subpopulation	Number of Individuals	H_o	H_e	F_{IS}	H_T
Complete	123	0.4653	0.3586	-0.2975	0.3682
Subpop1	72	0.5678	0.3654	-0.554	0.3654
Subpop2	39	0.5592	0.3586	-0.559	0.3586
Subpop3	12	0.2689	0.3602	0.253	0.3603

Subpop1 had the highest observed heterozygosity ($H_o = 0.5678$) compared to its expected heterozygosity ($H_e = 0.3654$), yielding a corresponding F_{IS} of -0.554 . Subpop2 showed slightly lower observed heterozygosity ($H_o = 0.5592$) and expected heterozygosity ($H_e = 0.3586$), resulting in a F_{IS} of -0.559 . These negative F_{IS} values indicate an excess of heterozygotes and reduced inbreeding within these subpopulations. Conversely, Subpop3 displayed an observed heterozygosity of 0.2689 and an expected heterozygosity of 0.3602, yielding a positive F_{IS} of 0.253. This suggests a moderate level of inbreeding within Subpop3, with fewer heterozygotes than expected. On the other hand, Nei and F-Statistics for subpopulations of *V. meridionale* genotypes (Table 4) indicate moderate genetic differentiation between the subpopulations, with F_{ST} values ranging from 0.050 to 0.060, suggesting that around 5–6% of the genetic variation is due to differences among these subpopulations. The genetic distance (Nei's) values range from 0.029 to 0.036, indicating a moderate level of genetic diversity among them. Subpop1 and Subpop3 are the most genetically similar, while Subpop1 and Subpop2 show the highest

differentiation. Overall, these results imply that while there is some genetic differentiation among the subpopulations, they still share a considerable amount of genetic similarity, reflecting moderate gene flow and common ancestry within the studied populations.

Tabla 5. Nei and F-Statistics for subpopulations of Vaccinium meridionale genotypes collected in Colombia.

Subpopulation Comparisons	FST	Nei
Subpop1 vs. Subpop2	0.060	0.036
Subpop1 vs. Subpop3	0.050	0.029
Subpop2 vs. Subpop3	0.053	0.030

4.5. Article Discussion

Understanding the genetic diversity within wild plant species is essential for their survival, their adaptation to environmental changes, and the advancement of crop improvement and breeding efforts (Ford-Lloyd et al., 2011; Jinyuan et al., 2020). *V. meridionale*, a wild berry native to the Andean region of South America, has gained attention for its potential as a cultivated crop and its notable health benefits. The plant exhibits significant phenotypic plasticity in natural populations and displays variations in morphological traits (Ligarreto, del Pilar Patiño, et al., 2011). Its fruits are rich in antioxidants, particularly anthocyanins and polyphenols, enhancing its nutritional value (Galvis-Pérez et al., 2020; Quintero-Quiroz et al., 2019; Zapata et al., 2015). Traditionally, *V. meridionale* has been used medicinally for digestive, genitourinary, and metabolic disorders (Abreu et al., 2014; Quintero-Quiroz et al., 2019). Furthermore, recent studies highlight its potential for cultivation and breeding programs due to its unique traits and ability to hybridize with highbush blueberries (Ehlenfeldt et al., 2023; Ehlenfeldt y Luteyn, 2021). In this study, we present the first analysis of genetic diversity and population structure of *V. meridionale*

using SNP molecular markers. We used 72 native individuals or genotypes from the department of Santander, along with 51 commercial individuals or genotypes from Boyacá and Cundinamarca, located in the Central-Eastern region of Colombia. By employing GBS, we identified a total of 12,910 high-quality SNPs, yielding an average density of 1 SNP per 0.01 kb. These results are comparable to those reported for other species within the *Vaccinium* genus, which also exhibit high SNP densities, despite variations in sample size and the total number of SNPs when using the same GBS technique. For instance, Alam et al. (2018) identified 1,586 high-quality SNPs in lingonberry (*V. vitis-idaea*). Campa y Ferreira (2018) reported 5,255 SNPs from an analysis of 70 individuals, including *V. corymbosum*, *V. virgatum*, *V. macrocarpon*, and *V. uliginosum*. In contrast, Kulkarni et al. (2020) identified 92,048 SNPs in 99 individuals among *V. corymbosum*, *V. darrowii*, *V. virgatum*, and *V. tenellum*, while Manzanero et al. (2023) found 60,518 SNPs in an analysis of 195 individuals of *V. corymbosum*, *V. boreale*, *V. darrowii*, *V. myrsinites*, and *V. tenellum*. On the other hand, the high proportion of SNPs identified in coding regions through GBS (45.3%) highlights its potential as a powerful tool for Genome-Wide Association Studies (GWAS). This is particularly relevant for identifying allelic variants associated with commercial traits in *V. meridionale*, as SNPs within coding sequences are more likely to have functional implications. Similarly, in *V. corymbosum*, GWAS has been used to identify polymorphisms associated with agronomic traits. For instance, previous studies have detected genomic regions related to fruit quality (Ferrão et al., 2018) and volatile organic compounds (Ferrão et al., 2020), along with specific SNPs on Chromosome 4 associated with phenological traits such as maturation date (Nagasaka et al., 2022). This demonstrates the relevance of SNPs in coding regions for understanding the genetic basis of key traits in *Vaccinium* species.

It is important to acknowledge that *V. meridionale* is a tetraploid species, which presents inherent challenges for SNP analysis using GBS (Ferrão et al., 2018). In polyploid species, traditional SNP calling pipelines optimized for diploid genomes often fail to capture allele dosage accurately and may confound homologous variation with true polymorphisms (Ferrão et al., 2018). These limitations can result in biased allele frequency estimates and hinder the detection of meaningful genetic associations. Studies on autotetraploid *Vaccinium* species, such as *V. corymbosum* (Ferrão et al., 2018, 2020), which also used the *V. corymbosum* reference genome, have demonstrated that explicitly modeling allelic dosage significantly improves the power and resolution of GWAS analyses. However, such approaches require high sequencing depth, bioinformatic tools capable of modeling polyploid inheritance, and complex statistical models—conditions that are not yet fully optimized or widely accessible for non-model species like *V. meridionale*. Therefore, we adopted a diploidized analysis strategy which, while not modeling dosage explicitly, remains a widely accepted approximation in early genomic studies of polyploid species (Ferrão et al., 2018). This approach is particularly appropriate when the main goal is to explore population structure and diversity patterns in the absence of more specialized polyploid-oriented resources. As sequencing strategies and polyploid-specific tools continue to evolve, future studies will be better positioned to refine SNP interpretation and adopt more realistic models tailored to the genetic architecture of *V. meridionale*.

The complete population has a moderate genetic diversity ($H_s=0.359$) and an excess of heterozygosity ($H_o>H_s$). This pattern may be a result of the introgression of alleles from another population through gene flow explained by the F_{ST} value (Table 4) and the genotypes with mixed blue with red and green colors in Figure 11, or natural selection. Moderate to high levels of diversity are relatively common in *Vaccinium* species. High heterozygosity was observed across

populations of *V. macrocarpon* ($H_s=0.99$) and *V. oxycoccos* ($H_s=0.71$) using 32 simple sequence repeat (SSR) markers (Rodríguez-Bonilla et al., 2020). Similarly, tetraploid species like *V. angustifolium* ($H_s = 0.62$) and *V. corymbosum* ($H_s = 0.76$) exhibit high heterozygosity according to isozyme analysis (Hokanson y Hancock, 1998), and even closely related species in South America, such as *V. floribundum*, demonstrate significant value of genetic diversity ($H_s = 0.73$) using SSR markers (Vega-Polo et al., 2020). This high diversity in *Vaccinium* species could be related to their wide geographic distribution, multiple pollination mechanisms, high levels of hybridization, polyploidy, or gene flow. These characteristics are present in *V. meridionale* (Chamorro y Nates-Parra, 2015; Ehlenfeldt et al., 2022; Magnitskiy, 2023). However, some subpopulations deviate from this general pattern, suggesting local demographic or ecological effects. The positive inbreeding coefficient (FIS) detected in Subpop3 contrasts not only with the other subpopulations, but also with the overall pattern observed in the complete dataset, where a negative FIS indicates an excess of heterozygosity (Table 3). This divergence in Subpop3 can be interpreted considering the reproductive biology of *V. meridionale*, which exhibits a facultative xenogamy system that allows for both cross- and self-pollination depending on environmental conditions (Chamorro y Nates-Parra, 2015). In small, isolated populations or habitats with limited pollinator availability, such as regeneration areas, self-pollination becomes a crucial reproductive assurance strategy, leading to increased homozygosity and consequently higher FIS values (Chamorro y Nates-Parra, 2015).

The population structure analysis revealed three genetic subpopulations of *V. meridionale* within native and commercial genotypes (Figure 11). The high genetic differentiation value detected between Subpop1 and Subpop2 ($F_{ST} = 0.06$) suggests that geographic distances might explain the patterns of genetic structure found in this study. Almost all the genotypes in Subpop1

represent native individuals collected in Santander, with a few individuals from commercial genotypes, while Subpop2 is represented only by commercial individuals. It is important to note that these commercial materials lack an accurate record of their origin, as they are materials that farmers harvest and extract from their natural sites to plant near their homes or on their farms, although most were likely sourced from the Cauca department, specifically the municipality of Caloto in the southwest of Colombia. Geographic distance and natural barriers such as the Magdalena River, the Andean forest, human settlements, and the Central and Eastern Andes may have contributed to the genetic differentiation observed between these subpopulations (Guarnizo et al., 2015; Pennington et al., 2010; Sanín et al., 2017; Trénel et al., 2008). Although Subpop3 was identified as a distinct cluster in the population structure analysis, the NJ dendrogram (Figure 12) and kinship analysis based on VanRaden distances (Appendix E) reveal that individuals from this group display an intermediate genetic composition between Subpop1 and Subpop2. Therefore, Subpop3 represents a genetic admixture rather than a completely distinct biological group, combining genetic backgrounds from both native and commercial sources.

The fact that farmers have introduced individuals from another department and cultivated them in Boyacá and Cundinamarca could lead to an effect of "unconscious selection", whereby humans inadvertently impact the genetic pool of a species in a population (Heiser, 1988). This could be due to selecting plants with beneficial traits for cultivation or domestication, such as easier harvesting or better taste (Heiser, 1988; Zohary, 2004). The mixed color (blue and red) observed in Subpop3 could be a result of the initial mixing process between plants from Cauca and those in the other departments such as Santander. Future studies are encouraged to incorporate ethnobotanical surveys and documentation of farmers' selection practices to corroborate the

potential role of unconscious selection in shaping the genetic diversity and structure of cultivated *V. meridionale* populations.

In this study, we used SNPs to analyze the population structure and genetic diversity of 123 *V. meridionale* genotype samples. In similar studies, the implementation of agromorphological or phenotypic traits is commonly employed to enhance the analysis (Alam et al., 2018; Campa y Ferreira, 2018; Naflath et al., 2022). However, *V. meridionale*, despite its various uses in local cultures as a wild plant, has not undergone a domestication process. Consequently, it does not have a certified seed recognized by the Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) or a germplasm bank. Additionally, the geographical distribution of this plant remains largely unknown, particularly in the department of Santander. Before this study was conducted, the Biodiversity Information System of Colombia (SiB Colombia database) (SiB Colombia, 2025) recorded 96 occurrences of *V. meridionale* in the department of Santander, spanning an altitudinal range of 2,300 to 3,959 m a.s.l, with data from 1,927 to 2,020. The total number of municipalities with records of this species in Santander were: Vetás (2), California (3), Concepción (24), Encino (3), Carcasí (9), Onzaga (46), and Girón (1). Records in the herbariums of the Universidad Industrial de Santander (UIS herbarium) and the Universidad Nacional de Colombia (COL herbarium), as well as the work by Medina et al. (2009), documented records in California, Onzaga, and Vetás. This study confirms the presence of the species in other areas within Santander, such as Suratá, Santa Bárbara, Charta, Tona, Guaca, Piedecuesta, Gambita, and Macaravita, expanding the dispersal range of the species and demonstrating that it is possible to find it in different regions of the high Andean Forest. In these municipalities, the species was mainly found in mountainous regions, rural areas far from urban centers, pasture environments, under oak forests, or in patches of secondary forest, with varying light conditions ranging from full sunlight

to partial shade. According to Luteyn (2002), plants of the Ericaceae family are not highly tolerant of extreme heat or freezing temperatures, which aligns with the altitudinal range and climatic conditions observed for these municipalities according to the Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM, Institute of Hydrology, Meteorology, and Environmental Studies). Despite these records, it was noted that in some municipalities, it was not common to find plants less than 5 m apart from each other, and even in large, forested areas it was not the predominant species. Therefore, it could be inferred that the populations might be dispersed and potentially isolated, suggesting that the species could face challenges in pollination, reproduction, and dispersal. This could be due to habitat fragmentation or specific environmental factors in the region that limit the species' expansion. Furthermore, Luteyn (2002) also mentions that although species of this family can grow under shaded environments, they are less likely to flower or fruit under these conditions. Complementarily, studies by Lobos et al. (2013) and Dyukaryeva y Mallik (2023) on plants within the genus *Vaccinium* indicate that shading not only delays flowering and reduces the number of flowers per plant, but also affects the fruit's nutritional and antioxidant properties.

