



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIOTECNOLOGÍA AGRÍCOLA



**ASOCIACIONES ENTRE REGIONES GENÓMICAS Y CARACTERES
ASOCIADOS A TOLERANCIA DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) AL
ESTRÉS HÍDRICO**

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS EN BIOTECNOLOGÍA AGRÍCOLA

PRESENTA:

MARIA ISABEL ISIDRO ANTONIO

BAJO LA DIRECCIÓN DE:

DR. CARLOS LEOPOLDO CÍNTORA GONZÁLEZ



**Maestría en Ciencias
en Biotecnología Agrícola**



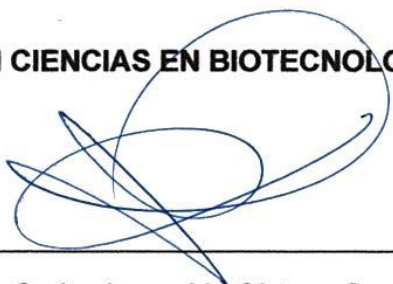
Chapingo, México, mayo de 2026

**ASOCIACIONES ENTRE REGIONES GENÓMICAS Y CARACTERES
ASOCIADOS A TOLERANCIA DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) AL
ESTRÉS HÍDRICO**

Tesis realizada por **Maria Isabel Isidro Antonio** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS EN BIOTECNOLOGÍA AGRÍCOLA

DIRECTOR:



Dr. Carlos Leopoldo Cíntora González

ASESORA:



Dra. Margarita Gisela Peña Ortega

ASESOR:



Dr. Jaime Sahagún Castellanos

Chapingo, México, mayo de 2026

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (Secihti) por brindarme el financiamiento para la realización de mis estudios de maestría.

A la Universidad Autónoma Chapingo y al Instituto de Horticultura por mi formación como Maestro en Ciencias en Biotecnología Agrícola.

Al Dr. Carlos Leopoldo Cíntora González con mi respeto y admiración, por su apoyo para la realización de este trabajo, su orientación en las etapas de investigación para tomar las mejores decisiones y sobre todo por su confianza.

A la Dra. Margarita Gisela Peña Ortega por su apoyo y orientación en las etapas de investigación para la mejora del presente trabajo.

Al Dr. Jaime Sahagún Castellanos por su apoyo y orientación en las etapas de investigación para la mejora del presente trabajo.

Al Dr. Juan Enrique Rodríguez Pérez por proveer materiales genéticos, por las facilidades para instalación y evaluación del experimento de campo, así como por sus amables sugerencias.

A Jorge Luis Sánchez Galicia por su apoyo en la realización del trabajo de la etapa experimental.

A mi amigo Uriel López por recibirme durante la maestría, sin él no hubiese sido posible la realización de esta maestría.

A mis compañeros y amigos del posgrado, especialmente a Miguel, Ceci, Elo, Cony, Ismael, Alex, Mary, por su colaboración en la preparación, establecimiento y registro de datos experimentales.

A José Guadalupe por formar de mi equipo como parte de su investigación en PROFONI.

A todos los chicos de licenciatura que formaron parte de este gran experimento.

A todos aquellos que formaron parte de esta bella etapa de mi vida, por su acompañamiento y palabras de aliento.

DEDICATORIA

A mis padres Julia y Guillermo por ser el pilar fundamental de todo lo que soy en mi formación tanto académica como personal, por ser mi guía, por su valentía, esfuerzo, apoyo y amor incondicional.

A mi hija Ingrid Marlene, por darme la fuerza de seguir adelante, por ser mi motivación de no detenerme, sobre todo por su amor y comprensión.

A mis hermanos Guillermo, Sofía, Salomón, Abraham por su amor, apoyo y palabras de aliento para alcanzar mis metas.

A mi sobrino Karim por sus alegrías y momentos especiales compartidos.

A mis amigas y amigos del posgrado y de Chapingo, que durante todo este tiempo estuvieron ahí, con los que pude disfrutar cada momento de mi estancia en la Universidad y que se han convertido en mi familia por elección.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: María Isabel Isidro Antonio

Fecha de nacimiento: 4 de julio 1997

Lugar de nacimiento: Arroyo tinta, Santiago Jocotepec, Oaxaca, México.

CURP: IIAI970704MOCSNS03

Profesión: Agrónoma en Horticultura Protegida

Cédula profesional: 14362422



Desarrollo académico

Licenciatura: 2015-2019. Universidad Autónoma Chapingo

Preparatoria Agrícola Chapingo: 2012-2015

ÍNDICE

RESUMEN.....	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVO	3
3. HIPÓTESIS.....	3
4. REVISIÓN DE LITERATURA	4
4.1. Importancia del tomate	4
4.2. Impacto y mecanismos de tolerancia a estrés hídrico	5
4.3. Estrategias de mejoramiento genético para tolerancia a estrés hídrico	8
4.4. Genotipificación por secuenciación (GBS)	10
4.5. Análisis de asociación genómica (GWAS).....	11
5. MATERIALES Y MÉTODOS	12
5.1. Fase de fenotipado	12
5.1.1. Diseño experimental	13
5.1.2. Caracteres evaluados.....	14
5.2. Fase De Genotipificado	15
5.2.1. Extracción de ADN	15
5.2.2. Secuenciación del genoma	16
5.2.3. Análisis de asociación genómica.....	16
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	19
7. CONCLUSIONES.....	27
8. LITERATURA CITADA.....	28
9. ANEXO	41

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de SNPs identificados de acuerdo con el carácter evaluado área foliar en 68 líneas de tomate.....	21
---	----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico área foliar construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate. Los marcadores significativos están ubicados por encima del $-\text{Log}_{10}(\text{P-value}) > 4$, después de la línea roja.	21
Figura 3. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico longitud de raíz construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate.	22
Figura 2. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico diferencia de altura construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate.	22
Figura 4. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico peso seco de raíz construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate.	23

RESUMEN

ASOCIACIONES ENTRE REGIONES GENÓMICAS Y CARACTERES ASOCIADOS A TOLERANCIA DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) AL ESTRÉS HÍDRICO.

A nivel mundial, una de las principales problemáticas para la producción agrícola es el estrés hídrico. Ésta adquiere mayor relevancia en cultivos como el tomate, cuya importancia económica es alta. El aumento de la sequía en México y la limitada disponibilidad de agua, han derivado en el desarrollo de variedades con mayor tolerancia al déficit hídrico. El objetivo de la presente investigación fue identificar a través de genotipificado por secuenciación y análisis de asociación genómica, asociaciones entre regiones genómicas y factores de tolerancia al estrés hídrico en líneas de tomate durante la etapa de plántula. El estudio fue realizado en el invernadero del Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo. Se utilizaron 68 líneas homocigóticas de tomate, las cuales fueron sometidas a diferentes condiciones de humedad: riego normal y estrés hídrico. Los caracteres fenotípicos evaluados fueron los relacionados con crecimiento y desarrollo: altura de plántula, longitud de raíz, materia seca y área foliar. Previamente se efectuó la extracción y secuenciación de ADN para identificar SNPs (polimorfismos de nucleótido simple). Finalmente se detectaron 6 SNPs asociados con características relacionadas con la tolerancia al déficit hídrico mediante los análisis GWAS.

Palabras clave: GWAS, genotipificado, estrés, tolerancia, SNP

Tesis de Maestría en Ciencias en Biotecnología Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo

Autor: Maria Isabel Isidro Antonio

Director: Dr. Carlos Leopoldo Cíntora González

ABSTRACT

ASSOCIATIONS BETWEEN GENOMIC REGIONS AND TRAITS ASSOCIATED WITH TOMATO (*Solanum lycopersicum* L.) TOLERANCE TO WATER STRESS.

Globally, water stress is one of the main challenges facing agricultural production. This issue is particularly significant for crops such as tomatoes, which are of high economic importance. The increase in drought in Mexico and the limited availability of water have led to the development of varieties with greater tolerance to water deficit. The objective of this study was to identify, through sequencing-based genotyping and genomic association analysis, associations between genomic regions and water stress tolerance factors in tomato lines during the seedling stage. The study was conducted in the greenhouse at the Experimental Agricultural Field of the Autonomous University Chapingo. Sixty-eight homozygous tomato lines were used and subjected to different moisture conditions: normal irrigation and water stress. The phenotypic traits evaluated were those related to growth and development: seedling height, root length, dry matter, and leaf area. DNA extraction and sequencing were performed beforehand to identify SNPs (single nucleotide polymorphisms). Finally, 6 SNPs associated with traits related to water deficit tolerance were detected through GWAS analyses.

Keywords: GWAS, genotyping, stress, tolerance, SNP

Thesis of Master in Science in Agriculture Biotechnology, Universidad Autónoma Chapingo

Author: Maria Isabel Isidro Antonio

Advisor: Dr. Carlos Leopoldo Cíntora González

1. INTRODUCCIÓN

El agua es un recurso vital y limitado que se encuentra bajo intensa presión, con tendencia a la degradación, aumentando su escasez en los últimos 50 años (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO], 2011). Se considera que un país experimenta estrés hídrico cuando su consumo de recursos hídricos renovables excede el 20 %. Con base en este criterio, en el año 1998, se determinó que 36 países, equivalente al 23 %, se encontraban en situación de estrés hídrico (FAO, 2002). Durante el periodo 2015 y 2022 el estrés hídrico global se mantuvo en el 18.1 % en promedio (FAO, 2022).

