



Scientia Agropecuaria

Web page: <http://revistas.unitru.edu.pe/index.php/scientiaagrop>

Facultad de Ciencias
Agropecuarias

Universidad Nacional de
Trujillo

RESEARCH ARTICLE



Genetic and adaptive diversity of wild tomato (*Solanum* spp.) in three basins of Lima: Identification of genetic resources for resilience to abiotic stress

Diversidad genética y adaptativa del tomate silvestre (*Solanum* spp.) en tres cuencas de Lima: Identificación de recursos genéticos para la resiliencia al estrés abiótico

Obert Marín-Sánchez¹ ; Rubén Armando Daga-López¹ ; Guillermo Lorenzo Vilchez-Ochoa¹ ; Robert Rafael-Rutte¹ ; Eric Rendón Schneir¹ ; Jorge Rodrigo Rijalba Vela² ; Tulio Cecilio Medina-Hinostroza³ ; Diego Fernando Carlos-Acosta¹ ; Ceferino Pocco-Llamccaya¹ ; Jacinto Joaquín Vértiz-Osores^{1*}

¹ Laboratorio de Evaluación Ambiental y Diversidad Biológica (EVADIB). Grupo de Investigación BIOPROGEN. Universidad Nacional Tecnológica de Lima Sur, Perú.

² Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo, Perú.

³ Dirección de Recursos Genéticos y Bioseguridad. Ministerio del Ambiente, Perú.

* Corresponding author: jvertiz@untels.edu.pe (J. Vértiz-Osores).

Received: 10 March 2026. Accepted: 14 September 2026. Published: 24 September 2026.

Abstract

We characterised the biodiversity of wild tomato in the Lurín, Rímac and Chillón river basins, in the Lima valley, and analysed *in silico* five families of abiotic resistance genes. Sampling was carried out between 628 and 3694 m above sea level, using *in situ* taxonomic recognition, ecological indices and bioinformatic profiling of the “resistome” of the DREB, NAC and MYB transcription factor families, whose profiles were compared with those of the commercial species *S. lycopersicum* using an exact Poisson test with Holm correction. Four wild species were identified: *S. corneliomulleri*, *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium* and *S. pennellii*. Ecological analysis revealed that the Lurín basin exhibited the greatest diversity ($H' \approx 1.07$), whereas the Rímac basin was impoverished ($H' \approx 0.20$). Genomic comparisons quantified in *S. lycopersicum* a 45% reduction in DREB genes and a 30% reduction in NAC genes relative to *S. pennellii*, the species with the largest repertoire in both families. *S. corneliomulleri* stood out as a potential reservoir of abiotic resistance with 3095 MYB genes, and *S. pennellii* showed the greatest representation in the families associated with salinity and drought. Interspecific differentiation was concentrated in the two families linked to the drought response. These findings identify wild populations in Lima as critical reservoirs for reintroducing resilience into cultivated tomato in the face of climate change and its impact on food security.

Keywords: wild tomato; abiotic resistance; resistome; crop resilience; genetic erosion.

Resumen

Se caracterizó la biodiversidad del tomate silvestre en las cuencas de los ríos Lurín, Rímac y Chillón, en el valle de Lima, y se analizaron *in silico* cinco familias de genes de resistencia abiótica. El muestreo se realizó entre los 628 y 3694 m s. n. m., empleando reconocimiento taxonómico *in situ*, índices ecológicos y el perfilado bioinformático del “resistoma” de las familias de factores de transcripción DREB, NAC y MYB, cuyos perfiles se compararon con los de la especie comercial *S. lycopersicum* mediante la prueba exacta de Poisson con corrección de Holm. Se identificaron cuatro especies silvestres: *S. corneliomulleri*, *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium* y *S. pennellii*. El análisis ecológico reveló que la cuenca del Lurín presentó la mayor diversidad ($H' \approx 1.07$), mientras que la del Rímac se encontró empobrecida ($H' \approx 0.20$). Las comparaciones genómicas cuantificaron en *S. lycopersicum* una reducción del 45 % en los genes DREB y del 30 % en los genes NAC respecto de *S. pennellii*, la especie con mayor repertorio en ambas familias. *S. corneliomulleri* destacó como potencial reservorio de resistencia abiótica con 3095 genes MYB, y *S. pennellii* mostró la mayor representación en las familias asociadas a salinidad y sequía. La diferenciación interespecífica se concentró en las dos familias vinculadas a la respuesta a sequía. Estos hallazgos identifican poblaciones silvestres de Lima como reservorios críticos para reintroducir resiliencia en el tomate cultivado frente al cambio climático y sus impactos sobre la seguridad alimentaria.

Palabras clave: tomate silvestre; resistencia abiótica; resistoma; resiliencia de cultivos; erosión genética.

DOI: <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2026.053>

Cite this article:

Marín-Sánchez, O., Daga-López, R. A., Vilchez-Ochoa, G. L., Rafael-Rutte, R., Schneir, E. R., Rijalba Vela, J. R., Medina-Hinostroza, T. C., Carlos-Acosta, D. F., Pocco-Llamccaya, C., & Vértiz-Osores, J. J. (2026). Diversidad genética y adaptativa del tomate (*Solanum* spp.) silvestre en tres cuencas de Lima: Identificación de recursos genéticos para la resiliencia al estrés abiótico. *Scientia Agropecuaria*, 17(3), 779-794.

1. Introducción

Estudios de super-pangenoma han revelado una cantidad significativa de genes no referenciados previamente en el pan-genoma del tomate. Estos estudios han identificado millones de SNPs y variaciones estructurales únicas en los parientes silvestres del tomate, subrayando su importancia para la mejora genética de cultivos (Gao et al., 2019; Zsögön et al., 2018). Un estudio reciente en Europa mostró que la diversidad genética de las variedades comerciales de tomate ha aumentado en las últimas décadas debido a la introgresión de alelos de parientes silvestres, reflejando un esfuerzo por mejorar la resistencia a enfermedades y la calidad del sabor (Schouten et al., 2019). En Sudamérica, estudios sobre la diversidad genética de tomates en Bolivia y otras regiones han revelado que, aunque la diversidad genética en algunas poblaciones silvestres es baja, la variación entre accesiones es significativa, subrayando la importancia de conservar estas poblaciones como reservas genéticas para el mejoramiento de cultivos (Villanueva-Gutierrez et al., 2022).

Estudios destacan la importancia de los parientes silvestres del tomate en la mejora genética, proporcionando alelos para la resistencia a enfermedades, la tolerancia a estrés abiótico y la mejora de la calidad del fruto. Dentro de estos factores de estrés abiótico destacan las condiciones climáticas extremas y la limitada disponibilidad de agua, elementos que influyen directamente en la adaptación y supervivencia de las especies silvestres en diferentes ecosistemas. La resistencia a estos factores externos son el resultado de respuestas intrínsecas que involucran mutaciones adaptativas que surgen para garantizar la supervivencia de la especie y puede heredarse como "resistomas" que, manera análoga a los microorganismos (Chiş et al., 2022), se constituyen en proteomas identificables genéticamente.

De este modo, la conservación de estas especies es esencial para mantener una reserva genética que pueda ser utilizada en programas de mejoramiento (Schouten et al., 2019), en las cuales, la implementación de técnicas avanzadas de biología molecular y genética, como la secuenciación de nueva generación y la edición genómica CRISPR/Cas9, ha permitido avances significativos en la identificación y utilización de alelos valiosos de especies silvestres en la mejora de cultivos de tomate (Hivert et al., 2020; Schouten et al., 2019).

Por otra parte, la domesticación y el mejoramiento genético del tomate han llevado a una erosión genética significativa, reduciendo la diversidad genética en variedades comerciales. Sin embargo, los

esfuerzos recientes de mejoramiento han buscado reintroducir alelos de especies silvestres para aumentar la resistencia a enfermedades y mejorar la calidad del fruto (Zsögön et al., 2018). Precisamente, el análisis ecogeográfico permite identificar los rangos adaptativos de las especies y las variables ambientales más relevantes para su distribución. Este estudio analizó 21 variables climáticas de 1296 accesiones de especies silvestres de tomate, agrupándolas en cinco grupos filogenéticos, identificando 10 tipos de clima (Ramírez-Ojeda et al., 2022). Estos estudios evidencian que las variables climáticas y la disponibilidad de recursos hídricos son factores determinantes para la distribución geográfica y la adaptación ecológica de las especies silvestres de tomate. Esto quiere decir que la conservación y uso sostenible de la diversidad de especies requiere describir el entorno en el que se desarrollan.

Como se puede observar, a nivel global y nacional, la biodiversidad del tomate ha sido objeto de extensos estudios, sin embargo, existe una notable carencia de investigaciones específicas sobre la biodiversidad del tomate silvestre en las cuencas de los ríos Lurín, Rímac y Chillón, en las cuales se tienen reportes antiguos de poblaciones nativas. En este contexto, en el 2021 se emitió la Ley 31111 y su reglamento, el Decreto Supremo 012-2023-MINAM, que establecieron que, tras la publicación de la línea de base de la diversidad de los cultivos nativos en el Perú, el siguiente paso consiste en monitorear no solo su conservación sino también su integridad genética, descartando cualquier tipo de introgresión de organismos vivos modificados (OVM) (Ministerio del Ambiente, 2023), con lo cual, el gobierno peruano busca la protección del recurso natural. De modo delimitado, con la declaratoria de la Ley 32025, en la que se señala de interés nacional la protección, conservación y recuperación de los ecosistemas de la cuenca del río Lurín, se refuerza la importancia de iniciativas que buscan preservar la biodiversidad y promover un desarrollo sostenible de las comunidades adyacentes y la población nacional (Congreso de la República del Perú, 2024). La gestión sostenible de estas cuencas implica la protección de sus recursos hídricos y la adaptación frente a los efectos del cambio climático, que pueden alterar los patrones de precipitación, humedad de los suelos y las condiciones ambientales que sustentan la biodiversidad local.

En ese sentido, esta investigación propuso caracterizar la biodiversidad y abundancia de las especies de tomate silvestre en las cuencas de los ríos Lurín, Rímac y Chillón para promover su conservación y

utilización sostenible. Proponiendo específicamente: (i) identificar las especies de tomate silvestre presentes en dichas cuencas. (ii) establecer la concentración de especies (abundancia) de tomate silvestre en estas cuencas. (iii) corroborar la diversidad genética de las especies de tomate silvestre reportadas, (iv) comparar los patrones genéticos de proteomas de resistencias abiótica de las especies de tomate silvestre identificadas mediante análisis de bioinformática (*in silico*).