Our results align with the findings of previous authors, as most of the plants bearing fruit or flowers were found in environments with partial shade or direct sunlight in open or pasture areas. In contrast, most of the plants recorded under shade in oak forests lacked reproductive structures, preventing fruit collection. This species was not found to be a cultivable commercial crop in any of the evaluated municipalities, despite its documented uses (Abreu et al., 2014; G. Ligarreto et al., 2009; S. Magnitskiy, 2023). Some of the consulted guides and community members were unaware of its potential as a commercial resource, often eradicating it due to its

morphological similarity to *Pernettya prostrata* (Ericaceae), a toxic plant known as reventadera, borrachero, or mortíño venenoso (Aguilar et al., 2014; Mezey, 1943).

4.6. Article Conclusions

Our results indicate that the populations and individuals of *V. meridionale* collected in Colombia exhibit moderate genetic diversity, with three genetic subpopulations. This provides a valuable framework for the development of conservation strategies aimed at preserving the genetic diversity of *V. meridionale*. Furthermore, they offer a practical resource for breeding programs by facilitating the strategic selection of genetically diverse parental lines to maximize heterosis and trait improvement. The high proportion of SNPs located within coding regions further enhances the utility of this dataset for future GWAS, which may identify allelic variants associated with commercially important traits such as fruit quality, antioxidant content, and environmental adaptability.

By providing foundational genomic resources and detailed insights into the population structure of *V. meridionale*, this plant has potential as a crop and is an opportunity to enhance biodiversity, support local economies, and encourage sustainable agricultural practices in the Andean region by fostering awareness and promoting the cultivation of this valuable berry. The future of *V. meridionale* relies on recognizing its value and implementing strategies that ensure its preservation and sustainable utilization for generations to come.

Referencias

- Abebe, K. (2019). Genotype by Sequencing Method and Its Application for Crop Improvement (A Review). *Advances in Bioscience and Bioengineering*, 7(1), 1. <https://doi.org/10.11648/j.abb.20190701.11>
- Abreu, O. A., Barreto, G., & Prieto, S. (2014). *Vaccinium* (Ericaceae): Ethnobotany and pharmacological potentials. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 26(7), 577. <https://doi.org/DOI:10.9755/ejfa.v25i10.16404>
- Aguilar, C. M., Patino, O., González, E. A., Nieto, M. E., Torres, G., & Puyana, M. (2014). Preliminary chemical study and evaluation of antioxidant, antifeedant and toxic activity of the species *Pernettya prostrata* (Ericaceae). *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, 19, 138–150.
- Aguilar Garavito, M., Ramírez, W., & Cabrera, M. (Eds.). (2014). *Restauración Ecológica de los Páramos de Colombia: Transformación y herramientas para su transformación* (1st ed., Vol. 1). Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Alam, Z., Roncal, J., & Peña-Castillo, L. (2018). Genetic variation associated with healthy traits and environmental conditions in *Vaccinium vitis-idaea*. *BMC Genomics*, 19(1), 4. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4396-9>
- Amadeu, R. R., Garcia, A. A. F., Munoz, P., & Ferrao, L. F. V. (2023). AGHmatrix: Genetic relationship matrices in R. *Bioinformatics*, 39(7).
- Arango-Varela, S. S., Luzardo-Ocampo, I., Maldonado-Celis, M. E., & Campos-Vega, R. (2020). Andean berry (*Vaccinium meridionale* Swartz) juice in combination with Aspirin

- modulated anti-inflammatory markers on LPS-stimulated RAW 264.7 macrophages. *Food Research International*, 137, 109541. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109541>
- Azmat, M. A., Khan, I. A., Cheema, H. M. N., Rajwana, I. A., Khan, A. S., & Khan, A. A. (2012). Extraction of DNA suitable for PCR applications from mature leaves of *Mangifera indica* L. *Journal of Zhejiang University. Science. B*, 13(4), 239–243. <https://doi.org/10.1631/jzus.B1100194>
- Bhatt, D. S., & Debnath, S. C. (2021). Genetic Diversity of Blueberry Genotypes Estimated by Antioxidant Properties and Molecular Markers. *Antioxidants (Basel, Switzerland)*, 10(3), 458. <https://doi.org/10.3390/antiox10030458>
- Bian, Y. (2012). Genetic Diversity and Population Structure of Cultivated Blueberries (*Vaccinium* section *Cyanococcus* spp.). *Horticultural Science*.
- Bradbury, P. J., Zhang, Z., Kroon, D. E., Casstevens, T. M., Ramdoss, Y., & Buckler, E. S. (2007). TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 23(19), 2633–2635. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm308>
- Buitrago-Guacaneme, C. M., Rincón-Soledad, M. C., Balaguera-López, H. E., & Ligarreto-Moreno, G. A. (2015). Tipificación de Diferentes Estados de Madurez del Fruto de Agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 68(1), 7521–7531. <https://doi.org/10.15446/rfnam.v68n1.47840>
- Cabrera, M., & Ramírez, W. (2014). *Restauración ecológica de los páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Campa, A., & Ferreira, J. J. (2018). Genetic diversity assessed by genotyping by sequencing (GBS) and for phenological traits in blueberry cultivars. *PLoS One*, 13(10), e0206361.

- Celis, M. E. M., Franco Tobón, Y. N., Agudelo, C., Arango, S. S., & Rojano, B. (2017). Andean Berry (*Vaccinium meridionale* Swartz). In *Fruit and Vegetable Phytochemicals* (pp. 869–882). <https://doi.org/10.1002/9781119158042.ch40>
- Chamorro, F. J., & Nates-Parra, G. (2015). Biología floral y reproductiva de *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) en los Andes orientales de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(4), 1197–1212.
- 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://doi.org/DOI:10.1016/j.bse.2015.11.008>
- Colle, M., Leisner, C. P., Wai, C. M., Ou, S., Bird, K. A., Wang, J., Wisecaver, J. H., Yocca, A. E., Alger, E. I., Tang, H., Xiong, Z., Callow, P., Ben-Zvi, G., Brodt, A., Baruch, K., Swale, T., Shiue, L., Song, G., Childs, K. L., ... Edger, P. P. (2019). Haplotype-phased genome and evolution of phytonutrient pathways of tetraploid blueberry. *GigaScience*, 8(3), giz012. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giz012>
- Covarrubias-Pazarán, G., Díaz-García, L., Schlautman, B., Deutsch, J., Salazar, W., Hernández-Ochoa, M., Grygleski, E., Steffan, S., Iorizzo, M., Polashock, J., Vorsa, N., & Zalapa, J. (2016). Exploiting genotyping by sequencing to characterize the genomic structure of the American cranberry through high-density linkage mapping. *BMC Genomics*, 17(1). <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2802-3>
- de Valencia, M. L. C., & de Lozano, N. B. (1995). Anatomía del fruto del “Agraz” *Vaccinium meridionale* Swartz. *Acta Biológica Colombiana*, 2(9), 159–172.

- Diaz-Garcia, L., Covarrubias-Pazaran, G., Johnson-Cicalese, J., Vorsa, N., & Zalapa, J. (2020). Genotyping-by-Sequencing Identifies Historical Breeding Stages of the Recently Domesticated American Cranberry. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 607770. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.607770>
- Dudley, K. L., Dennison, P. E., Roth, K. L., Roberts, D. A., & Coates, A. R. (2015). A multi-temporal spectral library approach for mapping vegetation species across spatial and temporal phenological gradients. *Remote Sensing of Environment*, *167*, 121–134. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.05.004>
- Dyukaryeva, V., & Mallik, A. U. (2023). Shade Effect on Phenology, Fruit Yield, and Phenolic Content of Two Wild Blueberry Species in Northwestern Ontario, Canada. *Plants*, *12*(24), 4099. <https://doi.org/10.3390/plants12244099>
- Ehlenfeldt, M. K., & Luteyn, J. L. (2021). Fertile Intersectional F1 Hybrids of 4x *Vaccinium meridionale* (Section Pyxothamnus) and Highbush Blueberry, *V. corymbosum* (Section Cyanococcus). *HortScience*, *56*(3), 318–323. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI15523-20>
- Ehlenfeldt, M. K., Polashock, J. J., Rowland, L. J., Ogden, E., & Luteyn, J. L. (2022). Fertile Intersectional Hybrids of 4x Andean Blueberry (*Vaccinium meridionale*) and 2x Lingonberry (*V. vitis-idaea*). *HortScience*, *57*(4), 525–531. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI16285-21>
- Ehlenfeldt, M. K., Polashock, J. J., Vorsa, N., Zalapa, J., De La Torre, F., & Luteyn, J. L. (2023). Fertile Intersectional F1 Hybrids of 4x Andean Blueberry (*Vaccinium meridionale*) and 4x American Cranberry (*Vaccinium macrocarpon*). *HortScience*, *58*(2), 234–239. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI16824-22>

- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, *6*(5), e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Escobar-Trujillo, L., Alzate Agudelo, G., Echeverry Gómez, A., Toro Murillo, J., & Villegas Londoño, C. (2009). *Conozcamos y usemos el mortiño*. Corantioquia: Medellín.
- Ferrão, L. F. V., Benevenuto, J., Oliveira, I. D. B., Cellon, C., Olmstead, J., Kirst, M., Resende, M. F. R., & Munoz, P. (2018). Insights Into the Genetic Basis of Blueberry Fruit-Related Traits Using Diploid and Polyploid Models in a GWAS Context. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*, 107. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00107>
- Ferrão, L. F. V., Johnson, T. S., Benevenuto, J., Edger, P. P., Colquhoun, T. A., & Munoz, P. R. (2020). Genome-wide association of volatiles reveals candidate loci for blueberry flavor. *New Phytologist*, *226*(6), 1725–1737. <https://doi.org/10.1111/nph.16459>
- Ford-Lloyd, B. V., Schmidt, M., Armstrong, S. J., Barazani, O., Engels, J., Hadas, R., Hammer, K., Kell, S. P., Kang, D., Khoshbakht, K., Li, Y., Long, C., Lu, B.-R., Ma, K., Nguyen, V. T., Qiu, L., Ge, S., Wei, W., Zhang, Z., & Maxted, N. (2011). Crop Wild Relatives—Undervalued, Underutilized and under Threat? *BioScience*, *61*(7), 559–565. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.7.10>
- Frichot, E., & François, O. (2015). LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(8), 925–929.
- Funk, J. L., Larson, J. E., & Vose, G. (2021). Leaf traits and performance vary with plant age and water availability in *Artemisia californica*. *Annals of Botany*, *127*(4), 495–503. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa106>

- Galvis-Pérez, Y., Marín-Echeverri, C., Franco Escobar, C. P., Aristizábal, J. C., Fernández, M.-L., & Barona-Acevedo, J. (2020). Comparative Evaluation of the Effects of Consumption of Colombian Agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz) on Insulin Resistance, Antioxidant Capacity, and Markers of Oxidation and Inflammation, Between Men and Women with Metabolic Syndrome. *BioResearch Open Access*, 9(1), 247–254.
- Georgi, L., Johnson-Cicalese, J., Honig, J., Das, S. P., Rajah, V. D., Bhattacharya, D., Bassil, N., Rowland, L. J., Polashock, J., & Vorsa, N. (2013). The first genetic map of the American cranberry: Exploration of synteny conservation and quantitative trait loci. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(3), 673–692. Scopus. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-2010-8>
- Glaubitz, J. C., Casstevens, T. M., Lu, F., Harriman, J., Elshire, R. J., Sun, Q., & Buckler, E. S. (2014). TASSEL-GBS: a high capacity genotyping by sequencing analysis pipeline. *PloS One*, 9(2), e90346.
- Goudet, J., Jombart, T., & Goudet, M. J. (2015). Package ‘hierfstat.’ *Estimation and Tests of Hierarchical F-Statistics*. Available Online: <https://cloud.r-project.org/> (Accessed on 13 October 2022).
- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 27(4), 857–871. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2528823>
- Guarnizo, C. E., Paz, A., Muñoz-Ortiz, A., Flechas, S. V., Méndez-Narváez, J., & Crawford, A. J. (2015). DNA Barcoding Survey of Anurans across the Eastern Cordillera of Colombia and the Impact of the Andes on Cryptic Diversity. *PLOS ONE*, 10(5), e0127312. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127312>