El estrés hídrico es causado por varios factores entre estos el crecimiento demográfico, el cambio climático, el uso agrícola y la contaminación del agua, entre otros. En México el nivel de estrés se mantuvo en 29.87 % durante 2010 mientras que para 2020, el mismo aumentó a 44.82 % (AQUASTAT-FAO, 2022). De acuerdo con este criterio, el país se ubica cerca de tener disponible sólo la mitad del agua requerida para satisfacer todas las necesidades de una población (Ratings, 2024).

De acuerdo con el informe de la UNESCO (2024), la agricultura desempeña un papel fundamental en el impulso del desarrollo socioeconómico, esencial para fomentar un crecimiento sostenible, mejorar los medios de vida y generar empleo. Sin embargo, con lo que respecta al consumo de agua, a nivel mundial el sector agrícola es el mayor consumidor con aproximadamente el 70 % (Banco mundial, 2022; UNESCO, 2024); en el caso de México, el consumo a nivel nacional para tal rubro corresponde a aproximadamente 67.83 % CONAGUA (2021). Dentro del territorio nacional se consideran dos terceras partes como zonas áridas o semiáridas, incrementando así la vulnerabilidad ante la sequía, y con presión hídrica alta o muy alta en 71 % del mismo.

En el sector agrícola destaca la producción de hortalizas, sobresaliendo en 2022 el tomate como la hortaliza más producida en todo el mundo, con una producción de 186 millones de toneladas métricas, ocupando el segundo lugar la cebolla, seguida del pepino (Orús, 2024). México no es la excepción, al tener también como principal hortaliza al tomate, con una producción de 3 millones 724 mil toneladas, seguido del chile y el pepino (SIAP, 2025). Durante el cultivo, el tomate está sujeto a estreses bióticos y abióticos; uno de los principales es el estrés por sequía el cual afecta su crecimiento y desarrollo, así como características moleculares, bioquímicas, fisiológicas y morfológicas (Seleiman et al., 2021; Weng et al., 2023), considerándose un cultivo demasiado sensible el estrés hídrico (Putti et al., 2023).

De acuerdo con lo anterior, por la problemática de disponibilidad de agua en México y por la relevancia del cultivo, es crucial desarrollar estrategias de mejoramiento genético que permitan reducir el impacto de tal problemática sobre el cultivo.

En consecuencia, la generación de plantas con cierta tolerancia al estrés por falta de agua es primordial, ya que, de acuerdo con datos actuales (FAO, 2022; Ratings, 2024), en el futuro será inevitable que los cultivos pasen por estrés biótico, o abiótico como la sequía. Este tipo de plantas es importante ya que las mismas pueden usar el agua eficazmente, hacer la agricultura más sostenible y productiva, así como ayudar a lidiar con los problemas del cambio climático incluyendo el de la falta de agua (Chiwina et al., 2024; Burato et al., 2025). También, al depender menos del riego, esto puede significar una reducción en los costos de producción para los agricultores, incluyendo gastos en agua y energía.

El objetivo de esta investigación es estudiar diferentes líneas de tomate, desarrolladas en el programa de mejoramiento genético de tomate de la

Universidad Autónoma Chapingo, con respecto a su capacidad para desarrollarse de manera favorable bajo condiciones de estrés hídrico. A través del estudio de asociación a nivel genoma (GWAS), se busca identificar regiones genómicas posiblemente asociadas con la tolerancia al estrés hídrico, con el fin de apoyar a las estrategias de mejoramiento genético de este cultivo.

2. OBJETIVO

Buscar e identificar posibles asociaciones entre regiones genómicas y factores de tolerancia al estrés hídrico en 68 líneas de tomate, mediante la técnica de genotipificado vía secuenciación (genotyping by-sequencing) y llevar a cabo un análisis de asociación genómica (Genome Wide Association Study, GWAS) entre regiones genómicas y caracteres fenotípicos, durante la etapa de plántula.

3. HIPÓTESIS

Existe asociación entre regiones genómicas y factores de tolerancia al estrés hídrico, la cual puede ser identificada mediante el estudio genómico de regiones completas, GWAS (Genome-Wide Association Studies).

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1. Importancia del tomate

Una de las hortalizas más relevantes a nivel mundial y en México es el tomate, conocido por su versatilidad en la cocina y su aporte nutricional. En 2024, el cultivo de tomate en México experimentó un crecimiento del 2.3 % en comparación con el periodo anterior, alcanzando una producción total de 3 millones 724 mil toneladas. Esta producción no sólo destaca al país en el contexto global, sino que también posiciona a México como el séptimo productor a nivel mundial y el principal exportador del fruto (SIAP, 2025). El análisis de la producción del tomate revela que 2024 se convierte en el segundo año con la mayor producción del decenio, sólo superada por 2018, cuando se produjeron 3 millones 781 mil toneladas (SIAP, 2025). En el ámbito de productos agropecuarios generadores de divisas, el tomate ocupó el tercer lugar en 2024, generando ingresos por 2,724 millones de dólares, lo que representa un aumento del 11.6 % en comparación con el año anterior (SADER, 2024). Estos datos reflejan la importancia económica del cultivo, especialmente en un país donde la agricultura juega un papel crucial en la economía nacional.

Las principales entidades productoras de tomate en México son Sinaloa, San Luis Potosí y Michoacán, seguidas por Baja California, Zacatecas y Sonora (SIAP, 2025). Sin embargo, estas regiones enfrentan retos significativos, como la calidad y disponibilidad del agua, lo que pone en riesgo su producción. Mantener y mejorar la calidad de la producción de tomate es fundamental, tanto para la economía nacional como para el mercado internacional, por lo que es vital abordar estos desafíos para asegurar la sostenibilidad del cultivo en el futuro.

La situación resulta alarmante al notar que, de las entidades federativas con producción de tomate, Sinaloa, Baja California y Sonora, están bajo niveles de riesgo atribuibles a la sequía. Basándose en datos reales, los de abril de 2015 y reportados por el monitor de sequía en México (MSM) indicaron que Baja

California fue la única que presentó sequías extrema y severa, con un 19.9 % y 34.4 %, respectivamente, en 100 % de su territorio. Asimismo, el monitor reportó 14.49 % del territorio nacional con algún grado de sequía. En contraste, durante abril de 2025 el MSM reportó 46.5 % del territorio nacional con algún nivel de sequía, lo que hizo notar el aumento considerable, de 32 %, de tal condición. La información de este año califica a estados como Chihuahua, Sinaloa, Sonora, Coahuila y Baja California como sujetos a sequía extrema y excepcional.

Sinaloa destaca como un importante productor de tomate en México, representando una parte significativa de la producción agrícola del país; de acuerdo con la CONAGUA (2021), también genera el mayor consumo de agua del país, seguido de Sonora y otros 5 estados más que, en conjunto, representan aproximadamente la mitad del consumo del recurso hídrico nacional. Los informes de sequía por el MSM, mostrando el caso extremo de Sinaloa, ponen de manifiesto una intersección crítica entre la agricultura y la gestión de los recursos hídricos. A medida que el principal estado productor de tomate lidia con la escasez de agua, se vuelve cada vez más urgente la necesidad de explorar prácticas agrícolas sostenibles que hagan uso eficiente del agua, así como el desarrollo de cultivares que posean tolerancia al estrés hídrico. Esto va más allá de garantizar la viabilidad del cultivo de tomate, sino que también aborda las implicaciones más amplias del uso del agua en medio de las condiciones climáticas cambiantes.

4.2. Impacto y mecanismos de tolerancia a estrés hídrico

De acuerdo con Taiz y Zeiger (2022), el estrés es un factor externo que impacta negativamente en el crecimiento de las plantas; el estrés hídrico se manifiesta de diversas maneras, afectando crucialmente el desarrollo y la funcionalidad de las plantas. Entre algunos de sus efectos más relevantes pueden citarse los siguientes: la limitación de la expansión foliar, la cual consiste en la reducción del contenido de agua, restringiendo de esta manera el crecimiento de las hojas lo

que, a su vez, limita el área disponible para la fotosíntesis y afecta directamente la producción de energía en las plantas; así mismo se da la pérdida de turgencia en las plantas, derivado de la disminución del contenido de agua en las células, lo cual causa un hinchamiento inadecuado de las células vegetales, afectando la expansión foliar y la elongación de las raíces. De igual manera, el estrés hídrico afecta el cierre estomático, puesto que las plantas suelen cerrar sus estomas para minimizar la pérdida de agua a través de la transpiración, y este cierre reduce la absorción de dióxido de carbono; con ello se afectan la fotosíntesis y, por ende, el crecimiento general de la planta (de Santa Olalla 2005; Taiz & Zeiger, 2022)

Para enfrentar factores de estrés abióticos o condiciones ambientales adversas durante todo su ciclo de crecimiento, las plantas responden con una serie de cambios en su forma y funcionamientos bioquímico y molecular que pueden afectar su producción (dos Santos et al., 2022). Dentro de los tipos de estrés que afectan la producción agrícola se encuentra el estrés por escasez de agua o sequía, cuyos efectos causan grandes pérdidas en la producción y a nivel económico mundial (Guevara & Torres, 2022). Para sobrevivir, las plantas responden de diferentes formas frente al estrés, teniendo como objetivo principal adaptarse al cambio; por ejemplo, para limitar la pérdida de agua, la planta responde con el cierre estomático y evita transpiración, lo que aumenta la eficiencia del uso del agua (Pevicharova et al, 2020). El cierre estomático es una de las primeras respuestas en consecuencia de condiciones de sequía, dando lugar a diferentes ajustes fisiológicos y bioquímicos con la finalidad de equilibrar el proceso fotosintético y mejorar las barreras defensivas de las plantas contra el estrés inducido por la sequía (Kapoor et al., 2020).