El desarrollo de esta investigación se alinea con los objetivos de desarrollo sostenible (ODS) 02 (Hambre cero); 11 (Ciudades y comunidades sostenibles); 13 (acción por el clima) y el 15 (Vida de ecosistemas terrestres) (Naciones Unidas, 2015) y, las directrices de la Ley 29811 (Gobierno del Perú, 2011), que establece la moratoria al ingreso y producción de OVM al territorio nacional por un período de 10 años, si bien la vigencia de esta ley culminó el 2021, fue ampliada hasta diciembre de 2035 mediante la Ley 31111 (Congreso de la República del Perú, 2021). Por otra parte, la biodiversidad de especies silvestres como el tomate, es un componente crucial para la resiliencia y sostenibilidad de los sistemas agrícolas que cultivan el tomate comercial.

La cuenca del río Lurín, junto con las cuencas de los ríos Rímac y Chillón, albergan una vasta diversidad de especies de tomate silvestre que están en peligro debido a múltiples factores adversos. La importancia de proteger y conservar estos recursos converge con la reciente legislación nacional y regional, y tiene amplias implicaciones para la seguridad alimentaria, el desarrollo sostenible y la mitigación del cambio climático en el contexto de los Objetivos de desarrollo sostenible (ODS). Esta investigación ayudará a identificar variedades de tomate que pueden ser resistentes a las fluctuaciones climáticas, pudiendo identificarse como candidatos de reservorio de genes que podrían contribuir a la resiliencia agrícola nacional y local.

2. Metodología

2.1. Área de estudio y muestreo

Se realizaron expediciones de campo a las tres cuencas hidrográficas estratégicas de la región de Lima, Perú: Chillón (zona norte), Rímac (zona centro) y Lurín (zona sur). En cada cuenca, el muestreo se estratificó en tres zonas altitudinales: zona alta (2800 – 3694 m s. n. m.), media (1800 – 2799 m s. n. m.) y baja (550 – 1799 m s. n. m.) Los puntos de muestreo se visualizan en el **Material Suplementario S1 (Puntos de muestreo)** y **S2 (Mapa de ubicación)**. Se muestreó desde septiembre a noviembre del 2025.

2.2. Colecta de especímenes e identificación botánica

El muestreo de las poblaciones de tomate silvestre (*Solanum* spp.) siguió un método de transectos optimizado para vegetación herbácea. En cada zona altitudinal se establecieron transectos de 50 m de longitud y 5 m de ancho a lo largo de un corredor de prospección de aproximadamente 2 km, con la finalidad de maximizar la probabilidad de detección de poblaciones de tomate silvestre. Este enfoque amplía los protocolos convencionales de monitoreo de vegetación herbácea descritos en la literatura (Herman, 2022). Se priorizaron los especímenes con frutos, flores o semillas, colectando hasta tres individuos por biotipo identificado (Herman, 2022). Las muestras fueron georreferenciadas mediante GPS y preservadas en prensas botánicas. El reconocimiento taxonómico inicial se realizó *in situ*, seguido de una identificación formal respaldada por el herbario botánico de la Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo (UNPRG), utilizando especímenes preservados y evidencia fotográfica (**Material suplementario S3**).

2.3. Análisis de abundancia ecológica

La medición de la biodiversidad incluyó el cálculo del índice de abundancia relativa de Simpson para determinar la probabilidad de encuentros interestructurales. La diversidad y riqueza de especies se evaluaron además mediante el índice de Margalef, el inverso de Simpson y el índice de Shannon-Weaver (Moreno, 2001; Salmerón et al., 2015). Para los resultados se empleó el software libre PAST® V.3.2.6b.

2.4. Bioinformática y genómica comparativa

Los análisis se ejecutaron en una estación de trabajo de alto rendimiento (Ubuntu 24.04 LTS, 32 vCPU, 64 GB RAM) sobre secuencias proteicas de acceso público. No se realizó secuenciación de novo en este estudio.

Adquisición y predicción del proteoma: Las anotaciones oficiales para *S. pennellii*, *S. lycopersicoides* y *S. pimpinellifolium* se obtuvieron de la *Sol Genomics Network* (SGN). Para *S. corneliomulleri* y *S. habrochaites*, la predicción estructural se realizó con *Miniprot v0.18*, utilizando el proteoma ITAG4.0 como referencia ortóloga. Se emplearon secuencias de *S. lycopersicum* y *S. lycopersicoides* como modelos de tomates comerciales para efectos de comparación. **Identificación de candidatos:** Las secuencias se filtraron (longitud > 30 aa) mediante *SeqKit v2.3.0*. Los candidatos de resistencia abiótica se identificaron usando *Diamond BLASTp v2.1.9* (modo sensible, e-value < 1e-5) alineados contra la base de datos *PlantTFDB v5.0*.

2.5. Análisis estadístico

Las comparaciones ecológicas utilizaron índices (Jaccard, Shannon, Simpson, Margalef, Bray-Curtis y Chao-1) y análisis de conglomerados (Cluster) basados en distancias euclidianas (Moreno, 2001). La abundancia individual se comparó mediante un Análisis de Varianza (ANOVA), seguido de pruebas post hoc de Scheffé para los resultados significativos ($\alpha = 0,05$) (Moreno, 2001; Salmerón et al., 2015). La abundancia de genes candidatos se comparó entre especies en dos niveles. Entre especies a través de las cinco familias funcionales, mediante un ANOVA de dos vías sin replicación sobre los conteos transformados a $\log_{10}$ y la prueba de Friedman con las familias como bloques, cuantificando la concordancia con el coeficiente W de Kendall y aplicando el post hoc de Nemenyi. Dentro de cada familia, donde el diseño aporta una única observación por especie, se contrastó primero la homogeneidad entre las seis especies mediante chi-cuadrado sobre una tabla de 2×6 (genes de la familia frente al resto del repertorio de cada especie) y se calcularon los residuos estandarizados ajustados con umbral de Bonferroni; las quince comparaciones por pares se realizaron mediante la prueba exacta de Poisson sobre la cantidad de genes (Przyborowski & Wilenski, 1940) y mediante la prueba exacta de Fisher sobre la proporción del repertorio asignada a cada familia (Agregti, 2013), aplicando en ambos casos la corrección de Holm

dentro de cada familia (Holm, 1979) con $\alpha = 0,05$, siguiendo el enfoque de comparación de conteos con corrección de Holm y letras de agrupamiento aplicado por Nagy et al. (2018). El análisis estadístico y figuras se realizaron en R v4.5.2; el código completo se incluye como Material Suplementario.

3. Resultados y discusión

3.1. Biodiversidad y abundancia de las especies de tomate silvestre

Se evaluaron un total de 88 puntos de muestreo en tres cuencas hidrográficas: 26 en el río Rímac, 23 en el río Lurín y 39 en el río Chillón (Material suplementario S4). A pesar del mayor número de puntos de muestreo en la cuenca del Chillón debido a su compleja fisiografía y microclimas, esta no albergó la mayor biodiversidad aun reportándose cuatro especies (*S. pennellii*, *S. pimpinellifolium*, *S. corneliomulleri* y *S. habrochaites*). Los índices ecológicos revelaron un gradiente de diversidad entre las cuencas (Tabla 1). La cuenca del río Rímac exhibió una comunidad empobrecida con solo dos especies (*S. pimpinellifolium* y *S. corneliomulleri*) y 276 individuos, mostrando altos índices de dominancia ($D \approx 0,90$ y Berger-Parker $\approx 0,95$), lo que indicó ser un ecosistema con baja diversidad y con un alto estrés antropogénico. En contraste, la cuenca del río Lurín fue la más diversa y equilibrada ($H' \approx 1,07$), seguida por la cuenca del Chillón ($H' \approx 0,85$), albergando ambas las cuatro especies identificadas (Figura 1).

Tabla 1
Índices de diversidad biológica de las especies reportadas en tres cuencas de Lima

Detalle estadístico	Rímac			Chillón			Lurín		
	Medio	Menor	Mayor	Medio	Menor	Mayor	Medio	Menor	Mayor
Taxa_S	2	2	2	4	4	4	4	4	4
Individuals	276	276	276	338	338	338	182	182	182
Dominance_D	0,9037	0,8594	0,9506	0,508	0,4682	0,5548	0,3954	0,3582	0,4438
Simpson_1-D	0,0963	0,04944	0,1406	0,492	0,4452	0,5318	0,6046	0,5562	0,6416
Shannon_H	0,2006	0,1182	0,2691	0,8528	0,7648	0,9285	1,069	0,9621	1,151
Evenness_e^H/S	0,6111	0,5628	0,6544	0,5866	0,5371	0,6327	0,7284	0,6543	0,7905
Brillouin	0,1926	0,1114	0,2604	0,8315	0,7453	0,9064	1,031	0,9263	1,112
Menhinick	0,1204	0,1204	0,1204	0,2176	0,2176	0,2176	0,2965	0,2965	0,2965
Margalef	0,1779	0,1779	0,1779	0,5152	0,5152	0,5152	0,5765	0,5765	0,5765
Equitability_J	0,2895	0,1706	0,3882	0,6152	0,5517	0,6698	0,7714	0,694	0,8304
Fisher_alpha	0,2918	0,2918	0,2918	0,6374	0,6374	0,6374	0,723	0,723	0,723
Berger-Parker	0,9493	0,9239	0,9746	0,6509	0,6006	0,7012	0,511	0,4396	0,5824
Chao-1	2	2	2	4	4	4	4	4	4

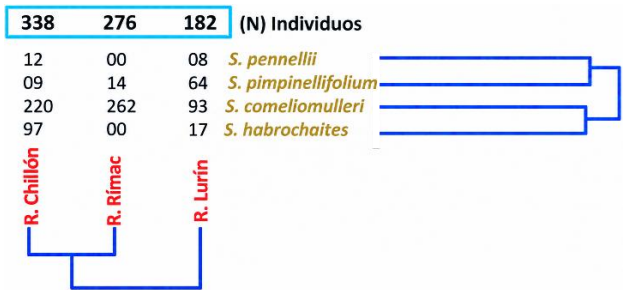


Figura 1. Índice de similitud de las comunidades de tomate silvestre analizadas en tres cuencas de Lima.