- Hallahan, B. F. (2024). One Hundred Years of Progress and Pitfalls: Maximising Heterosis through Increasing Multi-Locus Nuclear Heterozygosity. *Biology*, *13*(10), 817. <https://doi.org/10.3390/biology13100817>
- Hamon, P., Grover, C. E., Davis, A. P., Rakotomalala, J.-J., Raharimalala, N. E., Albert, V. A., Sreenath, H. L., Stoffelen, P., Mitchell, S. E., Couturon, E., Hamon, S., de Kochko, A., Crouzillat, D., Rigoreau, M., Sumirat, U., Akaffou, S., & Guyot, R. (2017). Genotyping-by-sequencing provides the first well-resolved phylogeny for coffee (*Coffea*) and insights into the evolution of caffeine content in its species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *109*, 351–361. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.02.009>
- Heiser, C. B. (1988). Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica*, *37*(1), 77–81. <https://doi.org/10.1007/BF00037227>
- Hernández, M. I., Lobo, M., Medina, C. I., Cartagena, J. R., & Delgado, O. A. (2009). Comportamiento de la germinación y categorización de la latencia en semillas de mortiño (*Vaccinium meridionale* Swartz). *Agronomía Colombiana*, *27*(1), 15–23.
- Hokanson, K., & Hancock, J. (1998). Levels of allozymic diversity in diploid and tetraploid *Vaccinium* sect. *Cyanococcus* (blueberries). *Canadian Journal of Plant Science*, *78*(2), 327–332. <https://doi.org/10.4141/P97-081>
- Inglis, P. W., Pappas, M. D. C. R., Resende, L. V., & Grattapaglia, D. (2018). Fast and inexpensive protocols for consistent extraction of high quality DNA and RNA from challenging plant and fungal samples for high-throughput SNP genotyping and sequencing applications. *PLOS ONE*, *13*(10), e0206085. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206085>
- Jinyuan, S., Yu, Y., Chong, L., Dan, L., Du Fang, K., & ¹ College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083² Forestry Bureau of Benxi, Benxi, Liaoning 117001. (2020).

- Informing conservation strategies with genetic diversity in Wild Plant with Extremely Small Populations: A review on gymnosperms. *Biodiversity Science*, 28(3), 376–384. <https://doi.org/10.17520/biods.2019116>
- Kolde, R. (2018). *pheatmap: Pretty Heatmaps*. <https://github.com/raivokolde/pheatmap>
- Kulkarni, K. P., Vorsa, N., Natarajan, P., Elavarthi, S., Iorizzo, M., Reddy, U. K., & Melmaiee, K. (2020). Admixture Analysis Using Genotyping-by-Sequencing Reveals Genetic Relatedness and Parental Lineage Distribution in Highbush Blueberry Genotypes and Cross Derivatives. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(1). <https://doi.org/10.3390/ijms22010163>
- Lawrence, M., Gentleman, R., & Carey, V. (2009). rtracklayer: An R package for interfacing with genome browsers. *Bioinformatics*, 25(14), 1841–1842. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp328>
- Lawrence, M., Huber, W., Pagès, H., Aboyoun, P., Carlson, M., Gentleman, R., Morgan, M. T., & Carey, V. J. (2013). Software for Computing and Annotating Genomic Ranges. *PLoS Computational Biology*, 9(8), e1003118. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003118>
- Ligarreto, G. A., Patiño, M. del 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.
- Ligarreto, G., Mosquera, A., Tamayo, A., Rojano, B., Gaviria, C., Medina, C., Ochoa, C., & others. (2009). *Propiedades antioxidantes de los frutos de agraz o mortiño (Vaccinium meridionale Swartz)*. En: *Perspectivas del cultivo de agraz o mortiño en la zona altoandina de Colombia*. Bogotá: Gente Nueva Editorial. <http://hdl.handle.net/20.500.12324/20444>

- Lobos, G. A., Retamales, J. B., Hancock, J. F., Flore, J. A., Romero-Bravo, S., & Del Pozo, A. (2013). Productivity and fruit quality of *Vaccinium corymbosum* cv. Elliott under photo-selective shading nets. *Scientia Horticulturae*, 153, 143–149. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.02.012>
- Luteyn, J. L. (2002). Diversity, Adaptation, and Endemism in Neotropical Ericaceae: Biogeographical Patterns in the Vaccinieae. *Botanical Review*, 68(1), 55–87. JSTOR.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013a). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013b). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Magnitskiy, S. (2023). Native plants from the genus *Vaccinium* in Colombia and their potential uses. A review. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 17(1), e15503. <https://doi.org/10.17584/rcch.2023v17i1.15503>
- Magnitskiy, S. V., & Ligarreto, G. A. (2011). El efecto del nitrato de potasio, del ácido giberélico y del ácido indolacético sobre la germinación de semillas de agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 1(2), 137–141. <https://doi.org/10.17584/rcch.2007v1i2.1155>
- Maldonado, M., Celis, M., Nataly, Y., Tobón, F., Agudelo, C., Arango Varela, S., & Rojano, B. (2017). *Andean Berry (Vaccinium meridionale Swartz)*. Fruit and Vegetable Phytochemicals: Chemistry and Human Health, 2nd Edition, 869-882.

- Mammadov, J., Aggarwal, R., Buyyarapu, R., & Kumpatla, S. (2012). SNP Markers and Their Impact on Plant Breeding. *International Journal of Plant Genomics*, 2012, 728398. <https://doi.org/10.1155/2012/728398>
- Manzanero, B. R., Kulkarni, K. P., Vorsa, N., Reddy, U. K., Natarajan, P., Elavarthi, S., Iorizzo, M., & Melmaiee, K. (2023). Genomic and evolutionary relationships among wild and cultivated blueberry species. *BMC Plant Biology*, 23(1), 126. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04124-y>
- Medina, C. I., Lobo Arias, M., Castaño Colorado, Ñ. A., & Cardona, L. E. (2015). Análisis del desarrollo de plantas de mortiño (*Vaccinium meridionale* Swart.) bajo dos sistemas de propagación: Clonal y sexual. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 16, 65–77.
- Medina, C. I., Lobo Arias, M., Patiño, M. del P., Ligarreto, G. A., Delgado, O. A., Lopera, S. A., & Toro, J. L. (2009). *Variabilidad morfológica en agraz o mortiño (Vaccinium meridionale Swartz) en la zona altoandina de Colombia*; Universidad Nacional de Colombia: Bogotá, Colombia.
- Medina, C. I., Martínez Bustamante, E., & López Orozco, C. A. (2019). Phenological scale for the mortiño or agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz) in the high Colombian Andean area. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 72(3), 8897–8908. <https://doi.org/10.15446/rfnam.v72n3.74460>
- Medina Cano, C. I., Ligarreto Moreno, G. A., & Vargas Arcila, M. O. (2023). Proposal of descriptors to study the variability of *Vaccinium meridionale* Swartz. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 76(3), 10445–10455. <https://doi.org/10.15446/rfnam.v76n3.102634>

- Meirmans, P. G., Liu, S., & Van Tienderen, P. H. (2018). The Analysis of Polyploid Genetic Data. *Journal of Heredity*, *109*(3), 283–296. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy006>
- Mezey, K. (1943). *Pernettya prostrata*: Var. *pentlandii*. *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia*, *12*(83), 40–58.
- Miah, G., Rafii, M., Ismail, M., Puteh, A., Rahim, H., Islam, Kh., & Latif, M. (2013). A review of microsatellite markers and their applications in rice breeding programs to improve blast disease resistance. *International Journal of Molecular Sciences*, *14*(11), 22499–22528. <https://doi.org/10.3390/ijms141122499>
- Naflath, T., Rajendra Prasad S., & Ravikumar R. L. (2022). Population structure and genetic diversity characterization of soybean for seed longevity. *PLOS ONE*, *17*(12), e0278631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0278631>
- Nagasaka, K., Yamane, H., Nishiyama, S., Ebihara, S., Matsuzaki, R., Shoji, M., & Tao, R. (2022). Insights into the Physiological and Molecular Mechanisms Underlying Highbush Blueberry Fruit Growth Affected by the Pollen Source. *The Horticulture Journal*, *91*(2), 140–151. <https://doi.org/10.2503/hortj.UTD-332>
- Negruşier, C., Colişar, A., Rózsa, S., Chiş, M. S., Sîngeorzan, S.-M., Borsai, O., & Negrean, O.-R. (2024). Bilberries vs. Blueberries: A Comprehensive Review. *Horticulturae*, *10*(12), 1343. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10121343>
- Nyirahabimana, F., Shimira, F., Zahid, G., & Solmaz, I. (2022). Recent status of Genotyping by Sequencing (GBS) Technology in cucumber (*Cucumis sativus* L.): A review. *Molecular Biology Reports*, *49*(6), 5547–5554. <https://doi.org/10.1007/s11033-022-07469-z>
- Obenchain, V., Lawrence, M., Carey, V., Gogarten, S., Shannon, P., & Morgan, M. (2014). VariantAnnotation: A Bioconductor package for exploration and annotation of genetic

- variants. *Bioinformatics*, 30(14), 2076–2078.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu168>
- Pedraza-Peñalosa, P., & Luteyn, J. L. (2011). Andean *Vaccinium* (Ericaceae: Vaccinieae): Seven new species from South America. *Brittonia*, 63(2), 257–275.
<https://doi.org/10.1007/s12228-010-9164-y>
- Pennington, R. T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis, G. P., Klitgaard, B. B., & Hughes, C. E. (2010). Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(31), 13783–13787.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1001317107>
- Peterson, G., Dong, Y., Horbach, C., & Fu, Y.-B. (2014). Genotyping-By-Sequencing for Plant Genetic Diversity Analysis: A Lab Guide for SNP Genotyping. *Diversity*, 6(4), 665–680.
<https://doi.org/10.3390/d6040665>
- Pinilla-Gallego, M. S., & Nates-Parra, G. (2015). Visitantes florales y polinizadores en poblaciones silvestres de agraz (*Vaccinium meridionale*) del bosque andino colombiano. *Revista Colombiana de Entomología*, 41(1).
- Powell, E. A., & Kron, K. A. (2002). Hawaiian blueberries and their relatives—A phylogenetic analysis of *Vaccinium* sections *Macropelma*, *Myrtillus*, and *Hemimyrtillus* (Ericaceae). *Systematic Botany*, 27(4), 768–779.
- Prodorutti, D., Pertot, I., Giongo, L., & Gessler, C. (2007). Highbush blueberry: Cultivation, protection, breeding and biotechnology. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 1(1), 44–56.
- Quevedo-Rubiano, S., Aranda-Camacho, Y., Ligarreto-Moreno, G. A., & Magnitskiy, S. (2021). Characterization of the Localized Agri-Food System (SYAL) for the Andean blueberry