El término tolerancia al estrés se define como la capacidad de la planta para hacer frente a condiciones adversas (Taiz & Zeiger, 2022). La idea de resistencia o tolerancia al estrés está relacionada con situaciones ambientales adversas que impiden mantener el crecimiento y desarrollo normal. Cuando comienza una

condición de estrés, la planta reacciona deteniendo, o disminuyendo, sus funciones fisiológicas metabólicas básicas y por ello altera los procesos morfológicos y limita la producción de biomasa (Azcon-Bieto & Talón, 2008).

Con respecto al cultivo de tomate, en términos de tolerancia al estrés, Maldonado-Peralta et al. (2022) reportaron en diferentes variedades de tomate una disminución del área foliar y biomasa total, bajo déficit hídrico-nutricional, a pesar de ello encontraron una alta eficiencia en el uso del agua para producir biomasa lo que indica una mejor adaptación fisiológica y por lo tanto una mejor tolerancia a dicho estrés. Asimismo, Maldonado-Peralta et al. (2021) en su investigación de tomate concluyeron que los genotipos nativos presentaron menor afectación por la falta de agua en comparación a una variedad comercial, sugiriendo mejor tolerancia al déficit hídrico en genotipos nativos.

De acuerdo con lo reportado por Cui et al. (2020), señalaron que el estrés por sequía afecta negativamente el rendimiento en el cultivo de tomate en la etapa de maduración, sin embargo, esto coincide con lo obtenido por Ripoll et al. (2016), quienes demostraron en su investigación bajo déficit de agua moderada, para la variable agronómica calidad del fruto, sugiriendo que el déficit hídrico mejora los rasgos de calidad del fruto; de igual forma en la etapa de desarrollo vegetativo concuerdan con lo planteado por Rodríguez-Cabello et al. (2020) donde mencionaron que para obtener frutos de calidad, sin afectar los componentes de crecimiento y rendimiento de tomate, se puede reducir en un 10% el suministro hídrico hasta prefloración, mientras que para las otras fases fenológicas esta disminución puede llegar hasta el 60%.

Por otra parte, Klunklin y Savage (2017) obtuvieron diferencias entre los cultivares de tomate bajo condiciones de estrés hídrico, respecto al contenido de materia seca, sólidos solubles totales y parámetros de pH. Otra investigación realizada por Liang et al. (2019) reportaron que la sequía inhibe

significativamente la fotosíntesis del tomate, demostrado con la disminución en la tasa neta fotosintética.

En ese sentido, la respuesta del tomate al estrés hídrico conlleva a cambios en el desarrollo fisiológico y bioquímico de la planta, diversos estudios (Cui et al., 2020; Klunklin & Savage, 2017; Liang et al., 2019; Maldonado-Peralta et al. 2021; Maldonado-Peralta et al., 2022; Ripoll et al., 2016; Rodríguez-Cabello et al., 2020) sobre la tolerancia a la sequía, han reportado resultados negativos y/o positivos, concluyendo que estas respuestas no sólo dependen de la tolerancia al estrés sino también del estado de crecimiento de la planta, genotipo, y otros factores influyentes del cultivo. Por lo tanto, cada planta tendrá una respuesta diferente dependiendo de las condiciones en las que se evalué la investigación.

4.3. Estrategias de mejoramiento genético para tolerancia a estrés hídrico

El desarrollo de variedades tolerantes al estrés hídrico es crucial en el contexto del cambio climático. Se han reportado diversos estudios del cultivo de tomate que contribuyen a la identificación de variedades con tolerancia al estrés hídrico, dentro de estas investigaciones se han utilizado varias estrategias como: CRISPR/cas, el mapeo de QTL, la asociación de genoma completo, transcriptómica, combinaciones de estos, entre otros.

De acuerdo con, Liu et al. (2024), como se citó en Lozano et al. (2024) editaron el gen SIP5CR, involucrado en la síntesis de prolina que codifica la enzima Δ^1 -pirrolina-5-carboxilato reductasa, han desarrollado mediante CRISPR/Cas una variante de esta enzima que mejora su actividad enzimática. Con esta modificación concluyeron que la enzima permite a las plantas de tomate aumentar los niveles de prolina y mejorar el uso del agua; todo esto hace que estas líneas tengan un mayor crecimiento y rendimiento en condiciones de sequía y estrés salino, al mismo tiempo destaca la importancia de la ingeniería

genética teniendo un valor de aplicación potencial en la producción de tomate bajo cultivo por estrés.

Por su parte, Sánchez (2025) en su investigación relacionada con tolerancia a estreses abióticos y mutagénesis insercional de tomate, en el tratamiento de estrés salino e hídrico identificó una mutante que presenta mejora en el desarrollo radicular y desarrollo vegetativo en comparación al testigo, destacando la importancia de la mutagénesis en la generación de líneas tolerantes a la sequía.

Por otro lado, Contreras-Riquelme et al. (2025) en el estudio de tomate y la especie silvestre tolerante a la sequía, *Solanum pennellii*, reportaron aproximadamente 20 % de genes compartidos entre ambas especies, revelando a los factores de transcripción ERF (Ethylene response factor) como fundamentales para la adaptación a condiciones adversas como sequía de *S. pennellii*.

Respecto a estudios de locus de rasgos cuantitativos (QTL), Li et al. (2024), realizaron una investigación en la tolerancia a sal y sequía en etapa de plántula de tomate, donde identificaron 15 QTL asociados con la tolerancia a la sequía en una cruce entre *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum*, ubicados en los cromosomas 1, 3, 5, 7 y 12, además descubrieron dos genes candidatos, la metionina sulfóxido reductasa SIMSRB1 en el QTL principal qST7, este desempeña un papel crucial en la resistencia al estrés, y el receptor brassinosteroide tipo 1 SIBRL1 en el QTL principal qDT1-3.

Por otra parte, en un estudio realizado bajo estrés hídrico usando microarrays de tomate, en dos líneas de introgresión (IL) tolerantes a la sequía, cruce de *S. pennellii*, y *S. lycopersicum* cv. M82 sensible a la sequía, se identificaron 82 factores de transcripción sensibles a la sequía en los tres genotipos (IL y M82), y 400 genes que se expresan ante el estrés hídrico solamente en las líneas

tolerantes. Entre estos genes, ocho estaban involucrados en el crecimiento, diferenciación celular, y en la morfogénesis de la estructura anatómica (Gong et al., 2010).

Por lo que se refiere a GWAS, en el cultivo de tomate Liu et al. (2023) descubrieron señales de asociación significativas para rasgos agronómicos relacionados con el fruto, que involucraron 114 genes. Aunque este estudio no fue enfocado a la tolerancia al estrés hídrico, resalta la importancia de la asociación genómica en la exploración de genes en el cultivo de tomate.

En síntesis, existen diversas estrategias para el desarrollo de mejoramiento genético en tomate donde se han reportado descubrimientos, tanto de genes como de especies de gran importancia, para el estudio de la tolerancia a estrés hídrico en dicho cultivo. La presente investigación se enfoca en la genotipificación por secuenciación (GBS) en conjunto con el análisis de asociación genómica (GWAS).

4.4. Genotipificación por secuenciación (GBS)

Los estudios sobre genética vegetal se fundamentan en la variación del ADN detectada a través de marcadores moleculares. La introducción de las tecnologías de secuenciación de próxima generación (NGS) han hecho más fácil el trabajo del genotipificado a gran escala, así como también el descubrimiento de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP), superando las limitaciones de los marcadores tradicionales (Chung et al., 2017). Los protocolos de genotipificado por secuenciación (GBS), basados en enzimas de restricción y adaptadores de código de barras, permiten un descubrimiento eficiente de SNPs al reducir la complejidad del genoma (Rajendran et al., 2022). Así, GBS ha surgido como un método rápido y sólido para la secuenciación que integra el descubrimiento y genotipificado de marcadores moleculares en todo el genoma (Kim et al., 2016).