3.2. Identificación de especies de tomate silvestre en las cuencas de Lima

Se identificaron cuatro especies pertenecientes al género *Solanum*, sección *Lycopersicon*: *S. corneliomulleri*, *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium* y *S. pennellii*. Para la identificación en campo se utilizaron rasgos morfológicos distintivos, como el hábito de crecimiento, la pubescencia y las características florales (Tabla 2, Figura 2). *S. corneliomulleri* fue la especie con mayor amplitud altitudinal y la más abundante en las tres cuencas, mientras que *S. habrochaites* destacó como un reservorio potencial de genes de resistencia a insectos. *S. pimpinellifolium* se distinguió por la calidad de su

fruto y su tolerancia a la sequía, y *S. pennellii* fue identificado como un modelo fisiológico clave para la tolerancia a la sequía extrema y la salinidad.

3.3. Análisis de abundancia de especies y distribución altitudinal

La distribución de las especies varió significativamente a través de los gradientes altitudinales (Tabla 3). Para las comparaciones estadísticas se utilizaron datos transformados logarítmicamente [LN(n)] para reducir la proporción de variabilidad de los recuentos (n) realizados. El ANOVA indicó diferencias significativas solo entre especies ($p < 0,001$), mientras que no se encontraron diferencias significativas entre las cuencas hidrográficas ($p = 0,421$) (Tabla 4).

Tabla 2
Características reportadas para la identificación de las especies de tomate silvestre presentes en las cuencas de los ríos Lurín, Rímac y Chillón

Especie	Grupo filogeográfico	Hábito de crecimiento	Altitud / Tipo de terreno	Características distintivas morfo anatómico- fisiológica vegetativa			
				Indumento	Hojas por simpodio	Flores / Anteras	Frutos
<i>S. corneliomulleri</i>	<i>Eriopersicon</i>	Arbustivo. Encontrado desde 15 cm a 2,8 m de cobertura promedio	Desde 1200 a 3300 msnm. Laderas rocosas, acantilados, huaycos. Terrenos secos.	Pubescencia larga y densa	Variable. No tiene un patrón determinado	Flores con anteras curvadas y soldadas.	Baya globosa, verde con bandas oscuras. Su fruto es piloso. En plantas muy expuestas al sol, el fruto es morado oscuro
<i>S. habrochaites</i>	<i>Eriopersicon</i>	Rastrero. Encontrado desde 0,85m a 5,7m de cobertura promedio	Desde 750 a 2800 msnm. Terrenos inclinados y planos. Rodeado de cobertura vegetal que proporcionan más humedad al suelo.	Muy hirsuto, con tricomas glandulares y emana olor fuerte al contacto.	3 hojas	Flores con anteras soldadas.	Baya pequeña, verde con pubescencia moderadamente pilosa.
<i>S. pimpinellifolium</i>	<i>Lycopersicon</i>	Arbustiva, erecta. Encontrado desde 15 cm a 1,2 m de cobertura promedio	Desde 550 a 1350 msnm. Zonas costeras secas de los ríos.	Escasa pubescencia.	Variable. No tiene un patrón determinado	Flores con corola estrellada y anteras soldadas	Baya pequeña, roja cuando está madura. Sin pubescencia.
<i>S. pennellii</i>	<i>Neolycopersicon</i>	Arbustivo. Encontrado desde 0,55 m a 1,2 m de cobertura promedio.	Desde 550 a 2200 msnm. Zonas áridas, cuencas secas de quebradas.	Escasa a moderada pubescencia.	Variable. No tiene un patrón determinado	Flores con corola asimétrica y anteras separadas, porales.	Baya pequeña, verde claro. Sin pubescencia.

Tabla 3
Detalle cuantitativo de las cuatro especies reportadas por tres pisos altitudinales en las cuencas de los ríos Rímac, Lurín y Chillón

Cuenca / Altitud (m.s.n.m.)	Rímac			Lurín			Chillón		
	2800-3694	1800-2799	550-1799	2800-3694	1800-2799	550-1799	2800-3694	1800-2799	550-1799
<i>S. corneliomulleri</i>	79	69	114	32	15	46	76	92	52
<i>S. pimpinellifolium</i>	0	0	14	0	0	64	0	0	9
<i>S. habrochaites</i>	0	0	0	0	17	0	0	82	15
<i>S. pennellii</i>	0	0	0	0	0	8	0	0	12

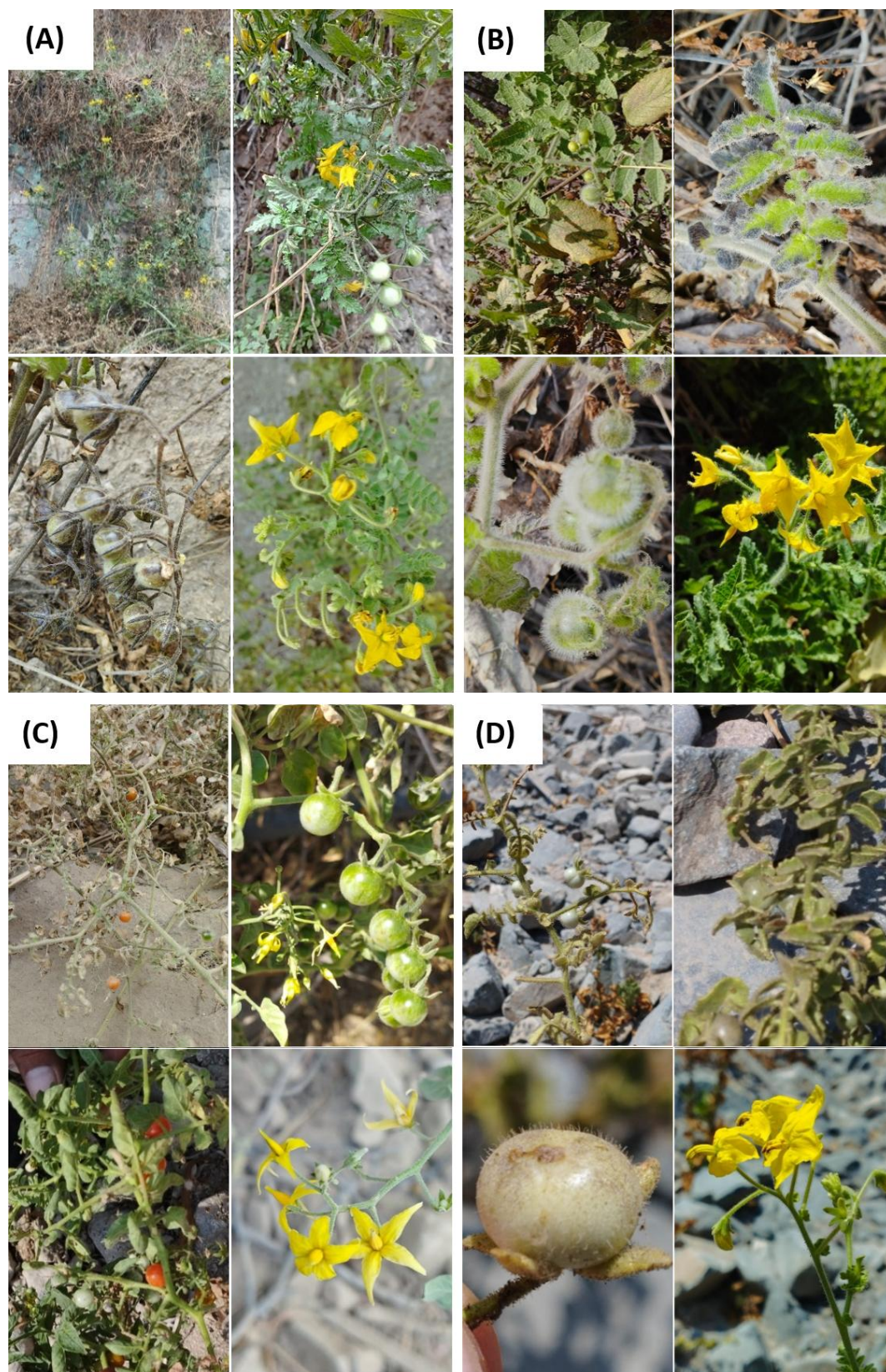


Figura 2. Características vegetativas de (A) *S. corneliomulleri*; (B) *S. habrochaites*; (C) *S. pimpinellifolium*; (D) *S. pennellii*.

Las pruebas *post-hoc* de Scheffé separaron a las especies en dos grupos: *S. corneliomulleri* se ubicó de forma independiente con una abundancia significativamente mayor, mientras que las tres especies restantes formaron un segundo grupo con recuentos poblacionales más bajos. En general, *S. corneliomulleri* fue la más abundante (72,2%), seguida de *S. habrochaites* (14,3%) y *S. pimpinellifolium* (10,9%), mientras que *S. pennellii* fue la más rara (2,5%).

3.4. Perfilado bioinformático del "resistoma" de resistencia abiótica

El perfilado del "resistoma" se centró en las familias de factores de transcripción DREB (*DRE-binding proteins*- Proteínas de unión, cruciales para tolerancia al frío y a la sequía), NAC (Familia de proteínas de respuesta frente a la salinidad y

sequía), MYB (Proteínas que regulan el metabolismo secundario y tolerancia al estrés abiótico) y bZIP (*Basic Leucine Zipper* – Proteínas reguladoras que responden a señales de fitohormonas y estrés hídrico) (García-Morales et al., 2013; Goldack et al., 2011; Jin et al., 2010).

El control de calidad de los modelos predichos mostró que *S. corneliomulleri* concentra la mayor proporción de su repertorio en una sola categoría funcional (Figuras 4 y 6): el 45,4% de sus genes candidatos corresponde a la familia MYB asociada a la biosíntesis de cutícula, frente al 26,2% en *S. pimpinellifolium*. Su repertorio total (6811 genes candidatos) ocupa el tercer lugar del conjunto, por detrás de *S. pennellii* (7435) y *S. lycopersicoides* (6915), de modo que el rasgo distintivo de esta especie es la concentración del repertorio y no su tamaño.