- (*Vaccinium meridionale* Swartz) in the Boyaca Department, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 15(1), e11593. <https://doi.org/10.17584/rcch.2021v15i1.11593>
- Quintero-Quiroz, J., Galvis-Pérez, Y., Galeano-Vásquez, S., Marín-Echeverri, C., Franco-Escobar, C., Ciro-Gómez, G., Núñez-Rangel, V., Aristizábal-Rivera, J. C., & Barona-Acevedo, J. (2019). Physico-chemical characterization and antioxidant capacity of the colombian berry (*Vaccinium meridionale* Swartz) with a high-polyphenol content: Potential effects in people with metabolic syndrome. *Food Science and Technology*, 39(3), 573–582. <https://doi.org/10.1590/fst.32817>
- Rache Cardenal, L. Y., & Pacheco Maldonado, J. C. (2010). Propagación in vitro de plantas adultas de *Vaccinium meridionale* (Ericaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 24, 1086–1095.
- Rasheed, A., Hao, Y., Xia, X., Khan, A., Xu, Y., Varshney, R. K., & He, Z. (2017). Crop Breeding Chips and Genotyping Platforms: Progress, Challenges, and Perspectives. *Molecular Plant*, 10(8), 1047–1064. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.06.008>
- Redpath, L. E., Aryal, R., Lynch, N., Spencer, J. A., Hulse-Kemp, A. M., Ballington, J. R., Green, J., Bassil, N., Hummer, K., & Ranney, T. (2022). Nuclear DNA contents and ploidy levels of North American *Vaccinium* species and interspecific hybrids. *Scientia Horticulturae*, 297, 110955.
- Reyes, V. P., Kitony, J. K., Nishiuchi, S., Makihara, D., & Doi, K. (2022). Utilization of Genotyping-by-Sequencing (GBS) for Rice Pre-Breeding and Improvement: A Review. *Life*, 12(11), 1752. <https://doi.org/10.3390/life12111752>
- Rodríguez-Bonilla, L., Williams, K. A., Rodríguez Bonilla, F., Matusinec, D., Maule, A., Coe, K., Wiesman, E., Diaz-Garcia, L., & Zalapa, J. (2020). The Genetic Diversity of Cranberry

- Crop Wild Relatives, *Vaccinium macrocarpon* Aiton and *V. oxycoccos* L., in the US, with Special Emphasis on National Forests. *Plants (Basel, Switzerland)*, 9(11). <https://doi.org/10.3390/plants9111446>
- Sanín, M. J., Zapata, P., Pintaud, J.-C., Galeano, G., Bohórquez, A., Tohme, J., & Hansen, M. M. (2017). Up and Down the Blind Alley: Population Divergence with Scant Gene Flow in an Endangered Tropical Lineage of Andean Palms (Ceroxylon quindiuense Clade: Ceroxyloideae). *Journal of Heredity*, 108(3), 288–298. <https://doi.org/10.1093/jhered/esx006>
- Sardos, J., Rouard, M., Hueber, Y., Cenci, A., Hyma, K. E., van den Houwe, I., Hribova, E., Courtois, B., & Roux, N. (2016). A Genome-Wide Association Study on the Seedless Phenotype in Banana (*Musa* spp.) Reveals the Potential of a Selected Panel to Detect Candidate Genes in a Vegetatively Propagated Crop. *PLOS ONE*, 11(5), e0154448. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154448>
- Sarmiento. (2019). Polinización del agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz): Frecuencia de visitas de *Bombus hortulanus* y *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) [Tesis de grado, Pontificia Universidad Javeriana]. <http://hdl.handle.net/10554/44330>
- Schlautman, B., Covarrubias-Pazaran, G., Fajardo, D., Steffan, S., & Zalapa, J. (2017). Discriminating power of microsatellites in cranberry organelles for taxonomic studies in *Vaccinium* and Ericaceae. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 64(3), 451–466.
- SiB Colombia. (2025, January 10). *Catálogo de la Biodiversidad de Colombia*. Sistema de Información Sobre Biodiversidad de Colombia. <https://coleccion.biodiversidad.co/>

- Song, G.-Q., & Hancock, J. F. (2011). *Vaccinium*. In C. Kole (Ed.), *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources* (pp. 197–221). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-16057-8_10
- Soorni, A., Fatahi, R., Haak, D. C., Salami, S. A., & Bombarely, A. (2017). Assessment of genetic diversity and population structure in Iranian cannabis germplasm. *Scientific Reports*, 7(1), 15668. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15816-5>
- Struchkova, I. V., Mikheev, V. S., Berezina, E. V., & Brilkina, A. A. (2024). Phosphorus Supply to Plants of *Vaccinium* L. Genus: Proven Patterns and Unexplored Issues. *Agronomy*, 14(6), 1109. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061109>
- Suárez-Ballesteros, C. I., Calderón-Hernández, M., & Mancipe-Murillo, C. (2018). Propagación sexual y tolerancia a la desecación del agraz (*Vaccinium meridionale* Sw) de tres fuentes semilleras localizadas en Ráquira, San Miguel de Sema (Boyacá) y Gachetá (Cundinamarca). *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 42(163), 207. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.614>
- The New York Botanical Garden. (2022). *Ericaceae*. <http://sweetgum.nybg.org/science/projects/ericaceae/>
- Trénel, P., Hansen, M. M., Normand, S., & Borchsenius, F. (2008). Landscape genetics, historical isolation and cross-Andean gene flow in the wax palm, *Ceroxylon echinulatum* (Arecaceae). *Molecular Ecology*, 17(15), 3528–3540. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03853.x>
- Tridge. (2025). *Fresh Blueberry overview, sourcing, season, intelligence, price, data*. Tridge. <https://www.tridge.com/intelligences/blueberry>
- Tropicos.org. (2022). *Missouri Botanical Garden*. <https://tropicos.org/name/42000146>

- VanRaden, P. M. (2008). Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. *Journal of Dairy Science*, 91(11), 4414–4423. <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0980>
- Vargas-Ramella, M., Lorenzo, J. M., Zamuz, S., Valdés, M. E., Moreno, D., Balcázar, M. C. G., Fernández-Arias, J. M., Reyes, J. F., & Franco, D. (2021). The Antioxidant Effect of Colombian Berry (*Vaccinium meridionale* Sw.) Extracts to Prevent Lipid Oxidation during Pork Patties Shelf-Life. *Antioxidants*, 10(8), 1290. <https://doi.org/10.3390/antiox10081290>
- Vega-Polo, P., Cobo, M. M., Argudo, A., Gutierrez, B., Rowntree, J., & Torres, M. de L. (2020). Characterizing the genetic diversity of the Andean blueberry (*Vaccinium floribundum* Kunth.) across the Ecuadorian Highlands. *PloS One*, 15(12), e0243420.
- Yang, X., Tan, B., Liu, H., Zhu, W., Xu, L., Wang, Y., Fan, X., Sha, L., Zhang, H., Zeng, J., Wu, D., Jiang, Y., Hu, X., Chen, G., Zhou, Y., & Kang, H. (2020). Genetic Diversity and Population Structure of Asian and European Common Wheat Accessions Based on Genotyping-By-Sequencing. *Frontiers in Genetics*, 11, 580782. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.580782>
- Yin, L., Zhang, H., Tang, Z., Xu, J., Yin, D., Zhang, Z., Yuan, X., Zhu, M., Zhao, S., Li, X., & Liu, X. (2020). *rMVP: A Memory-efficient, Visualization-enhanced, and Parallel-accelerated tool for Genome-Wide Association Study*. *Genetics*. <https://doi.org/10.1101/2020.08.20.258491>
- Yu, G., Smith, D. K., Zhu, H., Guan, Y., & Lam, T. T.-Y. (2017). ggtree: An R package for visualization and annotation of phylogenetic trees with their covariates and other associated data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(1), 28–36.
- Zapata, I. C., Sepúlveda-Valencia, U., & Rojano, B. A. (2015). Efecto del Tiempo de Almacenamiento sobre las Propiedades Físicoquímicas, Probióticas y Antioxidantes de

Yogurt Saborizado con Mortiño (*Vaccinium meridionale* Sw). *Información Tecnológica*, 26(2), 17–28. <https://doi.org/10.4067/S0718-07642015000200004>

Zhidkin, R. R., & Matveeva, T. V. (2022). Phylogeny problems of the genus *Vaccinium* L. and ways to solve them. *Ecological Genetics*, 20(2), 151–164. <https://doi.org/10.17816/ecogen109142>

Zohary, D. (2004). Unconscious selection and the evolution of domesticated Plants. *Economic Botany*, 58(1), 5–10. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2004\)058\[0005:USATEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2004)058[0005:USATEO]2.0.CO;2)

APÉNDICES

Apéndice A. Tabla de georreferenciación de 123 muestras de *V. meridionale* en el departamento de Santander.

Institución	País	Municipio	Vereda	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	Marcela	Finca rama del alto	7 28 21.8	-72 57 36.4	2487,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	Marcela	Finca rama del alto	7 28 22.4	-72 57 34.6	2505,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	Marcela	Finca rama del alto	7 28 22.2	-72 57 32.8	2521,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	Marcela	Finca rama del alto	7 28 19.5	-72 57 22.0	2557,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	Marcela	Finca rama del alto	7 28 18.4	-72 57 21.6	2548,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	La Violeta	Finca El Manzano	7 29 52.6	-72 58 13.8	2269,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	La Violeta	Finca El Manzano	7 29 52.6	-72 58 13.0	2291,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	La Violeta	Finca El Manzano	7 29 52.5	-72 58 12.9	2296,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	La Violeta	Finca El Manzano	7 29 55.1	-72 58 11.7	2314,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Suratá	La Violeta	Finca El Manzano	7 29 54.9	-72 58 10.7	2332,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Mongora	Finca El Jordán	7 20 25.3	-72 54 59.5	2378,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Mongora	Finca Las Veguitas	7 20 29.4	-72 54 52.4	2420,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Mongora	Finca La Pedregosa	7 20 29.8	-72 54 47.9	2475,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Mongora	Finca El Cuarentano	7 20 41.3	-72 54 32.8	2615,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Mongora	Finca El Carbonal	7 20 46.1	-72 54 44.8	2676,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	Angosturas	Finca La Meseta	7 22 32.4	-72 54 35.6	2867,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	Angosturas	Finca La Meseta	7 22 37.3	-72 54 33.4	2822,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	Angosturas	Finca La Meseta	7 22 40.8	-72 54 33.3	2937,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	Angosturas	Finca La Meseta	7 22 42.7	-72 54 32.5	2951,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	Angosturas	Finca La Meseta	7 22 44.7	-72 54 30.3	2957,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	La baja	Finca Buena Vista	7 22 26.4	-72 54 10.4	2744,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	La baja	Finca Buena Vista	7 22 26.7	-72 54 03.0	2771,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	La baja	Finca Buena Vista	7 22 27.8	-72 54 00.0	2784,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	La baja	Finca Buena Vista	7 22 34.2	-72 53 57.2	2819,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	California	La baja	Finca Buena Vista	7 22 37.4	-72 53 59.1	2828,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca Villa Nueva	6 14 59.8	-72 47 05.9	2640,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca Villa Nueva	6 14 58.5	-72 47 05.3	2650,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca Villa Nueva	6 14 55.3	-72 47 03.2	2657,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca Villa Nueva	6 14 56.4	-72 47 03.8	2657,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca Villa Nueva	6 15 00.8	-72 47 06.1	2651,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca La Meseta del Gaque	6 16 50.4	-72 48 25.1	2790,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca La Meseta del Gaque	6 16 49.4	-72 48 23.9	2780,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca La Meseta del Gaque	6 16 48.6	-72 48 22.6	2770,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca La Meseta del Gaque	6 16 50.0	-72 48 22.0	2763,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Onzaga	Chaguacá	Finca La Meseta del Gaque	6 16 55.1	-72 48 25.0	2779,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Barro Tahona	Finca Los Roseales	6 57 10.7	-72 54 33.6	2288,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Barro Tahona	Finca Los Roseales	6 57 08.6	-72 54 32.1	2310,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Barro Tahona	Finca Los Roseales	6 57 07.6	-72 54 31.3	2320,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Barro Tahona	Finca Los Roseales	6 57 10.1	-72 54 33.2	2300,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Barro Tahona	Finca Los Roseales	6 57 11.4	-72 54 35.5	2274,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Esparta	Finca La Arrinconada	7 01 00.8	-72 53 48.2	2413,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Esparta	Finca La Arrinconada	7 00 59.2	-72 53 50.4	2395,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Esparta	Finca La Arrinconada	7 00 58.1	-72 53 50.7	2383,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Esparta	Finca La Arrinconada	7 00 55.0	-72 53 52.6	2331,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Santa Barbara	Esparta	Finca La Arrinconada	7 00 57.0	-72 53 51.3	2362,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Alizal	Finca La Antigua Floresta	7 12 55.6	-72 55 26.3	2744,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Alizal	Finca La Antigua Floresta	7 12 55.6	-72 55 25.5	2761,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Alizal	Finca La Antigua Floresta	7 12 56.8	-72 55 23.9	2771,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Alizal	Finca La Antigua Floresta	7 12 55.2	-72 55 23.4	2773,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Alizal	Finca La Antigua Floresta	7 12 55.2	-72 55 28.0	2731,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Palmar	Finca La Meseta El Roblecito	7 13 33.0	-72 56 44.6	2318,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Palmar	Finca La Meseta El Roblecito	7 13 31.1	-72 56 46.6	2347,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Palmar	Finca La Meseta El Roblecito	7 13 30.8	-72 56 48.1	2380,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Palmar	Finca La Meseta El Roblecito	7 13 30.7	-72 56 52.4	2418,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Tona	Palmar	Finca La Meseta El Roblecito	7 13 29.2	-72 56 52.2	2390,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Roble	Carretera Charta-Tona	7 15 36.4	-72 56 17.9	2844,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Roble	Carretera Charta-Tona	7 15 43.3	-72 56 23.3	2822,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Roble	Carretera Charta-Tona	7 15 36.5	-72 56 31.3	2747,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Roble	Carretera Charta-Tona	7 15 42.0	-72 56 37.2	2722,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Roble	Carretera Charta-Tona	7 15 39.8	-72 56 40.0	2710,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Centro	Finca Monserrate	7 15 46.7	-72 55 20.0	2857,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Centro	Finca Monserrate	7 15 46.8	-72 55 23.0	2830,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Centro	Finca Monserrate	7 15 47.7	-72 55 43.1	2660,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Centro	Finca Monserrate	7 15 53.5	-72 55 48.7	2682,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Charta	Centro	Finca Monserrate	7 16 07.3	-72 56 05.4	2631,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 27.3	-72 59 17.2	3028,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 26.8	-72 59 16.6	3030,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 26.8	-72 59 17.2	3031,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 26.8	-72 59 17.4	3031,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 26	-72 59 17.9	3019,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 25.5	-72 59 18.5	3012,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 25.8	-72 59 19.7	3021,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 25.9	-72 59 21.7	3026,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Piedecuesta	Santa Rita	Finca señor Ernesto Díaz	7 6 25	-72 59 23.2	3027,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 27.8	-73 13 37.2	2494,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 26.5	-73 13 38.0	2496,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 28.9	-73 13 39.0	2518,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 17.7	-73 13 42.8	2465,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 12.6	-73 13 41.8	2431,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 09.9	-73 13 43.3	2421,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 09.4	-73 13 42.8	2417,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	*Vereda Chinatá	Finca Boca de Monte	5 55 09.60	-73 13 43.2	2419,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	El Palmar	Sector de La Laguna	5 57 17.2	-73 15 06.6	2305,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Gambita	El Palmar	Sector de La Laguna	5 57 25.9	-73 15 04.0	2338,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 36.6	-73 03 12.4	2793,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 33.7	-73 03 17.6	2832,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 33.0	-73 03 19.7	2861,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 32.2	-73 03 21.8	2890,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 38.4	-73 03 10.6	2790,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 30.7	-73 03 50.4	2907,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca El Pino	6 02 37.5	-73 03 48.8	2940,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca El pino	6 02 36.2	-73 03 19.5	2834,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 35.6	-73 03 16.8	2828,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Encino	Avendaño	Finca Pantano Vargas	6 02 36.6	-73 03 13.9	2805,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Móngora	Finca El Cepo	7 20 39.1	-72 54 25.4	2557,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Móngora	Finca El Cepo	7 20 38.6	-72 54 21.8	2603,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Móngora	Finca El Cepo	7 20 38.1	-72 54 17.9	2648,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Móngora	Finca El Cepo	7 20 38.8	-72 54 17.5	2660,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Vetas	Móngora	Finca El Cepo	7 20 40.8	-72 54 16.2	2683,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monsserrate	6 55 45.0	-72 50 25.9	2576,54
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monsserrate	6 55 46.3	-72 50 25.8	2587,85
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monsserrate	6 55 47.8	-72 50 25.7	2592,97
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monsserrate	6 55 49.4	-72 50 25.8	2601,08
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monsserrate	6 55 48.8	-72 50 27.5	2615,37
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Varia	Las aguadas	6 56 40.8	-72 50 21.4	2430,31
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Varia	Las aguadas	6 56 40.9	-72 50 22.1	2453,29
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Varia	Las aguadas	6 56 40.8	-72 50 22.4	2466,85
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Varia	Las aguadas	6 56 40.0	-72 50 22.8	2486,62