Su versatilidad y bajo costo lo convierten en una herramienta excelente para muchas aplicaciones dentro de la investigación científica relacionada con plantas y programas de mejoramiento (Wang et al., 2020)

En la actualidad, desarrollar cultivos con cierta tolerancia al estrés exige precisión; de esta manera, técnicas como GBS y GWAS se han vuelto indispensables; esto derivado de su capacidad para identificar regiones clave en el genoma lo que permite diseñar variedades con una tolerancia a condiciones adversas. (Liu et al., 2023).

4.5. Análisis de asociación genómica (GWAS)

El estudio de asociación de todo el genoma es un método importante que se utiliza para encontrar asociaciones entre genotipo y fenotipo, mediante el análisis de variantes genéticas en los genomas de un gran número de individuos (Pu et al., 2022). Mediante GWAS se han descubierto numerosas y fuertes asociaciones entre genes y características de interés. El estudio presenta diversas aplicaciones, como entender la arquitectura genética que se relaciona con el fenotipo, calcular la correlación genética y la heredabilidad, crear mapas genéticos basados en loci de rasgos cuantitativos (QTLs) o nuevos genes identificados y formular hipótesis sobre rasgos específicos para la próxima generación (Ahmed et al., 2024). Además, permite el uso directo de poblaciones nativas y tiene el potencial de acelerar en gran medida la incorporación de la diversidad genética en el mejoramiento de cultivos (Sahu et al., 2023).

Por otro lado, se han reportado estudios sobre la tolerancia a estreses abióticos en caso específico el hídrico en diferentes cultivos, obteniendo respuestas favorables logrando la identificación de genes candidatos con la implementación de GWAS, en trigo (*Triticum aestivum* L.) (Nouraei et al., 2024), maíz (*Zea mays* L.) (Chen et al., 2023), arroz (*Oryza sativa* L.) (Liu et al., 2024), entre otros.

En el caso específico del tomate, Dong et al. (2024) reportaron mediante GWAS, tres sitios de SNPs y siete genes candidatos asociados con la tolerancia a la sequía. De la misma forma, Cui et al. (2024) descubrieron que el gen SIPML puede ayudar a la regulación del tomate en respuesta a diferentes tipos de estrés abiótico, como: alta y baja temperatura, estrés con alto contenido de sal y estrés por sequía.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

La presente investigación se llevó a cabo en el invernadero ubicado en el Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), México (19°29'35" LN, 98°52'19" LO y 2,267 msnm).

Se evaluaron 68 líneas homocigóticas de tomate derivadas como parte del Proyecto de Mejoramiento Genético de Tomate para invernadero de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), México. Dentro de los materiales usados se tienen de crecimiento determinado e indeterminado, así como fruto de tipo saladette, bola y cereza, además de color, rojo, anaranjado y amarillo.

El GWAS procedió en dos fases: fase de genotipificado, es decir la determinación de las variantes genéticas presentes en los individuos muestreados, y la fase de fenotipado, que consiste en la evaluación de caracteres fenotípicos asociados a tales individuos.

5.1. Fase de fenotipado

La evaluación fenotípica se realizó en condiciones de invernadero en el campo agrícola experimental. Las temperaturas dentro del invernadero fluctuaron entre una temperatura máxima de 45.89 °C y mínima de 6.61 °C; en promedio la temperatura fue 24.5 °C. En cuanto a la humedad relativa, ésta se mantuvo en

promedio a 40.88 %, con máxima y mínima de 87.07 % y 5.13 % respectivamente.

Los genotipos se sembraron en charolas de poliestireno de 200 cavidades, rellenas con espuma agrícola (peatfoam foami) Oasis® como sustrato. Como contenedores, se utilizaron cajas de madera de 2.4 m x 1.2 m y 20 cm de altura en las cuales se colocaron vasos de unicel DART 12 oz de 355 mL, mismos que se llenaron con tezontle comercial como sustrato; cada vaso contuvo aproximadamente 300 gramos del sustrato. El trasplante se realizó 20 días después de la siembra y las plántulas se colocaron dentro de los vasos de unicel los cuales fueron dispuestos sobre los contenedores de madera y mantenidos bajo manejo en condiciones de invernadero.

Para inducir estrés hídrico, se consideró como tratamiento de riego la aplicación de cuatro frecuencias, cada una con duración de dos minutos, seguidas de suspensión del riego durante dos días y así consecutivamente hasta finalizar el experimento. Las frecuencias de riego se equi-distribuyeron entre 8:00 am y 16:00 pm de cada día y fueron programadas mediante temporizador, el cual se ajustó para proporcionar las condiciones requeridas.

Como tratamiento control, se mantuvo un régimen de riego normal, consistente en cuatro aplicaciones diarias, cada una con duración de dos minutos, considerando la misma equi-distribución del riego.

5.1.1. Diseño experimental

El experimento diseñado consideró dos factores de interés: Genotipo y Nivel Hídrico. El factor Genotipo consideró 68 niveles, establecidos por las 68 líneas comentadas, mientras que Nivel Hídrico definió dos niveles, correspondientes a las dos condiciones de estrés indicadas anteriormente.

El diseño experimental utilizado fue completamente aleatorizado, de forma tal que el experimento se estableció como factorial 2 x 68, bajo arreglo completamente aleatorizado. La unidad experimental fue la plántula creciendo en cada vaso; por consideraciones de logística, se usaron cuatro repeticiones para el nivel Control, mientras que para el nivel de estrés hídrico se tuvieron cinco repeticiones. Debido a la severidad del estrés aplicado, al finalizar la fase experimental de campo, el nivel de estrés hídrico no Control se vio afectado al perder repeticiones por muerte de algunas plántulas.

La variable respuesta correspondió, en cada caso, a las observaciones determinadas (caracteres evaluados) en la planta de cada uno de los vasos parte del experimento.

5.1.2. Caracteres evaluados

Las variables respuesta consideradas incluyeron altura de plántula (cm), longitud de raíz (cm), materia seca de parte aérea (g) y área foliar (cm²).

La altura de plántula se midió en todas las unidades experimentales y en tres oportunidades: 5 días después de trasplante (DDT), 10 DDT y 15 DDT (final de la prueba). La medición se realizó desde el cuello del tallo hasta el meristemo apical.

Al finalizar la fase de campo y 15 DDT, a partir de las plántulas disponibles se evaluaron el resto de las variables respuesta. La longitud de raíz se midió inmediatamente después de extraer la plántula del medio de crecimiento y la determinación se hizo con regla de graduación milimétrica. Con respecto a la materia seca de la parte aérea, esta se obtuvo para cada planta cosechada y la determinación se realizó una vez que el material fue secado en estufa durante 96 horas a 50 °C. En el caso de la materia seca de raíz se procedió de igual forma.

Para la determinación del área foliar por planta, se obtuvo fotografía digital del follaje de cada una de las plantas cosechadas, Para esto se usó la técnica de colocar el follaje de cada planta muestreada, y previamente separado de las ramas, sobre cartulina blanca; a continuación, se fotografió con proyección vertical. Una vez disponibles las imágenes digitales, el área foliar se determinó mediante el software libre ImageJ 1.54g (Java 13.0.6; National Institutes of Health).

5.2. Fase De Genotipificado

5.2.1. Extracción de ADN

La extracción de ADN se realizó en fase previa y se hizo en cada una de las líneas homocigóticas consideradas en el experimento. La toma de muestras vegetales se realizó a los 35 días después del trasplante de los materiales. Para tal proceso se usaron plántulas sin daño aparente y de estas se muestrearon hojas verdes tiernas.

Una vez disponible, el tejido vegetal se pulverizó con nitrógeno líquido y se trituró, tras lo cual la extracción de ADN se realizó por el método CTAB (bromuro de alquiltrimetilamonio). Para garantizar la utilidad del material vegetal muestreado, la pureza e integridad del ADN obtenido se evaluaron mediante corrimiento en gel de agarosa al 1.5 %, cuantificándolas en el espectrofotómetro (Thermo Scientific modelo NanoDrop Lite) del laboratorio de Marcadores Moleculares del Departamento de Fitotecnia de la UACH.

El proceso de digestión del ADN se realizó usando las enzimas BglII y DdeI y posteriormente se purificaron los fragmentos de 75 pares de bases. La preparación de las bibliotecas genómicas, considerando cuantificación y secuenciación, se realizó por personal del Laboratorio Nacional Genómica para la Biodiversidad (Langebio) usando un equipo Illumina NextSeq 2x75.

5.2.2. Secuenciación del genoma

Los archivos tipo FASTQ obtenidos de la biblioteca genómica generada mediante GBS por Langebio se alinearon al genoma de referencia disponible ITAG5.0 y mediante el software Bowtie2 (v.2.2.5). El genoma de referencia, *Solanum lycopersicum* ITAG5.0, se obtuvo de la plataforma Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>).

Los alineamientos resultantes se convirtieron a los formatos SAM y BAM con el software Samtools (v1.19.2) (Li et al., 2009), mientras que la identificación y llamado de variantes se realizó con la herramienta Bcftools (v1.19) (Danecek et al., 2021). Para determinar confiabilidad de SNPS, el filtrado de nucleótidos dudosos se realizó mediante el programa VCFtools (v0.1.16). (Danecek et al., 2011).