Tabla 4
Análisis de varianza entre las cuatro especies reportadas por tres cuencas de los ríos Rímac, Lurín y Chillón

Variable dependiente: Recuento Ln(especímenes)					
Origen	Tipo III de suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Modelo corregido	81,208 ^a	11	7,383	4,161	0,002
Intersección	98,848	1	98,848	55,715	< 0,001
Especie	68,623	3	22,874	12,893	< 0,001
Rio	3,179	2	1,590	0,896	0,421
Especie * Rio	9,406	6	1,568	0,884	0,522
Error	42,580	24	1,774		
Total	222,636	36			
Total corregido	123,788	35			

^a R al cuadrado = 0,656 (R al cuadrado ajustada = 0,498).

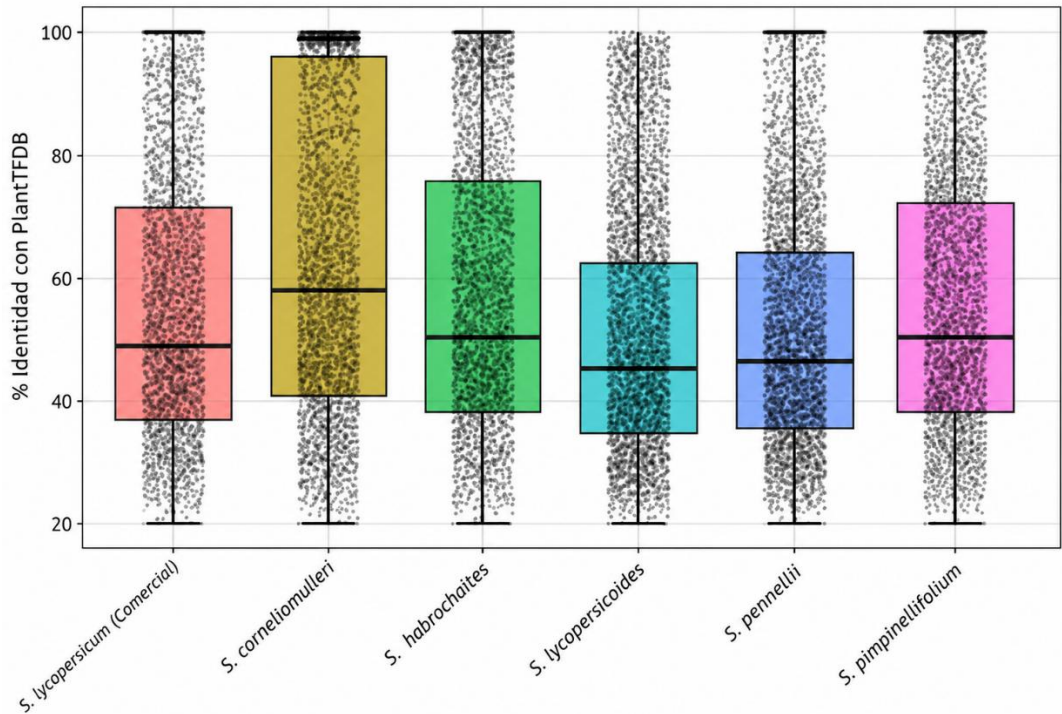


Figura 3. Control de calidad de la identidad de secuencias & referencia en la validación de la calidad de predicción vs la anotación final provista por el GenBank.

Respecto a los perfiles funcionales, *S. pennellii* lideró la resistencia a la sequía/frío a través de la vía DREB (> 2000 genes), mientras que el tomate comercial (*S. lycopersicum*) presentó un déficit significativo en ambas familias: 44,9% menos genes DREB y 31,5% menos genes NAC que *S. pennellii*, la especie con mayor repertorio en ambas (Figura 4).

La subfamilia R2R3-MYB controla rasgos relacionados con el grosor de la cutícula epidérmica (Seo et al., 2011). Las especies xerófilas de *Solanum* presentan características morfológicas (cutículas gruesas) que podrían estar asociadas con la expansión del gen MYB (Tang et al., 2023). bZIP (cremallera básica de leucina): Integradores de la señalización hormonal, en particular de la vía dependiente de ABA, median respuestas como el cierre estomático y la latencia de las semillas bajo estrés (Guedes Corrêa et al., 2008; Jakoby et al., 2002). La subfamilia AREB/ABF es esencial para la tolerancia a la sequía en angiospermas modelos (Yoshida et al., 2010).

Al agrupar los genes según su supuesta función biológica, surgieron perfiles de resistencia claros que diferenciaron las especies silvestres del control comercial (*S. lycopersicum*), observándose “Resistomas” múltiple/Biótico (que involucra resistencia a plagas y/o enfermedades); Resistoma Sequía (ABA); Sequía/frío (DREB); Salinidad/raíz y

Sequía/ Cutícula representados de modo independiente (Figura 5). Los resultados obtenidos indicaron que:

Sequía/Frío (vía DREB/AP2): Donde *S. pennellii* lidera esta categoría con más de 2000 genes candidatos, seguida de cerca por *S. pimpinellifolium* (~1900). En contraste, el tomate comercial (*S. lycopersicum*) muestra una contracción significativa (~1100 genes), lo que sugiere una posible pérdida de variantes genéticas durante la domesticación.

Sequía/Cutícula (vía MYB): Se identificó una expansión masiva y única en *S. corneliomulleri*, que supera los 3000 genes, mientras que las demás especies oscilaron entre 1696 y 2146. Esto sugiere una especialización en barreras físicas (ceras cuticulares) para prevenir la deshidratación en esta especie.

Salinidad/Raíz (vía NAC): *S. pennellii* y *S. lycopersicoides* lideran la lista con 1816 y 1690 genes, respectivamente, lo que confirma su potencial como fuentes de tolerancia a suelos salinos.

Respuesta hormonal (vía ABA/bZIP): Donde *S. lycopersicoides* presentó la mayor abundancia (681 genes), lo que indica una regulación estomática altamente sensible mediada por ácido abscísico.

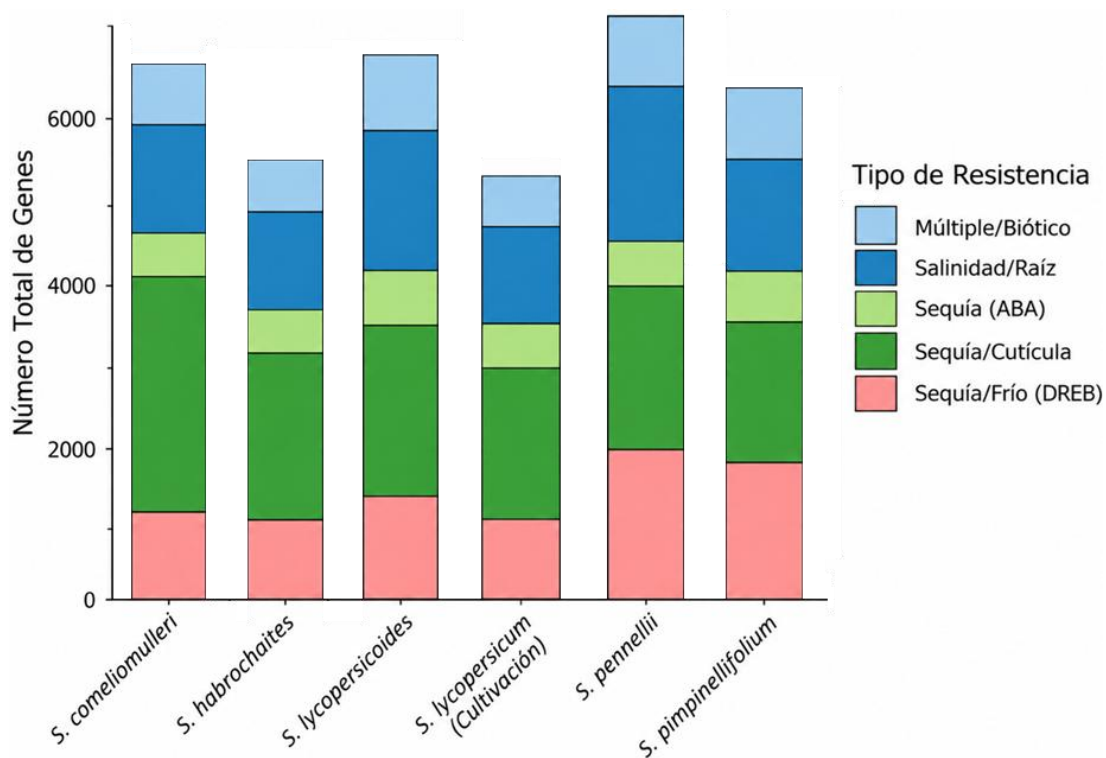


Figura 4. Composición de los resistomas por especie de tomate (silvestres y domesticado) en base a la cantidad de genes candidatos separados por función putativa.

Respecto a las estrategias de adaptación, en el mapa de calor (*heatmap*) de intensidad génica se identificó dos estrategias divergentes: una **Estrategia estructural** en *S. corneliomulleri* que mostró la mayor intensidad general en una sola categoría (3095 genes para sequía/cutícula – MYB

– color negro). Esta cantidad de genes fue seguida por *S. habrochaites* (con 2146 genes candidatos) y una **Estrategia metabólica** en *S. pennellii* para mantener la homeostasis celular mediante intensidades altas y constantes en DREB (2071 genes) y NAC (1816 genes) (**Figura 6**).