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Varia	Las aguadas	6 56 41.5	-72 50 22.2	2466,75
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 45.08	-72 50 26.68	2533,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 47.35	-72 50 25.27	2569,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 47.50	-72 50 25.22	2572,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 48.15	-72 50 25.22	2583,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 47.95	-72 50 25.83	2588,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 48.22	-72 50 26.14	2595,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 48.12	-72 50 26.87	2601,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 48.50	-72 50 27.12	2608,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 48.77	-72 50 27.19	2609,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 48.90	-72 50 26.84	2612,00

Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 49.39	-72 50 26.9	2613,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 49.28	-72 50 26.87	2617,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 49.35	-72 50 26.88	2613,00
Universidad Nacional de Colombia	Colombia	Guaca	Camara	Monserate	06 55 49.70	-72 50 26.91	2617,00

Continuación...

Código	Fecha de muestreo	Muestra de frutos	Muestra de estacas	Tipo de crecimiento	Exposición al sol	Exsicado
S1	24/03/2022	3 replicas	Sí	Semierecto	Directo	No
S2	24/03/2022	3 replicas	Sí	Semierecto	Directo	No
S3	24/03/2022	3 replicas	Sí	Postrada	Sombra 50%	No
S4	24/03/2022	2 replicas	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
S5	24/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
S6	24/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	Sí
S7	24/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
S8	24/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
S9	24/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
S10	24/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
V1	26/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Sombra 50%	Sí
V2	26/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
V3	26/03/2022	No	Sí	Semipostrada	Directo	No

V4	26/03/2022	3 replicas	Sí	Postrada	Directo	No
V5	26/03/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	Sí
C1	25/03/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
C2	25/03/2022	No	Sí	Erecto	Sombrío	No
C3	25/03/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
C4	25/03/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
C5	25/03/2022	No	Sí	Erecto	Directo	Sí
C6	25/03/2022	No	Sí	Erecto	Sombra parcial	No
C7	27/03/2022	No	No	Erecto	Directo	No
C8	27/03/2022	No	No	Erecto	Directo	No
C9	27/03/2022	No	No	Erecto	Directo	No
C10	27/03/2022	No	No	Erecto	Directo	No
O1	19/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	Sí
O2	19/05/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
O3	19/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
O4	19/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	Sí
O5	19/05/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
O6	20/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	Sí
O7	20/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
O8	20/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
O9	20/05/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
O10	20/05/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
B1	21/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B2	21/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B3	21/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B4	21/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B5	21/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	Sí
B6	22/05/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Bajo sombra	No

B7	22/05/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B8	22/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B9	22/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
B10	22/05/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
T1	6/02/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
T2	6/02/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
T3	6/02/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
T4	6/02/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
T5	6/02/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
T6	6/03/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
T7	6/03/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
T8	6/03/2022	No	Sí	Erecto	Sombra	No
T9	6/03/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
T10	6/03/2022	No	Sí	Erecto	Bajo sombra	No
CH1	6/04/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH2	6/04/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH3	6/04/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH4	6/04/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH5	6/04/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH6	6/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH7	6/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH8	6/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH9	6/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
CH10	6/05/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
p1	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No
p2	30/07/22	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
p3	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No
p4	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No

p5	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No
p6	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No
p7	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No
p8	30/07/22	No	Sí	Erecto	Directo	No
p9	30/07/22	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	Sí
GM1	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
GM2	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM3	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM4	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM5	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM6	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM7	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM8	19/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
GM9	21/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
GM10	21/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
E1	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
E2	20/08/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
E3	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
E4	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
E5	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
E6	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
E7	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
E8	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
E9	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
E10	20/08/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
V6	12/12/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
V7	12/12/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
V8	12/12/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No

V9	12/12/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
V10	12/12/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
G1	13/12/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
G2	13/12/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
G3	13/12/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
G4	13/12/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
G5	13/12/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Directo	No
G6	13/12/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
G7	13/12/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
G8	13/12/2022	3 replicas	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
G9	13/12/2022	No	Sí	Erecto	Sombra 50%	No
G10	13/12/2022	No	Sí	Erecto	Directo	No
G11	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G12	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G13	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G14	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G15	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G16	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G17	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Sombra 50%	No
G18	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Sombra 50%	No
G19	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G20	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G21	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G22	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G23	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No
G24	7/12/2023	3 replicas	No	Erecto	Directo	No

Apéndice B. Tabla de caracteres morfológicos de las muestras de *V. meridionale*.

Codig o planta	Habito de crecimient o	Antocianin a ramas	Forma de la lamina foliar	Forma margen foliar	Antocianin a margen foliar	Presencia de antocianina inflorescenc ia	Forma de los frutos	Cera en fruto	Colo r de los fruto s	Persistenci a de los sepalos al madurar
S1	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
S2	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	Presente	Redond a	Ausenci a	3	1
S3	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	Presente	Achatad a	Ausenci a	3	1
S4	Erecto	Ausente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
S5	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
S6	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redond a	Ausenci a	3	1
S7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Achatad a	Ausenci a	3	1
S8	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
S9	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	Achatad a	Ausenci a	3	1
S10	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
V1	Erecto	Ausente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
V2	Erecto	Ausente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	Presente	Redond a	Ausenci a	3	1
V3	Erecto	Presente	Lanceolad o	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA

V4	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
V5	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
V6	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
V7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
V8	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
V9	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
V10	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C1	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C2	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C3	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C4	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C5	Erecto	Ausente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C6	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C7	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C8	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C9	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
C10	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
O1	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
O2	Erecto	Ausente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1

O3	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
O4	Erecto	Ausente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
O5	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
O6	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
O7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Achatada	Ausencia	3	1
O8	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
O9	Erecto	Presente	Lanceolado	Serrulado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
O10	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Achatada	Ausencia	3	1
B1	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
B2	Erecto	Ausente	Ovalado	Serrulado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
B3	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
B4	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
B5	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	Achatado	Ausencia	3	1
B6	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Achatado	Ausencia	3	1
B7	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Achatado	Ausencia	3	1
B8	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
B9	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
B10	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1

T1	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
T2	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	Achatada	Ausencia	3	1
T3	Erecto	Presente	Eliptico	Serrulado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
T4	Erecto	Presente	Eliptico	Serrulado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
T5	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
T6	Erecto	Presente	Eliptico	Serrulado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
T7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
T8	Erecto	Presente	Ovalado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
T9	Erecto	Presente	Ovalado	Serrulado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
T10	Erecto	Presente	Ovalado	Serrulado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH1	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH2	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH3	Erecto	Presente	Ovalado	Serrulado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH4	Erecto	Presente	Ovalado	Serrulado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH5	Erecto	Presente	Lanceolado	Serrulado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH6	Erecto	Presente	Ovalado	Serrulado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
CH7	Erecto	Presente	Lanceolado	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH8	Erecto	Presente	Eliptico	Serrulado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1

CH9	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
CH10	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P1	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1
P2	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P3	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P4	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P5	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P6	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P8	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
P9	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
GM6	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
GM7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
E1	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redond a	Ausenci a	3	1
E2	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redond o	Ausenci a	3	1
E3	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
E4	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redond o	Ausenci a	3	1
E5	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redond a	Ausenci a	3	1
E6	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
E7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
E8	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redond o	Ausenci a	3	1
E9	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
E10	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
G1	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redond a	Ausenci a	3	1

G2	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G3	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
G4	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G5	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
G6	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
G7	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
G8	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G9	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
G10	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	NA	NA	NA	NA
G11	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G12	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G13	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Achatada	Ausencia	3	1
G14	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
G15	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
G16	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Achatada	Ausencia	3	1
G17	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G18	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G19	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1

G20	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G21	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1
G22	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Achatada	Ausencia	3	1
G23	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	ausente	Redonda	Ausencia	3	1
G24	Erecto	Presente	Eliptico	Crenado	Ausente	Presente	Redonda	Ausencia	3	1

Continuación...