Se consideró que un nucleótido (SNP) era de baja calidad si para el mismo se tenía frecuencia del alelo menor (MAF) <5%, QUAL<30, profundidad de lectura (Depth) <5, desequilibrio de ligamiento (LD) >0.8 y porcentaje de datos faltantes >10. Los SNPs de baja calidad se eliminaron del análisis. Una vez disponibles los SNPs de calidad, las observaciones faltantes correspondientes a la matriz de SNPs se imputaron mediante el software TASSEL (5.2.96 Versión 20250416).

5.2.3. Análisis de asociación genómica

El análisis de asociación genómica con fenotipo consideró el modelo lineal de efectos mixtos

$$Y = X\beta + Zu + \varepsilon$$

en el cual

Y es vector aleatorio observable con valores de la variable respuesta correspondiente

X es matriz diseño asociada a los efectos fijos en el modelo

β es vector de parámetros correspondiente a los efectos fijos

Z es matriz diseño asociada a los efectos aleatorios

U es vector aleatorio no observable correspondiente a los efectos aleatorios y supuesto tal que

$$U \sim N_q(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I}_q)$$

es decir, con densidad normal multivariada de dimensión q , vector de medias cero y matriz de varianzas y covarianzas diagonal y varianza σ^2 .

Con respecto al vector de errores ε , se supone que sigue una densidad normal multivariada de dimensión n , vector de medias cero y matriz de varianzas y covarianzas diagonal y varianza σ^2 , específicamente

$$\varepsilon \sim N_n(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I}_n).$$

Para el modelo indicado, las covariables asociadas a efectos del diseño, así como la corrección por posible estructura poblacional, se incluyen en el componente de efectos fijos, mientras que los efectos de genotipo son las variables aleatorias asociadas a los elementos de U . La estimación estructural se obtuvo mediante análisis de componentes principales, considerando de utilidad sólo tres de los componentes estimados y, como se comentó, tales efectos formaron parte de los efectos fijos.

Bajo el modelo considerado, las mejores predicciones lineales e insesgadas de los efectos en U se calcularon usando la biblioteca lmer de R (4.5.2 GUI 1.82

High Sierra build (8556)) y, una vez disponibles, se usaron como respuesta en el análisis de asociación genómica.

Para la estimación de efectos de marcadores se consideró la codificación usual de tipo bialélica aditiva dada por $aa=0$, $Aa=aA=1$, o bien $AA=2$. La estimación se realizó mediante el método de máxima verosimilitud residual, REML (máxima verosimilitud restringida o residual), y la prueba sobre efectos se basó en el criterio de la razón de verosimilitudes. La implementación del proceso de estimación y predicción se realizó mediante el programa TASSEL (5.2.96 Versión 20250416), y se confirmó con resultados obtenidos mediante la biblioteca GAPIT 3.0 disponible para R (Wang & Zang, 2021).

Para decidir si algún marcador tuvo efecto de asociación significativo, se usó la significancia (*p-value*) de la razón de verosimilitud correspondiente a cada uno de los marcadores SNPs considerados de utilidad de acuerdo con los criterios indicados. Para decidir si el efecto de algún SNP fue significativo, el umbral usado fue $-\log_{10}(p - value) > 4$, equivalente a un nivel de significancia de $p \leq 0.0001$.

De acuerdo con esto, cualquier p-valor menor que 0.0001 sugirió que el marcador asociado tuvo efecto significativo. El reporte gráfico consideró la gráfica de Manhattan correspondiente a los niveles de significancia observados para los marcadores útiles y cada una de las variables respuesta de interés.

La información funcional de las regiones genómicas o genes candidatos se realizó con la búsqueda de posición del SNP significativo. Para ello se utilizó el genoma de referencia *Solanum lycopersicum* ITAG5.0 indicado. Se consideraron como regiones cercanas aquellas ubicadas a no más de 3500 pb, ya sea en sentido ascendente o descendente, con respecto a los SNPs que resultaron significativos.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de asociación genómica (GWAS) no identificó SNPs asociados con los caracteres de peso de raíz (Figuras 2), longitud de raíz (Figura 3) y diferencia de altura (Figura 4), bajo el umbral estadístico utilizado ($-\log_{10}(p - value) > 4$).

De la Figura 1 puede verse que, de acuerdo con el umbral indicado, se identificaron siete marcadores asociados al rasgo fenotípico de área foliar evaluados en plántula; del total únicamente en uno no se encontró anotación funcional mientras que en los otros seis marcadores si se reportaban (Cuadro 1). Aunque el análisis sugirió la existencia de otros 25 marcadores que posiblemente pueden estar relacionados con esta variable, en este trabajo se reportan únicamente los 6 que presentaron el mayor umbral.

Del total de SNP reportados, las variantes se localizaron en los cromosomas 2, 6, 8 y 9 (Cuadro 1 y Figura 1). Con base en la información del genoma de referencia *Solanum lycopersicum* ITAG5.0, la mayoría de estas regiones se encuentran descritas, sin embargo, de la región correspondiente al gen *Solyc06G001830* no se encontró información documentada que permita precisar su función biológica actual. Así mismo para el caso de la región *Solyc01G002482*, ubicado en el cromosoma 1, al momento de buscar su función en Phytozome no hubo disponibilidad de la misma.

Los resultados sugieren regiones para explorar en términos de la adaptabilidad del tomate al déficit hídrico. Del total de regiones identificadas, destaca la región *Solyc09T001282*, vinculada a proteínas bromodominio (BRD) y que han sido reportadas en investigaciones recientes, sugiriendo que estas proteínas son adaptables, participando activamente desde la regulación de la floración hasta la mediación de respuestas adaptativas frente al estrés biótico y abiótico (Bardani et al., 2023; Tayyab et al., 2025). Esto sugiere que dicha región es un candidato de alto valor para el mejoramiento genético de la tolerancia a la sequía en el tomate.

Por otro lado, se identificó el gen Solyc08G000520 que está vinculado al motivo de unión al ADN de tipo AT-hook. En plantas, las proteínas que poseen este motivo estructural se clasifican dentro de la familia AHL (*AT-Hook Motif Nuclear Localized*) y se caracterizan por los dominios conservados AT-hook y PPC/DUF296 (Zhang *et al.*, 2022). Una de las principales vías que conecta a las proteínas AHL con la respuesta al estrés hídrico en tomate es la señalización del ácido abscísico (ABA), la hormona clave en la respuesta a la sequía. Al respecto Sun *et al.* (2011) identificaron y caracterizaron los genes *SIPYL* (receptores de ABA), *SIPP2C* (fosfatasas tipo 2C) y *SISnRK2* (quinasas) en el tomate, demostrando que estos componentes centrales de la señalización del ABA presentan patrones de expresión específicos en respuesta a estrés por sequía.

Adicionalmente, investigaciones recientes revelaron 25 genes *AHL* en el genoma de tomate, confirmando su participación en los mecanismos de adaptabilidad y tolerancia frente a estrés hídrico y la salinidad (Wang *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2026). Asimismo, la relevancia adaptativa de la familia *AHL* no es exclusiva al tomate; estudios en soya (*Glycine max*) evidencian que estas proteínas participan en la mitigación de los efectos adversos de la sequía (Wang *et al.*, 2021), lo que confirma el papel de los *AHL* en el sistema de defensa homeostático de las plantas.

Por otra parte, investigaciones transcriptómicas previas respaldan la complejidad de estas redes de respuesta. Por ejemplo, Gong *et al.* (2010) identificaron aproximadamente 400 genes que responden activamente al estrés hídrico al evaluar líneas de introgresión de *Solanum pennelli* (especie tolerante a la sequía), destacando múltiples factores de transcripción y proteínas de señalización celular que podrían actuar como reguladores globales de la respuesta a la sequía en tomate. Por su parte, Mishra *et al.* (2016) evaluaron el perfil de expresión génica en *S. lycopersicum* y *S. habrochaites* bajo déficit hídrico, identificando múltiples genes cuya expresión se altera significativamente en esas condiciones. Aunque el enfoque de dichas investigaciones no estaba centrado exclusivamente en la familia *AHL*, sus datos proporcionaron evidencia

sobre las modificaciones moleculares de la planta ante la sequía, un contexto celular donde las proteínas con motivo *AT-hook* actúan como reguladores clave interconectados con la ruta de señalización del ABA.

Cuadro 1. Descripción de SNPs identificados de acuerdo con el carácter evaluado área foliar en 68 líneas de tomate.