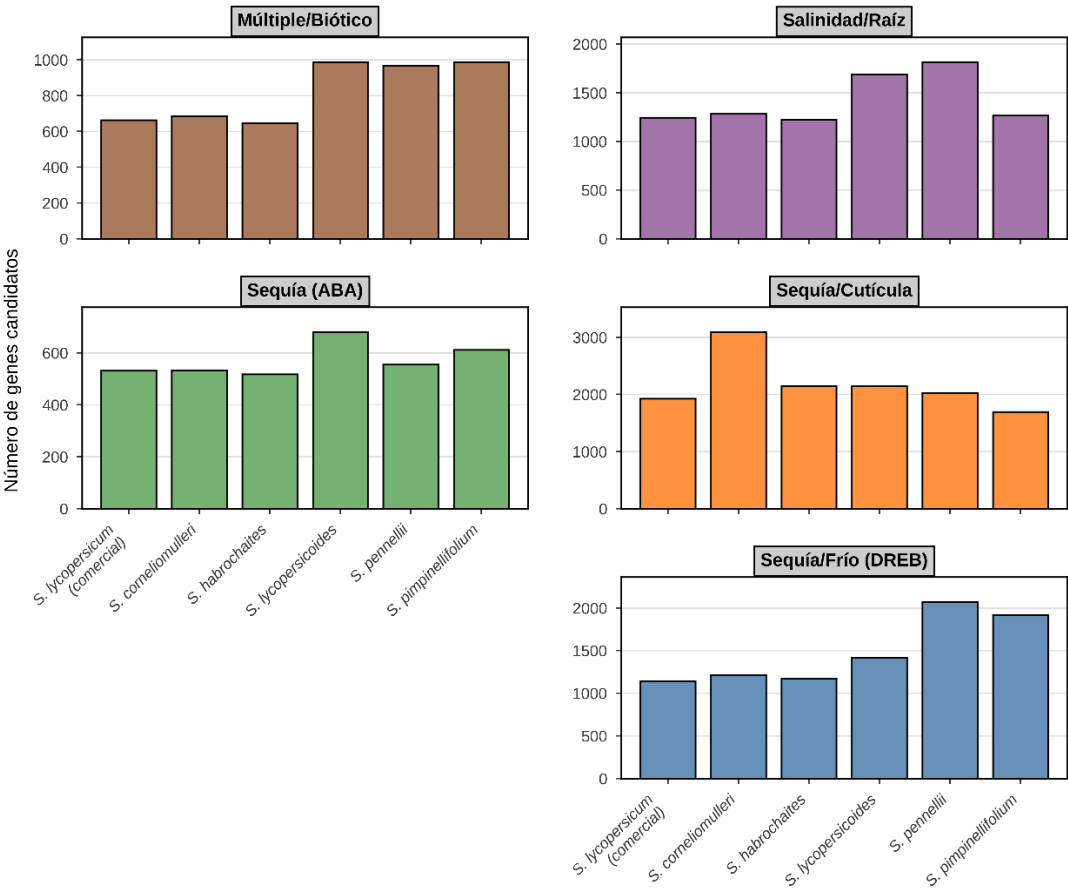


Figura 5. Perfiles de resistencia funcional de los resistomas por especie de tomate (silvestres y domesticado).

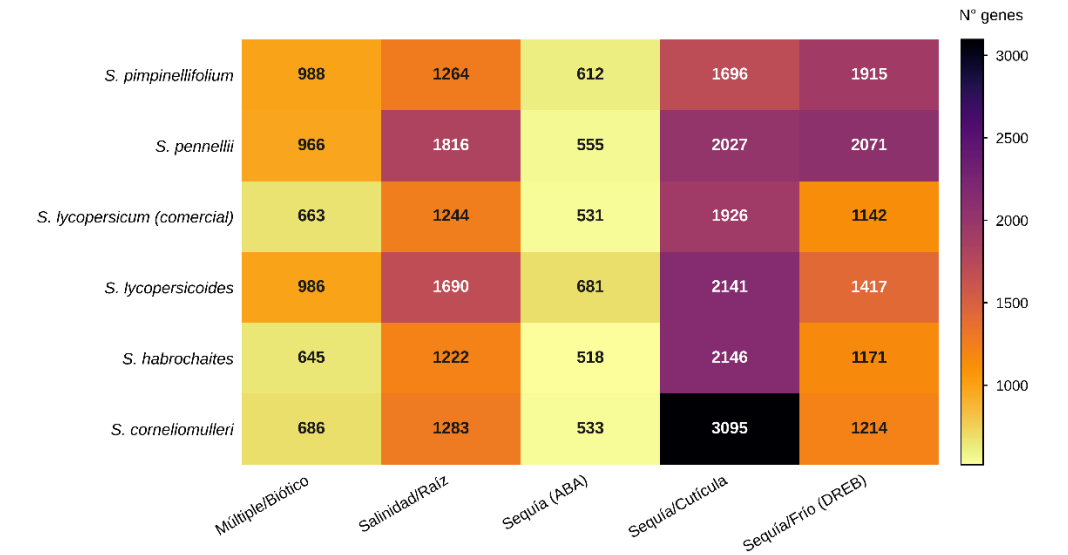
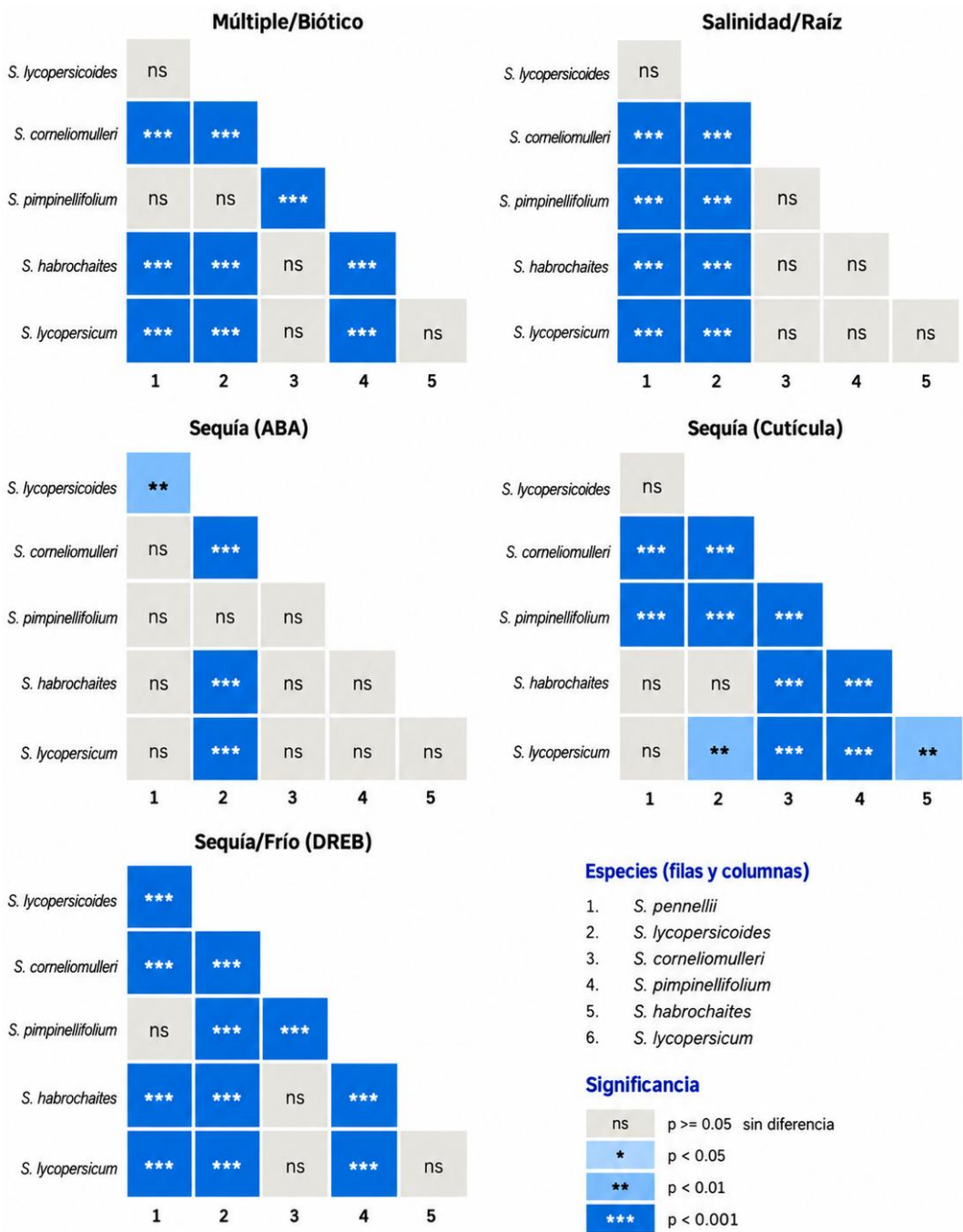


Figura 6. Heatmap de la intensidad de los genes de los resistomas por especie de tomate (silvestres y domesticado).

A partir de los conteos por familia se contrastó la abundancia de genes entre las especies dentro de cada familia génica. La comparación se realizó mediante la prueba exacta de Poisson con corrección de Holm y su resultado se presenta en la **Figura 7**, cuyo triángulo inferior recoge las quince comparaciones posibles entre las seis especies en cada familia. La intensidad del color azul codifica la significancia: a mayor intensidad, menor es la

probabilidad de que la diferencia observada se deba al azar (un asterisco, $p < 0.05$; dos, $p < 0.01$; tres, $p < 0.001$), mientras que el gris indica ausencia de diferencia significativa. Las seis especies siguen el mismo orden en los cinco paneles, de modo que una misma celda ocupa siempre la misma posición y el patrón de una familia puede compararse visualmente con el de las demás.



De esa manera, las cinco familias de genes resultaron significativas en la prueba global, pero el número de pares significativos varió, observándose que la diferenciación interespecífica se concentró en dos de las familias de genes que estuvieron asociadas a la sequía (Sequía (Cutícula) y Sequía/Frío con reguladores DREB)) teniendo como línea independiente a la familia de genes de Sequía con reguladores ABA que fue la más homogénea en las seis especies analizadas.

Es importante señalar, a partir de este resultado se desprende que en la familia dependiente de reguladores ABA, el *S. lycopersicum* solo difirió de *S. lycopersicoides* y es estadísticamente indistinguible de las cuatro especies silvestres restantes. Mientras que en la familia de respuesta Múltiple/Biótica no difirió de *S. habrochaites* ni de *S. corneliomulleri*. En cambio, en la familia dependiente de los reguladores DREB presentó un déficit significativo frente a *S. pennellii*, *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicoides* y, en la familia de genes de Sequía mediados por la cutícula difirió de cuatro de las cinco especies restantes, teniéndose que la erosión -medida así- no fue generalizada, localizándose en las familias de genes asociadas en las respuestas a sequía y frío.