Co dig o pla nta	h L1	h L2	h L3	h L4	h L5	h A 1	h A 2	h A 3	h A 4	h A 5	f L 1	fL 2	f L 3	fL 4	fL 5	fA 1	fA 2	fA 3	fA 4	fA 5	Alti tud	Creci mient o	Expo sicion
S1	22,7	24	25,4	23	28	10,6	13,1	13,9	12,3	11,2	7,5	7,38	8,14	8,51	7,66	7,61	8,39	9,22	8,99	8,52	2487	Semierecto	Directo
S2	27,9	22	26,7	23,2	22,7	10,3	9,6	13,3	13,4	10,3	7	8,25	6,6	8,95	8,22	8,29	8,92	8,6	7,66	10,77	2505	Semierecto	Directo
S3	27,6	25,5	22	27,2	25,8	10,9	12,6	11,7	12,7	13,6	8,14	8,16	6,6	7,69	8,72	6,94	7,34	6,84	8,55	8,07	2521	Postrada	Sombra 50%
S4	24,1	24,5	25,6	25,1	24,6	9,4	11,2	12,7	10,5	11,5	8,11	8,63	7,74	8,68	9,58	6,03	7,85	7,53	10,18	10,11	2557	Erecto	Sombra 50%

S5	23,3	23,3	22	25,5	22,8	9,4	12,3	13,7	9,7	13,4	8,4	6,8	7,3	8,47	7,26	10,9	6,8	10,8	8,74	6,07	2548	Erecto	Directo
S6	23,7	22,3	25,1	22,7	24,7	12,1	12,7	13	11,4	10,6	7,2	8,4	7,3	7,32	8,07	9,69	9,84	10,5	10,4	10,6	2269	Erecto	Directo
S7	22,2	23,7	25,3	25,8	25,9	12,8	10,1	13,6	13,8	12,2	6,1	9,8	7,5	6,78	8,31	10,5	8,73	10,5	10,7	7,63	2291	Erecto	Directo
S8	24,4	23,5	22,1	26,5	26,2	12,5	13,1	11,6	10,2	11,3	9,1	9,7	9,6	7,33	9,35	9,11	7,7	8,98	5,88	8,9	2296	Erecto	Directo
S9	25,5	27,4	22,2	22,6	23,8	11,4	11,7	12,3	8,3	10,9	6,2	7,8	8,5	8,2	8,99	8,87	10,55	9,76	9,91	7,82	2314	Erecto	Directo
S10	26,1	25,7	27,7	24,7	23,1	10,6	11,8	12,1	9,8	12,1	6,1	7,31	7,6	6,7	8,19	8,9	10,4	8,67	10,4	7,6	2332	Erecto	Directo
V1	21,9	21,8	23	24,9	24,8	13,5	8,9	13,9	11,1	8,1	8,4	7,7	8,5	7,82	8,6	6,61	6,83	7,95	10,3	8,18	2378	Erecto	Sombra 50%
V2	25,9	22,6	24,7	23,5	23,5	7,6	10,1	11	11,5	11,8	8,1	7,31	7,5	8,59	8,03	9	10,4	10,8	10,5	10,1	2420	Erecto	Sombra 50%
V3	21,9	27,5	22,9	28,5	21,8	8,2	8,6	9,7	9,2	9,6	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2475	Postrada	Directo
V4	27,7	27,8	27,7	23,2	23,4	10,4	7,1	8,1	9,9	9	6,4	9,54	8,6	8,54	9,16	7,61	8,25	6,75	7,82	6,3	2615	Postrada	Directo
V5	27,2	23,6	27,5	24,4	25,4	9,7	8,9	11,7	10,7	9,9	7,7	8,49	7,8	8,7	8,5	10,4	7,05	9,05	9,32	7,54	2676	Erecto	Directo

V6	26,4	24,6	26,4	27,2	23,8	10,9	10,8	11	12,3	10,2	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2557	Erecto	Sombra 50%
V7	26,9	25,6	24,9	21,9	27,2	10,7	13,1	13,4	11,5	9,8	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2603	Erecto	Sombra 50%
V8	27,2	22	26,7	28,2	26,7	8,7	8,3	11,2	9,9	9,9	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2648	Erecto	Directo
V9	24,4	23	22,5	28,1	24	12,7	7,3	13,9	7,2	9,5	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2660	Erecto	Sombra 50%
V10	26,9	26,1	23,2	25,1	22,9	11,1	12,9	13	11,2	8,8	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2683	Erecto	Directo
C1	27,5	23,1	21,4	22,7	22,1	12,3	9,3	8,4	13,5	7,1	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2867	Erecto	Directo
C2	27	21,5	27,1	30,4	21,5	11,1	10,5	12,1	13,5	8,9	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2822	Erecto	Sombrio
C3	27,1	22,8	21,1	27,6	24,6	13,7	9,7	13,7	13,9	7,2	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2937	Erecto	Directo
C4	23	29,1	30,2	26,6	30,1	9,6	11,6	13,4	10,5	11,7	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2951	Erecto	Directo
C5	24,7	29,2	25	23,4	23,5	10,2	12	7,8	8,9	8,4	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2957	Erecto	Directo
C6	21,6	28,2	30,8	27,1	23,3	12,9	12,4	12,8	13,3	12,7	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2744	Erecto	Sombra parcial
C7	26	22	30,6	21	22,2	9,7	12,5	7,9	8,6	10,8	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2771	Erecto	Directo
C8	25,8	27,7	26,1	27,9	24,4	7,5	7,9	9,7	8,2	10,1	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2784	Erecto	Directo
C9	30,8	29,3	23,3	29,8	30,4	11	11,6	8,8	10,6	7,3	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2819	Erecto	Directo

C10	24,6	26,3	26,4	26	22,5	7,3	10,4	9,2	12,7	11	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2828	Erecto	Directo
O1	29,36	30,99	28,34	32,67	27,83	8,8	9,51	8,7	10,08	8,6	7,7	8,26	7,36	7,46	7,25	7,92	8,02	8,18	7,68	7,42	2640	Erecto	Directo
O2	30,58	28,98	29,76	31,43	30,59	12,11	11,35	11,53	11,99	11,87	7,1	6,66	7,93	7,92	7,96	7,28	7,04	8,12	8,11	7,54	2650	Erecto	Directo
O3	27,78	33,77	30,91	31,64	28,88	13,74	17,11	16,45	17,99	15,07	8	7,3	6,8	6,6	6,9	8,7	7,9	7,1	7,2	8,1	2657	Erecto	Directo
O4	24,63	23,19	24,6	23,71	24,26	9,93	9,9	9,66	8,85	9,69	7,1	7,3	6,7	7,4	7,5	9,2	8,4	8,2	8,7	9,1	2657	Erecto	Directo
O5	27,94	25,98	25,87	30,08	27,67	11,74	11,79	11,41	11,21	12,16	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2651	Erecto	Sombra 50%
O6	27,11	25,03	26,12	23,16	25,99	12,45	12,02	11,66	11,66	12,33	6,9	6,55	5,31	6,41	N A	8,47	8,38	6,58	7,52	7,84	2790	Erecto	Directo
O7	20	18,34	17,52	20,88	16,88	8,93	7,88	7,84	9,53	6,96	6,9	6,58	7,81	6,72	5,28	8,64	8,05	9,1	8,03	6,77	2780	Erecto	Bajo sombra
O8	27,47	28,58	26,48	25,67	26,18	11,99	12,93	12,33	12,79	11,96	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2770	Erecto	Bajo sombra
O9	26,51	27,44	24,63	24,23	25,81	7,81	7,87	7,05	6,47	7,42	8,1	7,81	7,8	8,04	7,78	9,02	8,82	9,11	9,6	9,55	2763	Erecto	Sombra 50%
O10	22,59	26,87	27,64	27,29	27,55	7,96	8,99	7,57	9,43	8,88	6,9	6,42	6,62	6,36	6,26	7,35	7,81	7,21	7,64	7,18	2779	Erecto	Sombra 50%

B1	25 ,2 6	29 ,2 1	27 ,9 1	28 ,4 4	26 ,6 3	10 ,5 7	10 ,6 4	10 ,5 6	10 ,4 6	9, 49	8, 4	8, 38	7, 2 5	7, 56	6, 86	9, 39	9, 28	7, 79	8, 11	7, 66	228 8	Erecto	Bajo sombra
B2	26 ,6 7	30 ,2 6	30 ,6 8	27 ,6 2	27 ,9 2	12 ,9 8	15 ,1 5	13 ,9 7	13 ,3 7	13 ,3 5	7, 1 1	7, 68	7, 8 9	7, 59	7, 65	7, 63	7, 95	8, 46	8, 14	8, 12	231 0	Erecto	Bajo sombra
B3	24 ,1 7	23 ,0 4	25 ,1 4	24 ,7 5	22 ,2 7	12 ,0 1	10 ,5 1	10 ,1 5	11 ,5 2	10 ,8 2	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	232 0	Erecto	Bajo sombra
B4	19 ,8 2	20 ,5 9	19 ,5 5	19 ,7 7	18 ,2 1	9, 15	9, 99	8, 88	9, 67	8, 83	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	230 0	Erecto	Bajo sombra
B5	24 ,3 7	22 ,3 8	23 ,3 3	22 ,6 9	27 ,3 7	11 ,3 4	11 ,6 9	10 ,8 3	9, 76	12 ,0 2	5, 3	5, 8	5, 1	6, 3	4, 7	6, 9	6, 7	7, 2	6, 7	5, 5	227 4	Erecto	Directo
B6	28 ,0 8	29 ,0 5	27 ,3 9	26 ,6 9	24 ,5 3	10 ,5 9	11 ,0 1	11 ,2 3	10 ,8 5	11 ,2 4	6, 3 2	6, 28	5, 8 1	6, 22	N A	7, 86	7, 92	7, 58	6, 78	7, 75	241 3	Erecto	Bajo sombra
B7	33 ,6 7	30 ,1 9	30 ,1 2	33 ,1 7	30 ,1 7	13 ,3 3	11 ,7 4	12 ,1 3	12 ,3 5	12 ,3 2	8, 1	7, 43	7, 5 3	8, 62	7, 66	9, 1	7, 88	7, 72	9, 34	8, 39	239 5	Erecto	Bajo sombra
B8	28 ,6 5	30 ,5 4	29 ,0 4	27 ,4 6	28 ,5 6	12 ,7 7	12 ,2 3	12 ,9 7	11 ,8 7	12 ,6 1	7, 3 6	5, 81	7, 0 8	6, 88	5, 41	7, 93	6, 07	7, 48	7, 12	6, 07	238 3	Erecto	Bajo sombra
B9	32 ,2 5	33	32 ,4 6	33 ,6 8	33 ,0 2	13 ,7 6	13 ,7 2	12 ,9 5	12 ,8 3	10 ,7 2	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	233 1	Erecto	Bajo sombra
B10	35 ,6 9	31 ,2 5	29 ,6 5	29 ,8 9	31 ,7 9	13 ,0 7	11 ,0 2	10 ,7 6	10 ,8 7	12 ,2 1	7, 0 1	7, 77	7, 9 8	7, 84	6, 79	9, 91	10 ,5 8	8, 41	6, 56	10 ,6 6	236 2	Erecto	Bajo sombra
T1	29 ,3 8	29 ,2 7	28 ,4 3	30 ,3 3	28 ,1 8	11 ,7 6	10 ,8 6	11 ,5 7	11 ,5 8	10 ,8 4	7, 8 9	7, 77	7, 9 1	6, 63	6, 75	7, 96	9, 64	6, 36	8, 07	9, 69	274 4	Erecto	Sombra 50%

T2	19,52	21,43	19,69	16,9	17,13	7,5	7,4	6,03	6,1	7,73	6,83	6,5	7,26	7,782	6,89	9,37	8,56	8,27	6,3	10,35	2761	Erecto	Bajo sombra
T3	22,07	13,22	23,24	20,64	20,37	8,21	8,62	8,46	7,94	8,15	7,42	6,56	7,22	7,2	7,92	10,72	10,93	8,34	10,08	7,96	2771	Erecto	Bajo sombra
T4	26,43	25,76	26,68	25,1	25,76	9,4	9,59	10,97	9,56	10,91	7,4	7,01	7,51	7,786	6,93	6,43	9,27	10,6	6,58	8,93	2773	Erecto	Sombra 50%
T5	30,69	29,31	29,87	30,63	30,92	10,56	11,38	10,69	12,48	10,81	7,48	7,87	6,76	7,42	7,72	9,54	9,42	10,01	6,62	7,44	2731	Erecto	Directo
T6	26,64	21,3	23,86	23,49	23,58	11,95	9,02	10,11	9,55	8,75	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2318	Erecto	Sombra 50%
T7	26,33	25,12	29,05	27,72	26,35	11,1	9,34	11,27	2,12	10,38	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2347	Erecto	Sombra 50%
T8	26,25	29,65	29,48	27,26	27,97	12,79	14,03	15,44	14,49	14,27	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2380	Erecto	Sombra
T9	27,33	27,03	28,03	26,73	26,39	11,28	13,33	12,33	11,61	11,65	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2418	Erecto	Bajo sombra
T10	19,44	22,47	26,06	20,46	20,48	9,59	12,1	12,25	9,36	13,12	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2390	Erecto	Bajo sombra
CH 1	22,73	24,21	25,76	20,97	23,97	10,25	9,76	11,19	9,04	8,94	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2844	Erecto	Directo
CH 2	25,72	27,61	26,66	24,79	26,42	8,62	10,3	9,55	10,27	9,64	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2822	Erecto	Directo