Cromosoma	Posición	p- value	Nombre del gen	Función del gen
2	39372273	4.09	Solyc02G001134	K10745 - ribonuclease H2 subunit C (RNASEH2C)
6	45261192	4.19	Solyc06G001830	PTHR34056:SF1 - GENOMIC DNA, CHROMOSOME 3, P1 CLONE: MRC8
6	45499875	4.19	Solyc06G001861	KOG4579 - Leucine-rich repeat (LRR) protein associated with apoptosis in muscle tissue
8	5606399	4.30	Solyc08G000520	IPR017956 - AT hook, DNA-binding motif / IPR020478 - AT hook-like
9	39907718	4.28	Solyc09T001282	PTHR22881:SF26 - BROMODOMAIN CONTAINING PROTEIN, EXPRESSED
9	3547519	4.42	Solyc09T000409	PTHR10209:SF737 - FE2OG DIOXYGENASE DOMAIN-CONTAINING PROTEIN / OXIDOREDUCTASE, 2OG-FE II OXYGENASE FAMILY PROTEIN

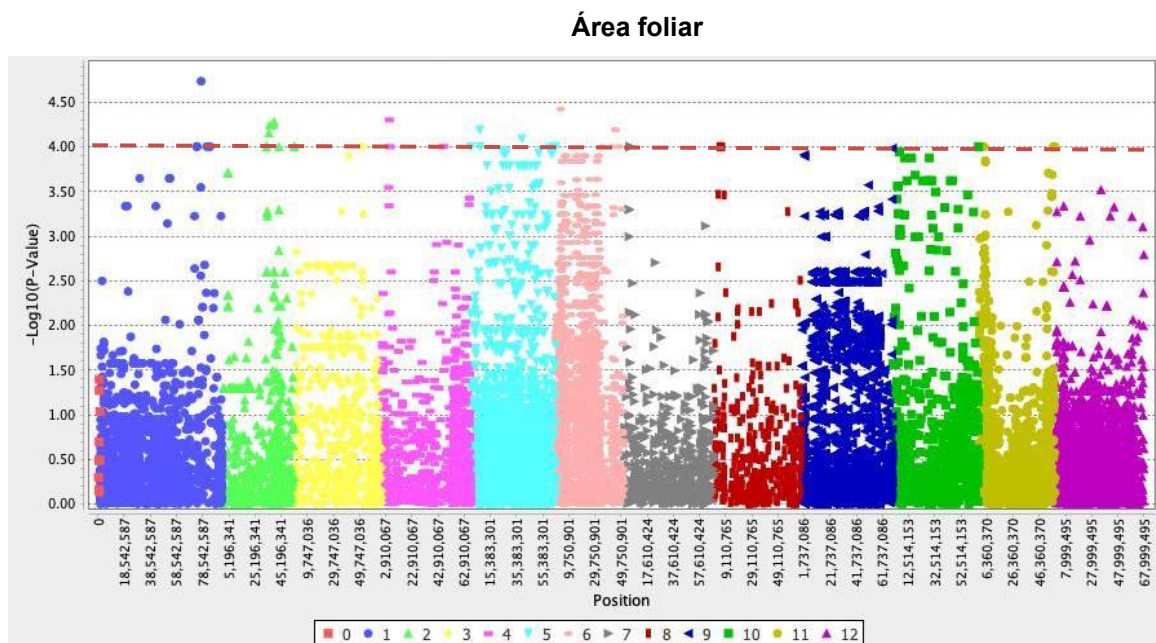


Figura 1. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico área foliar construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate. Los marcadores significativos están ubicados por encima del $-\text{Log}_{10}(\text{P-value}) > 4$, después de la línea roja.

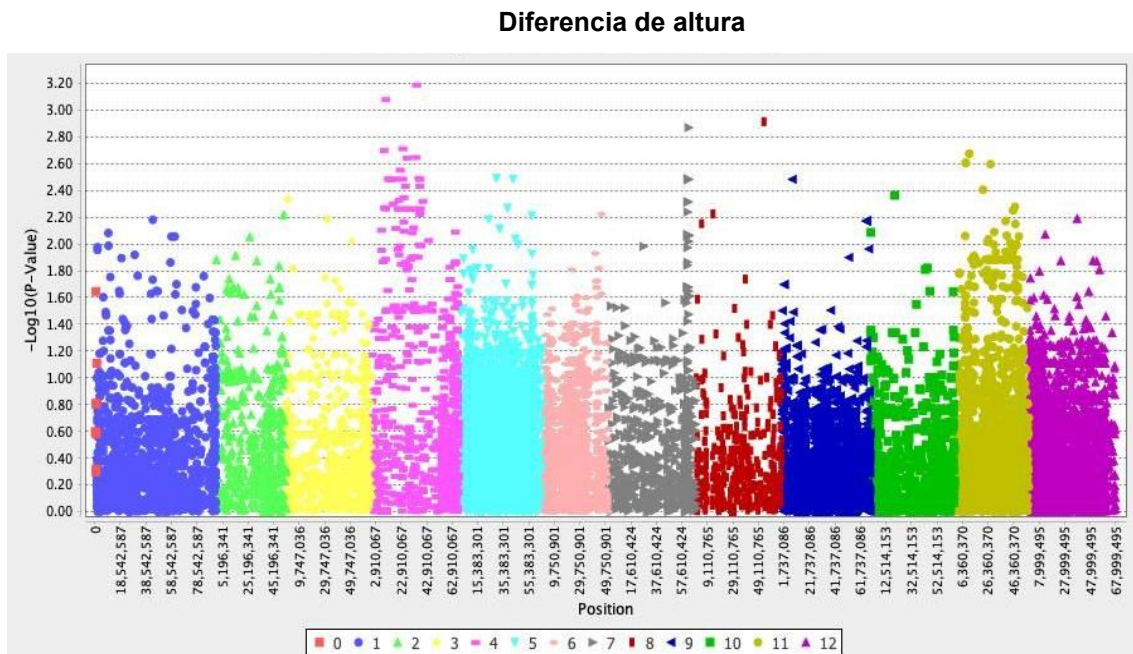


Figura 3. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico diferencia de altura construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate.

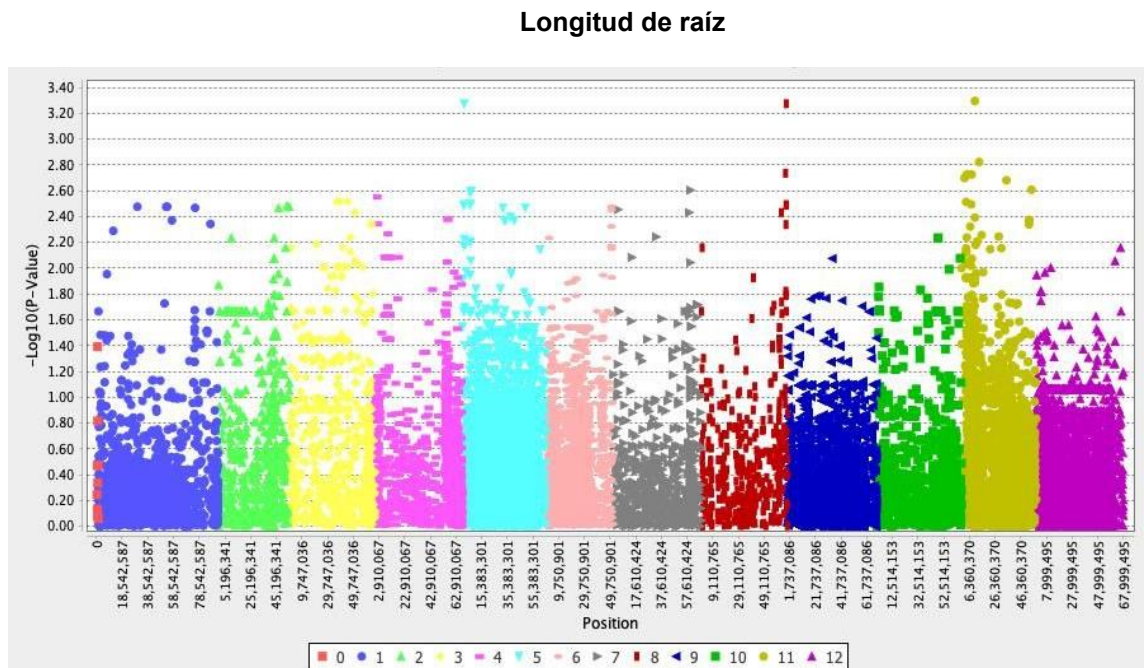


Figura 2. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico longitud de raíz construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate.