3.5. Discusión

En cuanto a la planificación del proyecto de investigación, las disposiciones de muestreo resultaron óptimas, resultado que fue validado por el índice de Chao-1. Este indicador demostró que la baja diversidad de especies de tomate silvestre en la cuenca del río Rímac no fue resultado de un muestreo insuficiente, sino que refleja un detrimento real en la capacidad de carga biológica de la cuenca. Este empobrecimiento de la biodiversidad está estrechamente relacionado con la disponibilidad limitada de recursos hídricos y la alteración de los patrones climáticos locales que afectan la humedad del suelo. Este estado ecológico fue consistente con los datos de diversidad y dominancia obtenidos en las otras dos cuencas, lo que sugiere que la alta intervención antropogénica en el área del Rímac ha conducido a un empobrecimiento auténtico de la riqueza de especies locales (Moreno-Castillo, 2025; Vega-Jácome et al., 2017). Asimismo, los índices de riqueza como Menhinick, Margalef y alfa de Fisher fueron consistentemente menores en el río Rímac y mayores en el río Lurín, incluso con tamaños de muestra comparables. Esto confirma que la mayor diversidad en la cuenca del Lurín no es simplemente una función del número de individuos, sino el resultado de una mayor representatividad de es-

pecies y que estaría en función a la menor intervención antrópica en las riberas de la cuenca (Salmerón et al., 2015; Singini & Baso, 2025).

Un hallazgo significativo en este estudio se refiere a la distribución altitudinal de los especímenes. Se registraron colectas hasta los 3694 m s. n. m., sin encontrarse especies por encima de este límite. Esta observación difiere de registros previos de otros investigadores, quienes típicamente reportaron estas especies solo desde los 3000 m s. n. m. hacia pisos altitudinales inferiores (Arce, 2013), señalándose que *S. corneliomulleri* fue la única especie detectada a esta mayor altitud, lo que podría tener una explicación fundada en los cambios climáticos producidos por la alteración de los microhábitats locales y también por el calentamiento global que están ocasionando desplazamientos de especies hacia pisos altitudinales donde no se encontraban anteriormente, como ha reportado la literatura en otras latitudes (Moradi et al., 2025; Rezapouraghdam et al., 2024). De ser este el caso, entonces se tendría que redefinir las estrategias de conservación de especies silvestres y endémicas, orientando esfuerzos a la identificación de áreas con mayor resiliencia a los cambios del clima o, en su defecto a la adopción de estrategias de conservación itinerantes (Ludovicy et al., 2022).

Desde una perspectiva eco-analítica, la coexistencia de cuatro especies (*S. corneliomulleri*, *S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites* y *S. pennellii*) con alta uniformidad en las cuencas de los ríos Chillón y Lurín sugiere condiciones ecológicas significativamente más favorables. Estas áreas se caracterizan por una menor perturbación y una mayor variedad de microhábitats en comparación con el río Rímac, donde solo se registraron *S. corneliomulleri* y *S. pimpinellifolium* (Arce, 2013; Peralta et al., 2005; Ramírez-Ojeda et al., 2022). En consecuencia, las cuencas del Chillón y Lurín actúan como reservorios estratégicos de diversidad genética, lo que justifica la implementación de normativas proteccionistas nacionales (Congreso de la República del Perú, 2024), aunque, sin la implementación efectiva de un plan estratégico de manejo y conservación, se corre el riesgo de imitar la actual condición del río Rímac.

Por otra parte, el análisis bioinformático permitió identificar diferencias en la representación de familias de factores de transcripción y genes candidatos asociados con respuestas al estrés abiótico, no obstante, estos resultados no demuestran *per se* la existencia de estrategias fisiológicas diferenciadas. En ese orden de ideas, la mayor representación rela-

tiva de genes MYB asociadas con la categoría Sequía (cutícula) en *S. corneliomulleri* y de genes DREB y NAC en *S. pennellii* se interpreta como un patrón genómico putativo compatible respectivamente con una mayor contribución potencial de mecanismos vinculados con barreras cuticulares y regulación de la homeostasis celular, y no como una evidencia experimental de una estrategia estructural o estrategia metabólica.

Este análisis bioinformático proporcionó información referencial cuantitativa de la erosión genética causada por la domesticación de *S. lycopersicum*. La reducción observada en la especie domesticada (44,9% en los genes DREB y 31,5% en los genes NAC respecto de *S. pennellii*, la especie con mayor repertorio en ambas familias), explicaría la alta susceptibilidad de los tomates modernos a las fluctuaciones climáticas y sobre todo al estrés hídrico (Rezki et al., 2021). Indudablemente, esta pérdida de redundancia funcional representaría una amenaza para la seguridad alimentaria bajo escenarios de cambio climático, frente al cual, los resultados obtenidos sugieren dos vías evolutivas divergentes dentro del género: Evitación del estrés: en el cual *S. corneliomulleri* exhibió una inversión masiva en genes MYB (3095 genes) asociados con la síntesis de ceras y cutícula para prevenir la pérdida de agua y, la tolerancia celular: en donde *S. pennellii* mostró una expansión considerable de DREB (2071 genes) y NAC (1816 genes), lo que indicaría una capacidad superior para mantener la homeostasis celular bajo estrés abiótico severo (Calafiore et al., 2019; Pessoa et al., 2023), significando una oportunidad para nuevos estudios experimentales orientados hacia la dilucidación de esta expresión en el tomate domesticado.

Esta interpretación es biológicamente meritoria dado que estudios previos en *S. pennellii* han relacionado la tolerancia a ambientes áridos con diferencias en la composición de ceras cuticulares, observándose la expresión de genes asociados con la cutícula y la tolerancia a sequía y salinidad (Bolger et al., 2014). Sin embargo, es necesario indicar que extrapolarlo a *S. corneliomulleri* requiere de validación mediante técnicas de expresión génica, análisis químico de ceras y cutina, debiéndose hacer también mediciones fisiológicas bajo estrés. Por otro lado, los conteos obtenidos y comparados en este estudio no deben tomarse como equivalentes a absolutos, porque podrían estar afectados por la calidad y completitud de los ensamblajes, predicción de modelos génicos, redundancia proteica, versiones de las bases de datos, umbrales de similitud y la clasificación funcional aplicada.

Una limitación importante de este estudio fue que la identificación de los genes asociados con la tolerancia al estrés abiótico se realizó exclusivamente mediante análisis comparativo y anotación bioinformática *in silico* de los transcriptomas, obviando la corroboración de la expresión genética diferencial bajo condiciones de sequía, salinidad u otro tipo de estrés abiótico y tampoco se consideró si la presencia de estos genes se vinculaba con algún fenotipo de tolerancia. Por lo tanto, los genes y las familias: DREB, NAC y MYB identificados deben considerarse candidatos putativos y no como evidencia concluyente de causalidad, pues la presencia, expansión o anotación de alguna secuencia no implica necesariamente su transcripción y traducción que se asociaría con la respuesta fisiológica efectiva.

Esta aseveración es relevante en la medida que la explicación de la tolerancia al estrés en especies de tomate es un carácter complejo dependiente del genotipo, tipo de tejido, etapa del desarrollo fenológico, intensidad y duración del estrés y, sobre todo de la interacción del genotipo por tipo de ambiente. Así, en estudios con tomate silvestre, las diferencias transcriptómicas entre *S. pennellii* y *S. lycopersicum* se confirmaron con RT-qPCR y se asociaron con mediciones fisiológicas de pérdida de agua, contenido relativo de agua, daño oxidativo y conductancia estomática (Egea et al., 2018). Asimismo, en líneas de introgresión de *S. pennellii*, la identificación de genes candidatos se complementó con fenotipado bajo déficit hídrico durante las fases vegetativas y reproductivas (Pessoa et al., 2023), situación que perfectamente podría ser corroborada en futuros estudios, pudiendo ser validados mediante perfiles transcriptómicos de líneas tolerantes mediante RT-PCR, como lo recomiendan algunos autores (Gong et al., 2010; Shu et al., 2024). Consecuentemente, los resultados obtenidos en este estudio deben interpretarse como una priorización inicial de recursos genéticos y genes candidatos, cuya relevancia funcional debe verificarse mediante ensayos controlados de estrés, evaluación fenotípica (como potencial hídrico foliar, contenido relativo de agua, conductancia estomática, variabilidad de la acumulación de prolina, actividad antioxidante y, sobre todo, nivel de supervivencia, (Egea et al., 2018)) y análisis de expresión mediante RT-qPCR, teniendo genes referenciales previamente validados para cada tejido y condición experimental. Esta validación permitirá determinar si las diferencias observadas entre las especies de tomate silvestre y la especie comercial *S. lycopersicum* representan verdaderas

respuestas adaptativas y si los genes candidatos identificados podrían emplearse de manera confiable en programas de mejoramiento del tomate.

Precisamente, a la luz de estos resultados, para los programas de fitomejoramiento, se recomendaría a *S. pimpinellifolium* como la opción más inmediata por su condición de ancestro más cercano y su carga genética DREB, casi idéntica a la de *S. pennellii* (Egea et al., 2022; Paolo et al., 2021). No obstante, *S. corneliomulleri* debería ser considerada una fuente primaria para mejorar la vida poscosecha de tomate y la resistencia física a la sequía mediante la introgresión de sus alelos MYB únicos, evidenciado en este estudio. Estos hallazgos representan un paso significativo en la preparación ante escenarios ambientales inciertos, incluyendo variabilidad climática y disponibilidad hídrica limitada, y en la garantía de la resiliencia agrícola futura considerando que, el gobierno peruano ya inició procesos de fomento de mejora genética de especies clave para garantizar la seguridad alimentaria de la población (Ministerio del Ambiente, 2026).

Una consideración adicional es el posible efecto de la introgresión natural o de la hibridación interespecífica sobre los perfiles genómicos observados. Así, las cuencas de los ríos Chillón y Lurín presentaron coexistencia espacial para más de tres especies de *Solanum*, por lo que la simpatria crea una oportunidad ecológica para el intercambio génico, aunque no implica necesariamente que éste haya ocurrido. En el clado de tomates silvestres se han documentado individuos de ascendencia mixta y señales de hibridación histórica y, la proximidad geográfica se ha vinculado con una mayor probabilidad de introgresión, no obstante, también se reportaron barreras pre-cigóticas y post-cigóticas que impiden la formación de híbridos viables. Particularmente, los estudios poblacionales simpátricos en Perú han demostrado que la hibridación interespecífica es posible en algunos cruces, pero que la mayoría de ellos presentan barreras reproductoras y fallas en el desarrollo de las semillas (Baek et al., 2016; Beddows et al., 2017)

Esa es una razón por la cual no sería posible atribuir las expansiones o reducciones de las familias MYB, NAC o DREB exclusivamente a la adaptación local, domesticación o divergencia interespecífica, puesto que una fracción de la variación podría ser un reflejo del flujo génico, segregación ancestral incompleta o diferencias demográficas para cada grupo. En ese sentido, la confirmación de introgresión requerirá análisis estructural poblacional, genotificación de los múltiples individuos por población,

identificación de bloques haplotípicos, además de la comparación de poblaciones alopátricas de referencia.