CH 3	23,28	25,69	24,21	24,28	23,73	10,44	10,66	11,26	11,09	11,33	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2747	Erecto	Directo
CH 4	23,07	24,99	25,31	21,48	24,53	9,98	10,35	11,52	10,46	10,18	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2722	Erecto	Directo
CH 5	26,58	29,99	25,94	27,23	25,71	9,38	11,66	8,89	9,24	9,67	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2710	Erecto	Directo
CH 6	25,66	24,31	25,63	25,06	24,79	12,78	12,61	12,14	11,97	11,71	6,1	6,7	5,6	6,9	6,1	8,2	7,9	6,2	8,1	7,4	2857	Erecto	Directo
CH 7	21,41	22,27	22,43	21,06	21,87	8,02	8,19	8,13	7,793	7,725	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2830	Erecto	Directo
CH 8	22,37	22,94	23,41	27,29	25,55	11,25	11,38	12,15	9,37	8,97	7,2	7,5	6,8	7,2	6,7	8,4	8,3	7,9	8,9	7,3	2660	Erecto	Directo
CH 9	18,36	20,17	20,39	20,03	19,72	7,63	8,09	7,75	8,13	8,08	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2682	Erecto	Directo
CH 10	21,82	21,12	21,17	21,22	20,86	7,25	8,23	7,78	8,43	7,7	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2631	Erecto	Directo
P1	21,21	21,82	22,02	20,51	20,05	7,94	8,73	7,94	8,5	8,53	6,5	7,24	7	7,49	6,83	7,9	8,37	8,53	7,92	7,45	3028	Erecto	Directo
P2	20,78	22,64	21,86	22,82	22,62	8,08	8,19	7,61	9,12	8,05	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	3030	Erecto	Sombra 50%
P3	30,78	28,45	28,92	27,77	28,42	7,61	7,6	7,45	7,7	6,52	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	3031	Erecto	Directo

P4	30,78	28,45	29,92	31,77	30,36	11,34	10,13	10,64	11,28	10,59	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	3031	Erecto	Directo
P5	23,49	23,42	24,23	22,75	24,97	9,13	10,44	8,76	11,11	10,51	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	3019	Erecto	Directo
P6	35,22	32,51	27,65	25,82	27,73	10,16	10,61	9,51	9,77	10,16	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	3012	Erecto	Directo
P7	19,88	20,56	19,71	17,51	19,58	8,15	8,51	8,72	8,53	8,6	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	3021	Erecto	Directo
P8	29,38	24,06	27,98	25,17	27,92	7,61	7,6	7,41	7,7	6,52	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	3026	Erecto	Directo
P9	21,66	22,2	23,33	21,91	21,81	7,69	8,64	8,8	8,05	7,69	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	3027	Erecto	Sombra 50%
GM6	33,09	32,83	33,06	27,12	30,34	10,21	11,81	10,41	7,54	10,76	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	2421	Erecto	Directo
GM7	21,8	18,89	22,9	24,4	22,23	8,04	5,24	6,63	8,13	6,89	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	2417	Erecto	Directo
E1	25,4	25,1	32,4	26,6	27,7	9	12,8	14	10,3	13	6,88	6,44	6,54	5,81	6,24	5,97	5,64	5,67	4,7	5,37		2793	Erecto	Sombra 50%
E2	23	32,7	26,9	29,4	32,2	9,6	12,5	11,7	8,6	13,1	8,36	8,02	6,55	7,13	8,41	8,15	9,13	6,59	7,65	8,97		2832	Erecto	Directo
E3	23,2	25,9	22,1	22,1	23,6	8,8	12	9,6	8,9	7,6	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	2861	Erecto	Directo

E4	22,1	25,2	23,9	21	22,2	10,5	13,3	9,9	8,3	13,9	9,01	8,78	9,07	8,52	8,48	8,48	8,88	8,89	7,89	7,95	2890	Erecto	Directo
E5	28,9	20,3	21,4	27,8	30,2	12,7	11,6	12,5	12	9,5	7,6	7,03	7,27	8,12	7,16	7,92	7,84	8	8,25	8,23	2790	Erecto	Directo
E6	32,7	27,8	29	21	27,2	9,4	7,8	7,8	10,9	10,5	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2907	Erecto	Directo
E7	31	24,9	30,8	20,2	26,3	8,1	7,3	13,7	9,6	11,9	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2940	Erecto	Sombra 50%
E8	21,1	27,3	21,3	21,7	32,4	8,9	8,4	12,9	9,8	12,1	8,25	6,31	8,28	6,04	7,33	8,58	6,04	8,63	6,93	7,41	2834	Erecto	Sombra 50%
E9	31	28,5	26,7	25,2	24	10,2	9,1	11,9	9,2	7,1	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2828	Erecto	Sombra 50%
E10	31,9	32,3	25,9	27,1	24,2	13,2	11,1	10,9	8,8	7,9	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	N A	2805	Erecto	Sombra 50%
G1	23,6	31,4	29,3	26,3	22,6	8,3	9,5	10,9	12,5	7,5	9,82	11,65	9,26	11,15	10,55	9,01	10,11	8,59	9,92	11,76	2576,54	Erecto	Directo
G2	25,9	23,6	21,5	28,7	25,7	9,1	8	7,4	12,6	9	9,32	8,21	9,79	9,03	7,7	8,72	7,32	9,82	7,56	7,49	2587,85	Erecto	Directo
G3	22,9	26,8	31,9	21,2	23,3	12,6	8,9	13	10,7	13,1	8,09	7,78	7,99	7,43	6,64	7,99	9,09	7,46	5,88	7,43	2592,97	Erecto	Directo
G4	23,6	25,7	27,8	26,7	30,6	13,1	9,6	9,7	8,8	12,9	9,26	7,6	8,01	8,36	7,78	9,06	8,3	7,82	7,91	7,07	2601,08	Erecto	Directo

G5	23,5	20,1	20,4	27,4	29,8	9,3	9,9	10,7	9,4	10,6	8,5	9,42	8,63	9,2	8,37	8,82	7,81	8,54	9,94	7,92	2615,37	Erecto	Directo
G6	22,5	25,7	21,7	30,2	26,4	9,6	13,5	13,8	12,6	10,2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2430,31	Erecto	Sombra 50%
G7	25,8	21,7	24,7	24	23,4	12,8	11,3	11,1	12,3	7,6	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2453,29	Erecto	Directo
G8	33	31,7	30,2	27,4	28,1	7,9	13,4	11,5	7,1	9,1	9,68	8,39	8,59	8,11	7,61	9,21	9,77	9,55	7,44	7,38	2466,85	Erecto	Sombra 50%
G9	27,3	25,1	25,9	26,9	25,8	9,3	9,7	10,7	11,2	10,1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2486,62	Erecto	Sombra 50%
G10	27,4	28,3	22,9	28,6	23	10,1	10,3	11,7	13,6	13,9	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	2466,75	Erecto	Directo
G11	30,9	29,6	31,3	30,1	27,4	12,3	11,6	10,7	11,4	10,7	8,5	6,8	7,5	7,7	7,5	9,4	7,1	7,3	6,8	7,7	2533	Erecto	Directo
G12	31,2	18,3	25,3	26,3	24,9	11,8	6,4	9,4	10,6	8,5	6,8	8,7	7,7	9,2	7,2	7,7	9,7	9,4	10,7	8,2	2569	Erecto	Directo
G13	25,2	24,7	25,1	25,5	20,4	9,3	7,8	7,6	7,8	8,6	9,8	10,1	7,4	9,8	7,7	10,9	11,2	8,4	11,7	8,3	2572	Erecto	Directo
G14	25,8	28,7	27,8	27,4	27,1	10,5	8,8	10,3	9,1	9,6	7,1	6,6	7,6	7,3	7,4	8	7,1	7,2	6,8	7,2	2583	Erecto	Directo
G15	24,3	23,5	22,8	21,5	21,2	8,6	8,3	7,9	8,4	8,8	10,4	9,6	6,9	7,7	10,4	9,5	9,8	7,2	8,1	9,7	2588	Erecto	Directo
G16	26,7	25,3	24,7	25,7	24,9	10,4	9,3	10,3	9,4	9,6	8	9,8	1,2	8,9	10,5	9,5	9,3	10,8	8,3	9,8	2595	Erecto	Directo

G1 7	23 ,5	24 ,8	33 ,4	26 ,3	19 ,8	8, 1	7, 4	9, 3	10 ,6	5, 7	6, 7	7, 2	6, 3	8, 4	7, 5	7, 2	7, 6	6, 2	7, 9	7, 5	260 1	Erecto	Somb ra 50%
G1 8	26 ,9	22 ,7	24 ,4	24 ,5	23	8, 6	8, 1	7, 9	7, 5	7, 1	7, 5	8, 8	9, 4	7, 6	6, 6	8, 6	7, 2	9, 4	7, 6	7, 2	260 8	Erecto	Somb ra 50%
G1 9	23 ,2	27 ,9	21 ,8	24 ,4	25 ,3	6, 9	10 ,2	7, 2	8, 6	8, 1	6, 9	6, 3	7	7, 9	5, 8	7, 4	6, 9	7, 1	7	6, 1	260 9	Erecto	Direct o
G2 0	21 ,1	26 ,9	21 ,3	22 ,7	24 ,9	7, 2	8, 8	6, 6	7, 6	9	5, 3	6, 9	6, 6	7, 9	6, 8	5, 9	7, 8	6, 2	7, 8	5, 9	261 2	Erecto	Direct o
G2 1	23 ,2	25 ,2	22 ,7	26 ,2	25 ,4	7, 6	8, 1	7, 2	7, 6	7, 8	8, 1	7, 2	8, 2	6, 9	6, 4	7, 7	7, 9	7, 7	7	6, 4	261 3	Erecto	Direct o
G2 2	22 ,5	24 ,2	23 ,1	23 ,6	20 ,9	8, 4	9	7, 6	8, 4	8, 6	9, 3	9, 5	9	8, 7	7, 6	8, 8	9, 4	8, 6	8	8, 2	261 7	Erecto	Direct o
G2 3	29 ,3	28 ,5	26 ,9	23 ,1	27 ,9	10 ,5	9, 3	10 ,2	9, 8	10 ,7	1 1	8, 2	1 0, 3	9, 6	8, 5	10 ,9	8, 9	10 ,4	9, 8	9, 6	261 3	Erecto	Direct o
G2 4	27 ,5	25 ,3	24 ,7	25 ,8	25 ,2	7, 5	6, 9	7, 8	6, 7	7, 4	1 2, 4	11 ,8	9, 8	10 ,7	8, 2	10 ,4	9, 7	9, 9	10 ,2	8, 6	261 7	Erecto	Direct o

Apéndice C. Tabla de información general de las muestras de *V. meridionale* usadas para análisis genéticos.