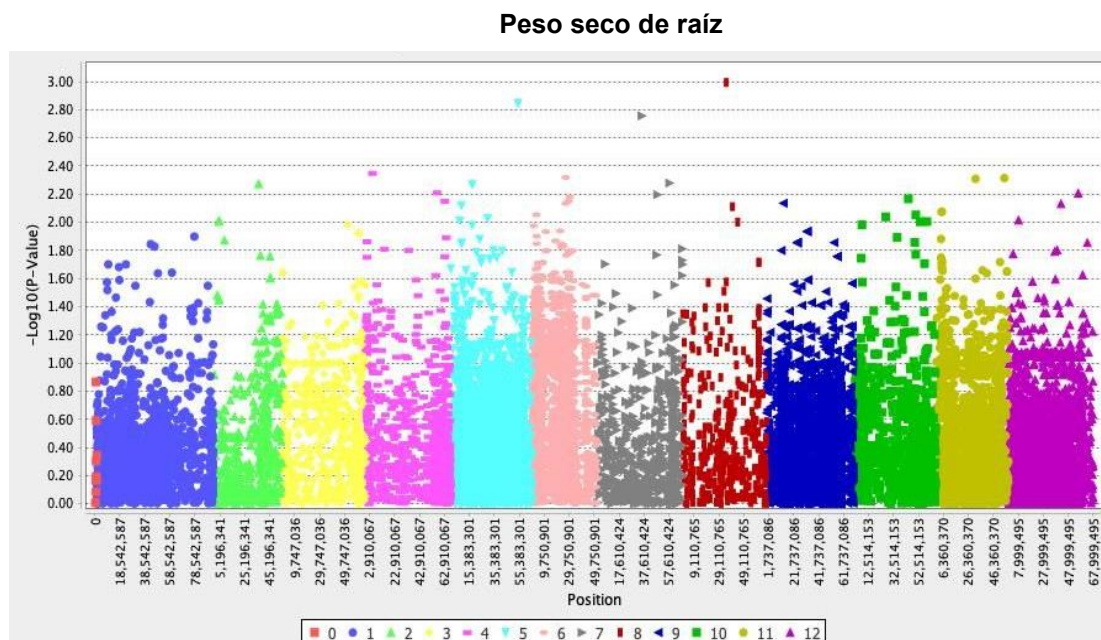


Figura 4. Gráfico de Manhattan de asociaciones marcadores-rasgos del carácter fenotípico peso seco de raíz construido a partir de la asociación de SNPs y carácter fenotípico, obtenidos en TASSEL con el modelo lineal mixto con 68 líneas de tomate.

En el cromosoma 2, se identificó el gen Solyc02G001134, vinculado a la ribonucleasa H2 (RNasa H2). De acuerdo con lo reportado este se relaciona con la estabilidad del genoma y con la capacidad de crecimiento del tomate bajo condiciones de estrés. También, se ha observado que la RNasa H2 actúa como un modulador crítico: su presencia o ausencia puede compensar fallos, permitiendo que la planta mantenga el crecimiento de sus raíces aún bajo condiciones adversas, como es el caso del estrés abiótico (Kalhorzadeh et al., 2014; Eekhout et al., 2015).

Por su parte, las regiones genómicas Solyc09T000409 (Cuadro 1) y Solyc02T000707.1 (Cuadro 1A, anexo) se encuentran relacionada s con la familia de proteínas enzimáticas dioxigenasas dependientes de 2-Oxoglutarato (2ODDs) y Fe (II), pertenecientes a la superfamilia de la dioxigenasa dependiente de 2-oxoglutarato (2OGD), el funcionamiento ha sido reportado por diferentes investigadores; por ejemplo, en un estudio bajo factores abióticos, donde encontraron cambios al alza del estrés por sequía, resaltan la importancia de los

altos niveles de expresión de las 2ODDS bajo estrés hídrico (Chauhan et al., 2023).

En el caso del tomate, Wei et al. (2021) reportaron la participación de estas proteínas en múltiples rutas metabólicas esenciales, en las que se incluyen la biosíntesis y catabolismo de flavonoides, alcaloides, entre otros, vinculados directamente con el crecimiento y desarrollo, aunque no se menciona directamente la función de los flavonoides ante el estrés en esta investigación, este ha sido reportado por Wang et al. (2022) destacando la importancia de los flavonoides como reguladores indirectos de la tolerancia a la sequía lo que refuerza la importancia de las 2ODDS identificadas en esta investigación.

Para el caso de la región Solyc06G001861 esta se vinculó con la superfamilia de las quinasas receptoras con repeticiones ricas en leucina (LRR-RLK), resultando ser la subfamilia más grande de quinasas receptoras (RLK) en plantas. Estas proteínas LRR-RLK están íntimamente relacionadas a la señalización del ácido abscísico (ABA), que es una fitohormona importante en respuesta de las plantas al déficit hídrico; un caso único es la proteína RPK1 (Receptor-like Protein Kinase 1) de *Arabidopsis thaliana*, que contiene cinco dominios LRR extracelulares y funciona como un regulador clave de la señalización temprana del ABA (Hong et al., 1997 & Wei et al., 2015). Anteriormente se mencionó a las proteínas AHL involucradas también en la señalización del ABA (Wang et al., 2023; Zhang et al., 2026), confirmando de esta manera la importancia del ABA en la tolerancia al estrés hídrico; en este caso se encuentra respaldado por la localización de dos regiones Solyc06G001861 y Solyc08G000520 identificadas durante este estudio.

Diversas investigaciones han revelado que los genes de señalización por ABA, codifican proteínas con dominios LRR, en el caso de tomate bajo estrés por sequía demostraron que las plantas tolerantes tienen mayor contenido de ABA y transducción de señales hormonales como es el caso de LRR-RLK, lo que conlleva a una menor inhibición de crecimiento y una regulación de la apertura estomática durante dicho estrés (Zang et al., 2019). Conjuntamente, se ha caracterizado la proteína LRP (Leucine-rich repeat protein) de tomate, una

proteína LRR que se procesa durante procesos patogénicos, sugiriendo que las proteínas LRR también participan en la integración de señales de estrés biótico y abiótico en esta especie (Tornerio et al., 1996).

A continuación, se enuncian algunas regiones que podrían estar asociadas a la tolerancia a la sequía, pero con un umbral menor (Cuadro 1A, anexo). Una región posiblemente implicada con la tolerancia a la sequía es el gen Solyc01G002953, perteneciente a la familia de factores de transcripción B3. De acuerdo con Wang et al. (2024) y Tian et al. (2026), estos genes son componentes importantes ante respuestas de defensa frente a la salinidad y la sequía. Esta función se evidencia por su vínculo con la ruta de señalización ABA, como regulador en el crecimiento vegetativo a manera de mecanismo de supervivencia de las plantas (Kandeel et al., 2023). Lo que respalda lo anteriormente mencionado en las diferentes regiones donde se implica la señalización del ABA y destacando su importancia e implicación frente al estrés hídrico.

Por otro lado, el gen Solyc02T001341.3 asociado a PATROL1 implicado en la regulación de la apertura estomática y el intercambio de CO₂ a través de dominios de función desconocida (DUF810), este dominio al estar relacionado con PATROL1 posiblemente esté implicado en la respuesta al estrés hídrico derivado de su participación en la apertura estomática, es decir, abren o cierran dependiendo de la cantidad de agua presente en la planta (Hashimoto-Sugimoto et al., 2013), confirmando lo que se menciona anteriormente, Li y colaboradores (2018) concluyen que las DUF810 participan en la señalización y adaptación al estrés abiótico, como el caso particular del estrés por sequía.

Por otra parte, el gen Solyc01T003256.5 asociado a las lipoxigenasas (LOX), destaca por su papel en la reducción del estrés oxidativo inducido por la falta de agua. Singh et al. (2022) resaltan que estas enzimas son fundamentales en la defensa contra el estrés abiótico; por su parte Upadhyay et al. (2019) reportaron que las LOX catalizan la producción de oxilipinas, las cuales actúan como precursoras de los jasmonatos estas fitohormonas modulan tanto el desarrollo como la capacidad de respuesta adaptativa ante el estrés abiótico.

Por lo que respecta a la región Solyc01G001320, relacionada a la ribonucleasa T2, esta tiene un mecanismo altamente especializado y su función en el tomate está asociada al procesamiento y degradación del ARN. Al respecto, Köthke y Köck (2011) descubrieron la T2 relacionada con actividad específica dentro de las células estomáticas; a pesar de que no se menciona su relación con el estrés hídrico, su actividad dentro de las células guarda, sugiere una relación indirecta con la respuesta fisiológica de la planta. Como se menciona en la investigación de Pamungkas et al. (2022), una de las primeras respuestas fisiológicas frente al estrés hídrico es el cierre estomático, por ende, se genera una reducción de la tasa fotosintética, por esta razón se asocia a la ribonucleasa T2 en relación con la tolerancia al estrés hídrico.

Dentro de las regiones genómicas identificadas en este caso Solyc09G000036, se encontró el grupo de proteínas que contienen el dominio J (J-domain), también conocidas como proteína de choque térmico 40 (HSP40) o DnaJ, estas son co-chaperonas obligadas de las HSP70 (Kampinga et al., 2019). La relevancia de esta función en el gen radica en mantener sus funciones moleculares y la calidad de las proteínas frente a las condiciones adversas como el estrés abiótico (Verma et al., 2019). Las proteínas con dominio J detectan y detienen proteínas desnaturalizadas debido al estrés, transfiriéndolas posteriormente al sistema HSP70 para su correcto replegamiento (Li et al, 2021).

Adicionalmente, en el caso particular del tomate, el genoma codifica 25 genes SIHSP70 (HSP70). El análisis de expresión demostró que varios genes responden a estrés por sequía, con al menos cinco genes identificados como actores clave en la respuesta a estrés abiótico (Vu et al., 2023). Wang y colaboradores (2019) caracterizaron una proteína DnaJ de tomate, denominada SIDnaJ20, la cual fue inducida por PEG (polietilenglicol), simulando estrés hídrico; en este sentido se sugiere fuertemente su participación en la respuesta al estrés por sequía. Por su parte, Aghaie y Tafreshi (2020) demostraron el papel central de la chaperona HSP70 en la adaptación del tomate al estrés hídrico.