4. Conclusiones

La caracterización de la biodiversidad y abundancia en las cuencas hidrográficas estudiadas reveló que la cuenca del Rímac fue la menos diversa, a pesar de la dominancia de *S. corneliomulleri*; por el contrario, la cuenca del Lurín destacó como la más diversa y equilibrada, representando un ecosistema óptimo para futuros esfuerzos de conservación orientados a preservar los recursos genéticos del tomate silvestre.

El reconocimiento taxonómico *in situ*, respaldado por el depósito y la verificación de muestras en el Herbario Botánico de la Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo, permitió identificar cuatro especies silvestres (*S. corneliomulleri*, *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium* y *S. pennellii*) en las tres cuencas evaluadas. Además, aunque no se encontraron diferencias cuantitativas significativas en la abundancia total entre las tres cuencas, la concentración de especímenes de *S. corneliomulleri* fue significativamente mayor que la de las otras especies registradas en estos hábitats.

El análisis bioinformático de los repertorios génicos de resistencia abiótica permitió construir un catálogo de factores de transcripción candidatos, identificando a *S. corneliomulleri* como la especie con la mayor concentración relativa de su repertorio en la familia MYB asociada a la biosíntesis de cutícula (45,4% de sus genes candidatos) y a *S. pennellii* como la de mayor repertorio total y mayor representación en las familias DREB y NAC. El déficit del tomate comercial (*S. lycopersicum*) no resultó generalizado: se localizó en las familias asociadas a la respuesta a sequía y frío, lo que orienta la reintroducción de variabilidad genética desde los parientes silvestres hacia esos grupos funcionales en particular.

Por último, en base a los resultados obtenidos, se proponen algunas opciones de trabajo futuro para maximizar el valor aplicado de este trabajo: (i) secuenciar los genomas completos de las especies identificadas (*S. corneliomulleri*, *S. habrochaites*, *S. pimpinellifolium* y *S. pennellii*) mediante tecnologías de lectura larga para obtener ensamblajes de alta calidad y mejorar la predicción de genes candidatos; (ii) analizar la expresión génica diferencial mediante ARN-seq y RT-qPCR bajo condiciones controladas de estrés abiótico (sequía, salinidad, frío) para validar funcionalmente los genes DREB,

NAC y MYB identificados; (iii) evaluar la variabilidad genética intraespecífica y estructura poblacional mediante marcadores moleculares de alta resolución (como microsatélites, SNP por genotipado por secuenciación, entre otros); (iv) validar fenotípicamente la resistencia a la sequía y salinidad mediante ensayos controlados que incluyan mediciones de potencial hídrico foliar, conductancia estomática, actividad antioxidante, acumulación de prolina, composición de ceras cuticulares y supervivencia y; (v) realizar estudios de conectividad genética y flujo génico entre cuencas y poblaciones simpátricas mediante análisis de ascendencia, pruebas de introgresión y modelamiento de dispersión de polen y semillas. Estos estudios permitirán transformar los candidatos putativos identificados en este trabajo en recursos genéticos validados.

Contribución de los autores

Conceptualización, O.M.S., J.J.V.O.; metodología, J.J.V.O., O.M.S.; software, R.A.D.L., R.R.R.R.; validación, J.R.R.V., G.L.V.O. y E.R.S.; análisis formal, J.J.V.O. y R.A.D.L.; investigación, J.J.V.O., O.M.S., G.L.V.O., R.R.R.R., E.R.S., R.A.D.L., J.R.R.V. y C.P.L.L. y D.F.C.A.; recursos, O.M.S., J.J.V.O., T.C.M.H.; curación de datos, O.M.S., J.R.R.V., T.C.M.H.; preparación del borrador original, J.J.V.O., O.M.S.; redacción: revisión y edición, J.J.V.O., O.M.S., G.L.V.O., R.R.R.R., E.R.S., R.A.D.L. y J.R.R.V., T.C.M.H., C.P.L.L., D.F.C.A.; visualización, J.J.V.O. y J.R.R.V.; supervisión, O.M.S., J.J.V.O.; administración del proyecto, J.J.V.O.; adquisición de fondos, J.J.V.O. Todos los autores han leído y aceptado la versión publicada del manuscrito.

Financiamiento: Esta investigación fue financiada por la Universidad Nacional Tecnológica de Lima Sur (UNTELS), R.C.U. N° 125-2024-UNTELS-CU.

Declaración de disponibilidad de datos

Los datos originales presentados en el estudio, incluyendo los puntos de muestreo geográfico y los recuentos de abundancia de especies, están disponibles dentro del artículo y sus materiales suplementarios. Las secuencias genómicas y los datos bioinformáticos del "resistoma" se analizaron utilizando bases de datos públicas del NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets>) y de la *Sol Genomics Network* (<https://solgenomics.net/>).

Agradecimientos

Al Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) por otorgar el permiso de investigación y colecta mediante la Resolución RD N° D000148-2025-MIDAGRI-SERFOR-DGGSPFFS-DGSPF, del 7 de agosto de 2025 (código AUT-IFL-2025-076). Asimismo, expresamos nuestra gratitud al Herbario Botánico de la Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo (UNPRG) por su apoyo en la identificación taxonómica. Un agradecimiento especial al Ing. Tulio Cecilio Medina Hinostroza y al Blgo. David Eduardo Castro Garro por su respaldo técnico y apoyo institucional.

Conflictos de interés: Los autores declaran no tener conflictos de interés.

Declaraciones éticas

Todas las colectas biológicas se realizaron bajo el marco legal del gobierno peruano. El permiso para la extracción de recursos forestales y de fauna silvestre fue otorgado por el Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) mediante la Resolución RD N° D000148-2025-MIDAGRI-SERFOR-DGGSPFFS-DGSPF, del 07 de agosto de 2025 (código AUT-IFL-2025-076). El proyecto fue aprobado por el Consejo Universitario de la UNTELS (Resolución R.C.U. N° 125-2024-UNTELS-CU).

ORCID:

O. Marín-Sánchez : <https://orcid.org/0000-0003-2912-1191>

R. A. Daga-López : <https://orcid.org/0000-0002-3105-1594>

G. L. Vilchez-Ochoa : <https://orcid.org/0000-0002-3792-0092>

R. Rafael-Rutte : <https://orcid.org/0000-0003-2411-0223>

E. R. Schneir : <https://orcid.org/0000-0002-9413-2308>

J. R. Rijalva Vela : <https://orcid.org/0000-0002-3315-2153>

T. C. Medina-Hinostroza : <https://orcid.org/0009-0005-3872-3399>

D. F. Carlos-Acosta : <https://orcid.org/0000-0002-3011-2156>

C. Pocco-Llamccaya : <https://orcid.org/0009-0005-5592-7772>

J. J. Vértiz-Osores : <https://orcid.org/0000-0003-2774-1207>

Referencias bibliográficas

- Agresti, A. (2013). *Categorical data analysis* (3rd ed.). John Wiley & Sons.
- Arce, P. G. (2013). Distribución geográfica de los tomates silvestres (*Solanum* L. sect. *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.: Solanaceae) Geographical distribution of wild tomatoes (*Solanum* L. sect. *Lycopersicon* (Mill.) Wettst. *Arnaldia*, 20(2), 301–314.
- Baek, Y. S., Royer, S. M., Broz, A. K., Covey, P. A., López-Casado, G., Nuñez, R., Kear, P. J., Bonierbale, M., Orillo, M., Van Der Knaap, E., Stack, S. M., McClure, B., Chetelat, R. T., & Bedinger, P. A. (2016). Interspecific reproductive barriers between sympatric populations of wild tomato species (*Solanum* section *Lycopersicon*). *American Journal of Botany*, 103(11), 1964–1978. <https://doi.org/10.3732/AJB.1600356>
- Beddows, I., Reddy, A., Kloesges, T., & Rose, L. E. (2017). Population Genomics in Wild Tomatoes—The Interplay of Divergence and Admixture. *Genome Biology and Evolution*, 9(11), 3023–3038. <https://doi.org/10.1093/GBE/EBV224>
- Bolger, A., Scossa, F., Bolger, M. E., Lanz, C., Maumus, F., Tohge, T., Quesneville, H., Alseekh, S., Sørensen, I., Lichtenstein, G., Fich, E. A., Conte, M., Keller, H., Schneeberger, K., Schwacke, R., Ofner, I., Vrebalov, J., Xu, Y., Osorio, S., ... Fernie, A. R. (2014). The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii*. *Nature Genetics*, 46(9), 1034–1038. <https://doi.org/10.1038/NG.3046>;TECHMETA
- Calafiore, R., Aliberti, A., Ruggieri, V., Olivieri, F., Rigano, M. M., & Barone, A. (2019). Phenotypic and molecular selection of a superior *solanum pennellii* introgression sub-line suitable for improving quality traits of cultivated tomatoes. *Frontiers in Plant Science*, 10, 437141. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2019.00190>
- Chiş, A. A., Rus, L. L., Morgovan, C., Arseniu, A. M., Frum, A., Vonică-Ţincu, A. L., Gligor, F. G., Mureşan, M. L., & Dobrea, C. M. (2022). Microbial Resistance to Antibiotics and Effective Antibiotherapy. *Biomedicines*, 10(5), 1121. <https://doi.org/10.3390/biomedicines10051121>
- Congreso de la República del Perú. (2021). *Ley N° 31111 que modifica la Ley 29811, Ley que establece la moratoria al ingreso y producción de organismos vivos al territorio nacional por un período de 15 años, a fin de establecer la moratoria hasta el 31 de diciembre de 2035*. <https://busquedas.elperuano.pe/dispositivo/NL/1917468-1>
- Congreso de la República del Perú. (2024). *Ley que declara de interés nacional la protección, conservación y recuperación de los ecosistemas de la cuenca hidrográfica del río Lurín - Ley - N° 32025*. Portal Del Congreso de La República Del Perú. <https://busquedas.elperuano.pe/dispositivo/NL/2288660-3>
- Egea, I., Albaladejo, I., Meco, V., Morales, B., Sevilla, A., Bolarin, M. C., & Flores, F. B. (2018). The drought-tolerant *Solanum pennellii* regulates leaf water loss and induces genes involved in amino acid and ethylene/jasmonate metabolism under dehydration. *Scientific Reports*, 8(1), 2791. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21187-2>
- Egea, I., Estrada, Y., Flores, F. B., & Bolarin, M. C. (2022). Improving production and fruit quality of tomato under abiotic stress:

- Genes for the future of tomato breeding for a sustainable agriculture. *Environmental and Experimental Botany*, 204(2), 105086. <https://doi.org/10.1016/j.enxvexbot.2022.105086>
- Gao, L., Gonda, I., Sun, H., Ma, Q., Bao, K., Tieman, D. M., Burzynski-Chang, E. A., Fish, T. L., Stromberg, K. A., Sacks, G. L., Thannhauser, T. W., Foolad, M. R., Diez, M. J., Blanca, J., Canizares, J., Xu, Y., van der Knaap, E., Huang, S., Klee, H. J., ... Fei, Z. (2019). The tomato pan-genome uncovers new genes and a rare allele regulating fruit flavor. *Nature Genetics*, 51(6), 1044–1051. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0410-2>
- García-Morales, S., Gómez-Merino, F. C., Trejo-Téllez, L. I., & Herrera-Cabrera, É. B. (2013). Transcription factors involved in molecular responses of plants to osmotic stress. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(2), 105–115.
- Gobierno del Perú. (2011). *Ley N.º 29811 - Ley que establece la moratoria al ingreso y producción de organismos vivos modificados al territorio nacional por un periodo de 10 años*. <https://www.gob.pe/institucion/minam/normas-legales/3595-29811>
- Golldack, D., Lüking, I., & Yang, O. (2011). Plant tolerance to drought and salinity: stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network. *Plant Cell Reports*, 30(8), 1383–1391. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1068-0>
- Gong, P., Zhang, J., Li, H., Yang, C., Zhang, C., Zhang, X., Khurram, Z., Zhang, Y., Wang, T., Fei, Z., & Ye, Z. (2010). Transcriptional profiles of drought-responsive genes in modulating transcription signal transduction, and biochemical pathways in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 61(13), 3563–3575. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERQ167>
- Guedes Corrêa, L. G., Riaño-Pachón, D. M., Guerra Schrago, C., Vicentini dos Santos, R., Mueller-Roeber, B., & Vincentz, M. (2008). The Role of bZIP Transcription Factors in Green Plant Evolution: Adaptive Features Emerging from Four Founder Genes. *PLOS ONE*, 3(8), e2944. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0002944>
- Herman, B. (2022). *Evaluation of methods for monitoring herbaceous vegetation*. ERDC. <https://doi.org/10.21079/11681/45100>
- Hivert, G., Davidovich-Rikanati, R., Bar, E., Sitrit, Y., Schaffer, A., Dudareva, N., & Lewinsohn, E. (2020). Prenyltransferases catalyzing geranyldiphosphate formation in tomato fruit. *Plant Science*, 296, 110504. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2020.110504>
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6(2), 65–70.
- Jakoby, M., Weisshaar, B., Dröge-Laser, W., Vicente-Carbajosa, J., Tiedemann, J., Kroj, T., & Parcy, F. (2002). bZIP transcription factors in Arabidopsis. *Trends in Plant Science*, 7(3), 106–111. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02223-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02223-3)
- Jin, X. F., Xiong, A. S., Peng, R. H., Liu, J. G., Gao, F., Chen, J. M., & Yao, Q. H. (2010). OsAREB1, an ABRE-binding protein responding to ABA and glucose, has multiple functions in Arabidopsis. *BMB Reports*, 43(1), 34–39. <https://doi.org/10.5483/BMBRep.2010.43.1.034>
- Ludovicy, S., Noroozi, J., Semenchuk, P., Moser, D., Wessely, J., Talebi, A., & Dullinger, S. (2022). Protected area network insufficiently represents climatic niches of endemic plants in a Global Biodiversity Hotspot. *Biological Conservation*, 275(6), 109768. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109768>
- Ministerio del Ambiente. (2023). *Decreto Supremo N.º 012-2023-MINAM - Normas y documentos legales - Ministerio del Ambiente*. Plataforma Del Estado Peruano. <https://www.gob.pe/institucion/minam/normas-legales/4985758-012-2023-minam>
- Ministerio del Ambiente. (2026). R.M. N.º D000068-2026-MINAM-DM. *El Peruano*, 3–4. <https://busquedas.elperuano.pe/dispositivo/NL/2493598-1>
- Moradi, H., Noroozi, J., & Fourcade, Y. (2025). Plant endemic diversity in the Irano-Anatolian global biodiversity hotspot is dramatically threatened by future climate change. *Biological Conservation*, 302(5), 110963. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110963>
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA.
- Moreno-Castillo, K. R. (2025). *Rehabilitation of the Rimac river* [The University of Arizona].
- Naciones Unidas. (2015). *Objetivos y metas de desarrollo sostenible - Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS)*. <https://www.un.org/sustainabledevelopment/es/objetivos-de-desarrollo-sostenible/>
- Nagy, O., Nuez, I., Savisaar, R., Peluffo, A. E., Yassin, A., Lang, M., Stern, D. L., Matute, D. R., David, J. R., & Courtier-Orgogozo, V. (2018). Correlated evolution of two copulatory organs via a single cis-regulatory nucleotide change. *Current Biology*, 28(21), 3450–3457.
- Paolo, C., Débora Pamela, A., Elizabeth, T., & Guillermo Raúl, P. (2021). Structural and functional analysis of two sHSP subfamilies in tomato ripening. *Plant Gene*, 27, 100297. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2021.100297>
- Peralta, I., Knapp, S., Spooner, D., & Lammers, T. (2005). New species of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*: *Solanaceae*) from Northern Peru. *Systematic Botany*, 30(2), 424–434.
- Pessoa, H. P., Dariva, F. D., Copati, M. G. F., de Paula, R. G., de Oliveira Dias, F., & Gomes, C. N. (2023). Uncovering tomato candidate genes associated with drought tolerance using *Solanum pennellii* introgression lines. *PLOS ONE*, 18(6), e0287178. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0287178>
- Przyborowski, J., & Wilenski, H. (1940). Homogeneity of results in testing samples from Poisson series with an application to testing clover seed for dodder. *Biometrika*, 31(3–4), 313–323.
- Ramírez-Ojeda, G., Rodríguez-Pérez, J. E., Rodríguez-Guzmán, E., Sahagún-Castellanos, J., Chávez-Servia, J. L., Peralta, I. E., & Barrera-Guzmán, L. Á. (2022). Distribution and Climatic Adaptation of Wild Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Populations in Mexico. *Plants*, 11(15), 2007. <https://doi.org/10.3390/PLANTS11152007>
- Rezaporaghdam, H., Hidalgo-García, D., & Karatepe, O. M. (2024). Rising temperatures and sinking hopes: An in-depth analysis of the interplay between climate change, land use patterns, and the desiccation of a global biosphere reserve. *Environmental Development*, 52(6), 101084. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2024.101084>
- Rezk, A., Abhary, M., & Akhkh, A. (2021). Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Breeding Strategies for Biotic and Abiotic Stresses. *Advances in Plant Breeding Strategies: Vegetable Crops: Volume 9: Fruits and Young Shoots*, 363–405. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66961-4_10
- Salmerón, A., Gonzales, A., Barbán, L., & Álvarez, L. O. (2015). Abundancia y diversidad de plantas leñosas en áreas de bosques semidecíduos micrófilos, sometidos a diferentes niveles de perturbaciones antrópicas. *Foresta Veracruzana*, 17(2), 11–20.
- Schouten, H. J., Tikunov, Y., Verkerke, W., Finkers, R., Bovy, A., Bai, Y., & Visser, R. G. F. (2019). Breeding Has Increased the Diversity of Cultivated Tomato in The Netherlands. *Frontiers in Plant Science*, 10, 500236. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2019.01606>
- Seo, P. J., Lee, S. B., Suh, M. C., Park, M. J., & Park, C. M. (2011). The MYB96 transcription factor regulates cuticular wax biosynthesis under drought conditions in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 23(3), 1138–1152. <https://doi.org/10.1105/TPC.111.083485>
- Shu, J., Zhang, L., Liu, G., Wang, X., Liu, F., Zhang, Y., & Chen, Y. (2024). Transcriptome Analysis and Metabolic Profiling Reveal the Key Regulatory Pathways in Drought Stress Responses and Recovery in Tomatoes. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(4), 2187. <https://doi.org/10.3390/IJMS25042187/51>

- Singini, E. J., & Baso, N. C. (2025). Land use change, invasive species, and climate change: Drivers of biodiversity decline across IUCN conservation categories. *South African Journal of Botany*, 180, 730–739. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2025.03.048>
- Tang, X., Xue, Y., Cao, D., Luan, X., Zhao, K., Liu, Q., Ren, Y., Zhu, Z., Li, Y., & Liu, X. (2023). Identification of candidate genes for drought resistance during soybean seed development. *Agriculture*, 13. <https://doi.org/10.3390/AGRICULTURE13050949>
- Vega-Jácome, F., Lavado-Casimiro, W. S., & Felipe-Obando, O. G. (2017). Assessing hydrological changes in a regulated river system over the last 90 years in Rimac Basin (Peru). *Theoretical and Applied Climatology*, 132(1), 347–362. <https://doi.org/10.1007/s00704-017-2084-y>
- Villanueva-Gutierrez, E. E., Johansson, E., Prieto-Linde, M. L., Centellas Quezada, A., Olsson, M. E., & Geleta, M. (2022). Simple Sequence Repeat Markers Reveal Genetic Diversity and Population Structure of Bolivian Wild and Cultivated Tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.). *Genes*, 13(9), 1505. <https://doi.org/10.3390/GENES13091505/S1>
- Yoshida, T., Fujita, Y., Sayama, H., Kidokoro, S., Maruyama, K., Mizoi, J., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2010). AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 67(4), 672–685. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3113.2009.04092.X>
- Zsögön, A., Čermák, T., Naves, E. R., Notini, M. M., Edel, K. H., Weinl, S., Freschi, L., Voytas, D. F., Kudla, J., & Peres, L. E. P. (2018). De novo domestication of wild tomato using genome editing. *Nature Biotechnology*, 36(12), 1211–1216. <https://doi.org/10.1038/nbt.4272>