Code ID	Department	Municipality	Locality	Latitude	Longitude	Altitude
GM6	Santander	Gambita	Chinatá	5 55 09.9	-73 13 43.3	2421
B2	Santander	Santa Barbara	Barro Tahona	6 57 08.6	-72 54 32.1	2310
SC14	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 59.52	-74 1 32.89	2575,5
SC19	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 59.41	-74 1 33.38	2570,3
CH3	Santander	Charta	Roble	7 15 36.5	-72 56 31.3	2747
CH5	Santander	Charta	Roble	7 15 39.8	-72 56 40.0	2710
GA20	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.5	-73 33 30.9	1898
GA26	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 20.27	-74 26 42.21	1911,2
G2	Santander	Guaca	Camara	6 55 46.3	-72 50 25.8	2587,85
G9	Santander	Guaca	Varia	6 56 40.0	-72 50 22.8	2486,62
CP8	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 22 59.44	-74 1 6.49	2509
O4	Santander	Onzaga	Chaguacá	6 14 56.4	-72 47 03.8	2657
O5	Santander	Onzaga	Chaguacá	6 15 00.8	-72 47 06.1	2651
P8	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 25.9	-72 59 21.7	3026
T4	Santander	Tona	Alizal	7 12 55.2	-72 55 23.4	2773
GA9	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.6	-73 33 30.7	1904
V7	Santander	Vetas	Móngora	7 20 38.6	-72 54 21.8	2603
CP10	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 0.2	-74 1 6.34	2513
CP34	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 3.02	-74 1 7.19	2538,7
B1	Santander	Santa Barbara	Barro Tahona	6 57 10.7	-72 54 33.6	2288
SC17	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 57.84	-74 1 33.39	2547,7
SC16	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 57.85	-74 1 33.39	2540,9
CH1	Santander	Charta	Roble	7 15 36.4	-72 56 17.9	2844
E4	Santander	Encino	Avendaño	6 02 32.2	-73 03 21.8	2890
SC21	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 59.45	-74 1 33.4	2570,3
G18	Santander	Guaca	Camara	06 55 48.50	-72 50 27.12	2608
O9	Santander	Onzaga	Chaguacá	6 16 50.0	-72 48 22.0	2763

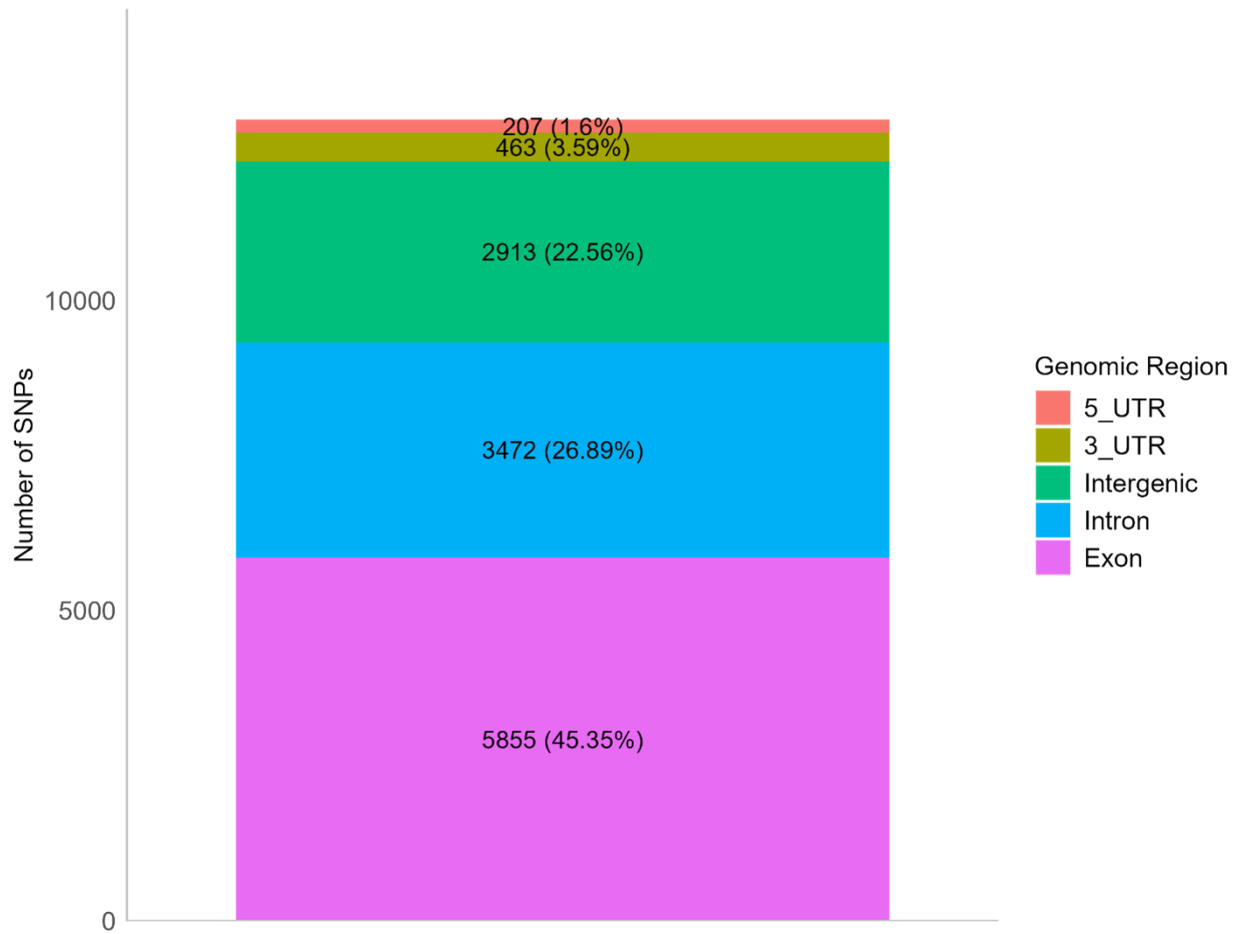
B10	Santander	Santa Barbara	Esparta	7 00 57.0	-72 53 51.3	2362
P2	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 26.8	-72 59 16.6	3030
S5	Santander	Suratá	Marcela	7 28 18.4	-72 57 21.6	2548
T5	Santander	Tona	Alizal	7 12 55.2	-72 55 28.0	2731
T9	Santander	Tona	Palmar	7 13 30.7	-72 56 52.4	2418
GA6	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.6	-73 33 30.8	1908
V9	Santander	Vetas	Móngora	7 20 38.8	-72 54 17.5	2660
CP29	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 3.09	-74 1 8.59	2546,5
SC5	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 56.97	-74 1 32.56	2550,4
B6	Santander	Santa Barbara	Esparta	7 01 00.8	-72 53 48.2	2413
SC10	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 58.11	-74 1 32.65	2548,8
C2	Santander	California	Angosturas	7 22 37.3	-72 54 33.4	2822
CH7	Santander	Charta	Centro	7 15 46.8	-72 55 23.0	2830
G16	Santander	Guaca	Camara	06 55 48.22	-72 50 26.14	2595
GA22	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 19.72	-74 26 42.27	1908,5
GA24	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 19.95	-74 26 42.41	1907,7
G5	Santander	Guaca	Camara	6 55 48.8	-72 50 27.5	2615,37
G7	Santander	Guaca	Varia	6 56 40.9	-72 50 22.1	2453,29
E10	Santander	Encino	Avendaño	6 02 36.6	-73 03 13.9	2805
M7	Santander	Macaravita	Pajarito	6 32 32.34	-73 24 45.66	2847
O7	Santander	Onzaga	Chaguacá	6 16 49.4	-72 48 23.9	2780
P1	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 27.3	-72 59 17.2	3028
S9	Santander	Suratá	La Violeta	7 29 55.1	-72 58 11.7	2314
T7	Santander	Tona	Palmar	7 13 31.1	-72 56 46.6	2347
T8	Santander	Tona	Palmar	7 13 30.8	-72 56 48.1	2380
CP15	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 22 60.18	-74 1 6.43	2518
CP12	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 1.08	-74 1 6.68	2522
CP36	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 1.62	-74 1 7.52	2526,7
CP35	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 1.93	-74 1 7.72	2532,6
CP33	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 2.88	-74 1 7.45	2543,1

CP31	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 3.62	-74 1 8.71	2543,9
B5	Santander	Santa Barbara	Barro Tahona	6 57 11.4	-72 54 35.5	2274
C1	Santander	California	Angosturas	7 22 32.4	-72 54 35.6	2867
SC18	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 57.76	-74 1 33.42	2547,7
C8	Santander	California	La baja	7 22 27.8	-72 54 00.0	2784
GA11	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 31.1	-73 33 30.7	1910
CH9	Santander	Charta	Centro	7 15 53.5	-72 55 48.7	2682
E3	Santander	Encino	Avendaño	6 02 33.0	-73 03 19.7	2861
E9	Santander	Encino	Avendaño	6 02 35.6	-73 03 16.8	2828
GA21	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 19.71	-74 26 42.12	1907,2
G21	Santander	Guaca	Camara	06 55 49.39	-72 50 26.9	2613
CP1	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 22 58.2	-74 1 3.43	2517
CP7	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 22 59.39	-74 1 6.19	2521
P3	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 26.8	-72 59 17.2	3031
P4	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 26.8	-72 59 17.4	3031
P7	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 25.8	-72 59 19.7	3021
GA4	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.3	-73 33 31.0	1907
V8	Santander	Vetas	Móngora	7 20 38.1	-72 54 17.9	2648
CP14	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 0.04	-74 1 6.37	2518
CP26	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 2.58	-74 1 7.92	2540,3
CP23	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 2.6	-74 1 7.42	2538,6
CP38	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 2.09	-74 1 7.57	2530,4
SC4	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 57.33	-74 1 32.47	2546,5
GM5	Santander	Gambita	Chinatá	5 55 12.6	-73 13 41.8	2431
B3	Santander	Santa Barbara	Barro Tahona	6 57 07.6	-72 54 31.3	2320
B9	Santander	Santa Barbara	Esparta	7 00 55.0	-72 53 52.6	2331
SC13	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 59.52	-74 1 32.89	2575,5
CH4	Santander	Charta	Roble	7 15 42.0	-72 56 37.2	2722
CH6	Santander	Charta	Centro	7 15 46.7	-72 55 20.0	2857
E7	Santander	Encino	Avendaño	6 02 37.5	-73 03 48.8	2940

GA17	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.1	-73 33 30.7	1904
GA23	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 19.80	-74 26 42.54	1910,3
G20	Santander	Guaca	Camara	06 55 48.90	-72 50 26.84	2612
G8	Santander	Guaca	Varia	6 56 40.8	-72 50 22.4	2466,85
CP9	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 22 59.43	-74 1 6.46	2510
C10	Santander	California	La baja	7 22 37.4	-72 53 59.1	2828
O8	Santander	Onzaga	Chaguacá	6 16 48.6	-72 48 22.6	2770
T1	Santander	Tona	Alizal	7 12 55.6	-72 55 26.3	2744
T3	Santander	Tona	Alizal	7 12 56.8	-72 55 23.9	2771
GA2	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.3	-73 33 30.9	1911
V6	Santander	Vetas	Móngora	7 20 39.1	-72 54 25.4	2557
CP11	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 0.15	-74 1 7.02	2517
CP37	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 1.87	-74 1 8.23	2523,3
SC9	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 58.47	-74 1 32.76	2552,9
GM7	Santander	Gambita	Chinatá	5 55 09.4	-73 13 42.8	2417
C5	Santander	California	Angosturas	7 22 44.7	-72 54 30.3	2957
SC11	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 59.59	-74 1 32.82	2575,5
GA10	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.7	-73 33 30.8	1897
GA15	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.8	-73 33 30.5	1900
CH2	Santander	Charta	Roble	7 15 43.3	-72 56 23.3	2822
E1	Santander	Encino	Avendaño	6 02 36.6	-73 03 12.4	2793
E6	Santander	Encino	Avendaño	6 02 30.7	-73 03 50.4	2907
G10	Santander	Guaca	Varia	6 56 41.5	-72 50 22.2	2466,75
SC20	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 57.76	-74 1 33.42	2570,3
G1	Santander	Guaca	Camara	6 55 45.0	-72 50 25.9	2576,54
G4	Santander	Guaca	Camara	6 55 49.4	-72 50 25.8	2601,08
S10	Santander	Suratá	La Violeta	7 29 54.9	-72 58 10.7	2332
P5	Santander	Piedecuesta	Santa Rita	7 6 26	-72 59 17.9	3019
S1	Santander	Suratá	Marcela	7 28 21.8	-72 57 36.4	2487
V2	Santander	Vetas	Mongora	7 20 29.4	-72 54 52.4	2420

GA8	Cundinamarca	Gama	San Roque	4 43 30.9	-73 33 31.0	1907
CP28	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 3.01	-74 1 8.38	2546,9
CP22	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 2.61	-74 1 6.87	2536,9
CP39	Boyacá	Coper	Pedro Gómez	5 23 3.01	-74 1 7.02	2536,4
SC2	Cundinamarca	San Cayetano	Tres Zarzos	5 22 58.11	-74 1 32.61	2551,7
G19	Santander	Guaca	Camara	06 55 48.77	-72 50 27.19	2609

Apéndice D. Gráfico de barras apiladas de anotación del GBS.



Apéndice E. Mapa de calor de las muestras de *V. meridionale* con distancia de Van Raden.