7. CONCLUSIONES

El análisis de asociación genómica (GWAS) realizado en esta investigación permitió identificar regiones genómicas importantes en la adaptabilidad del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) frente al déficit hídrico. Aunque los rasgos morfológicos como el peso y la longitud de raíz no mostraron asociaciones bajo los umbrales de significancia establecidos, el carácter de área foliar destacó como un indicador fenotípico clave, vinculado a seis marcadores significativos descritos por otros investigadores como relevantes en la tolerancia al estrés hídrico; adicionalmente se identificaron veinticinco marcadores potenciales de menor importancia para esta evaluación.

Dentro de las regiones asociadas; la identificación de las diferentes funciones que se describen en el análisis de resultados permite sugerir a la familia AHL (AT-Hook Motif Nuclear Localized) y a la superfamilia de quinasas receptoras con repeticiones ricas en leucina (LRR-RLK), directamente vinculados a Solyc08G000520 y Solyc06G001861, respectivamente, como altamente importantes en la señalización del ácido abscísico (ABA), y como mecanismo de supervivencia en respuesta al estrés hídrico.

Asimismo, las regiones genómicas Solyc09T000409 y Solyc02T000707.1, relacionadas con las dioxigenasas (2ODDs), sugieren la importancia de las rutas metabólicas frente al estrés hídrico. Tal es el caso de los flavonoides que actúan como escudo protector en las plantas, mitigando el daño celular al estimular la producción de prolina y ácido abscísico (ABA), lo que permite que las plantas retengan mejor la humedad. (Stefanov *et al.*, 2021).

En conjunto, estos marcadores no sólo enriquecen el conocimiento actual sobre las regiones genómicas del tomate, sino que se sugieren como herramientas de alto valor para futuros programas de mejoramiento genético, orientados a desarrollar variedades con una mayor tolerancia al estrés hídrico o sequía en la agricultura.

8. LITERATURA CITADA

- Aghaie, P., & Tafreshi, S. A. H. (2020). Central role of 70-kDa heat shock protein in adaptation of plants to drought stress. *Cell Stress and Chaperones*, 25(6), 1071–1081. <https://doi.org/10.1007/s12192-020-01144-7>
- Ahmed, S, R., Asghar, M, J., Hameed, A., Ghaffar, M., & Shahid, M. (2024). Advancing crop improvement through GWAS and beyond in mung bean. *Frontiers Plant Science*, 15, Article 1436532. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1436532>
- AQUASTAT - FAO's Global Information System on Water and Agriculture (2022). Country statistics. <https://data.apps.fao.org/aquastat/?lang=en>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (Coords.). (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed.). McGraw-Hill Interamericana.
- Banco Mundial. (2022, 5 de octubre). *Riego resiliente frente al clima*. Recuperado de <https://www.bancomundial.org/es/topic/climate-resilient-irrigation>
- Bardani, E., Kallemi, P., Tselika, M., Katsarou, K., & Kalantidis, K. (2023). Spotlight on plant bromodomain proteins. *Biology*, 12(8), Article 1076. <https://doi.org/10.3390/biology12081076>
- Burato, A., Campi, P., Pentangelo, A., & Parisi, M. (2025). Growing processing tomatoes in the Po Valley is more sustainable under regulated deficit Irrigation. *Agronomy*, 15(8), Article 1805. <https://doi.org/10.3390/agronomy15081805>
- Chauhan, H., Aiana, & Singh, K. (2023). Genome-wide identification of 2-oxoglutarate and Fe (II)-dependent dioxygenase family genes and their expression profiling under drought and salt stress in potato. *PeerJ*, 11, Article e16449. <https://doi.org/10.7717/peerj.16449>
- Chen, S., Dang, D., Liu, Y., Ji, S., Zheng, H., Zhao, C., Dong, X., Li, C., Guan, Y., Zhang, A., & Ruan, Y. (2023). Genome-wide association study presents insights into the genetic architecture of drought tolerance in maize

- seedlings under field water-deficit conditions. *Frontiers in Plant Science*, 14, Article 1165582. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1165582>
- Chiwina, K. E., Bhattarai, G., Xiong, H., Joshi, N. K., Dickson, R. W., Phiri, T. M., Alatawi, I., Chen, Y., Stansell, Z., Ling, K.-S., & Shi, A. (2024). Evaluation of drought tolerance in USDA tomato germplasm at seedling stage. *Agronomy*, 14(2), Article 380. <https://doi.org/10.3390/agronomy14020380>
- Chung, Y.S., Choi, S.C., Jun, T.-H. & Kim, C. (2017). Genotyping-by-sequencing: a promising tool for plant genetics research and breeding. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. 58, 425–431. <https://doi.org/10.1007/s13580-017-0297-8>
- Comisión Nacional del Agua. (2021). *Estadísticas del agua en México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. <https://files.conagua.gob.mx/conagua/publicaciones/Publicaciones/EAM%202021.pdf>
- Contreras-Riquelme, J. S., Contreras, M., Moyano, T. C., Sjöberg, R., Jimenez-Gomez J., & Alvarez, J. M. (2025) Desert-adapted tomato *Solanum pennellii* exhibit unique regulatory elements and stress-ready transcriptome patterns to drought. *PLoS One* 20(5), Article e0324724. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0324724>
- Cui, J., Shao, G., Lu, J., Keabetswe, L., & Hoogenboom, G. (2020). Yield, quality and drought sensitivity of tomato to water deficit during different growth stages. *Scientia Agricola*, 77(2), Article e20180390. <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2018-0390>
- Cui, X., Gu, J., Liu, P., Fu, H., Wang, F., Qi, M., Sun, Z., Liu, Y., & Li, T. (2024). Genome-wide identification and expression analysis of the UPF0016 family in tomato (*Solanum lycopersicum*) under drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 219, Article 105607. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105607>

- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A., Handsaker, R. E., Lunter, G., Marth, G. T., Sherry, S. T., McVean, G., Durbin, R., & 1000 Genomes Project Analysis Group. (2011). The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27(15), 2156-2158. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr330>
- Danecek, P., Bonfield, J. K., Liddle, J., Marshall, J., Ohan, V., Pollard, M. O., Whitwham, A., Keane, T., McCarthy, S. A., Davies, R. M., & Li, H. (2021). Twelve years of SAMtools and BCFtools. *GigaScience*, 10(2), Article giab008. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giab008>
- de Santa Olalla, F, M., López F, P., y Calera B, A. (Coords.). (2005). *Agua y agronomía*. Ediciones Mundi-Prensa.
- Dong, S., Hong, J., Ling, J., Xie, Z., Zhang, S., Zhao, L., Song, L., Wang, Y., & Zhao, T. (2024). 番茄抗旱性的全基因组关联分析 [Genome-wide Association Studies of Drought Tolerance in Tomato]. *Acta Horticulturae Sinica*, 51(2), 229-238. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2023-0694>
- dos Santos, T. B., Ribas, A. F., de Souza, S. G. H., Budzinski, I. G. F., & Domingues, D. S. (2022). Physiological responses to drought, salinity, and heat stress in plants: A Review. *Stresses*, 2(1), 113-135. <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>
- Eekhout, T., Kalhorzadeh, P., & De Veylder, L. (2015). Lack of RNase H2 activity rescues HU-sensitivity of WEE1 deficient plants. *Plant signaling & behavior*, 10(4), Article e1001226. <https://doi.org/10.1080/15592324.2014.1001226>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations, (2011). The state of the world's land and water resources for food and agriculture (SOLAW); Managing systems at risk, Rome and Earthscan, London. <https://www.fao.org/4/i1688e/i1688e.pdf>

- Food and Agriculture Organization of the United Nations, (2022). SDG Indicators Data Portal, 6.4.2 *Water stress*. <https://www.fao.org/sustainable-development-goals-data-portal/data/indicators/642-water-stress/en>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2002). Uso agrícola del agua. <https://www.fao.org/4/y3918s/y3918s03.htm>
- 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>
- Guevara, M., & Torres, J. (2022). *Manejo del estrés vegetal como una estrategia para una agricultura sostenible*. Universidad de Almería.
- Hashimoto-Sugimoto, M., Higaki, T., Yaeno, T., Nagami, A., Irie, M., Fujimi, M., Miyamoto, M., Akita, K., Negi, J., Shirasu, K., Hasezawa, S., & Iba, K. (2013). A Munc13-like protein in *Arabidopsis* mediates H⁺-ATPase translocation that is essential for stomatal responses. *Nature Communications*, 4, Article 2215. <https://doi.org/10.1038/ncomms3215>
- Hong, S. W., Jon, J. H., Kwak, J. M., & Nam, H. G. (1997). Identification of a receptor-like protein kinase gene rapidly induced by abscisic acid, dehydration, high salt, and cold treatments in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 113(4), 1203–1212. <https://doi.org/10.1104/pp.113.4.1203>
- HR Ratings. (2024). *Water stress and its main causes in Mexico*. https://www.hrratings.com/pdf/EstrAs_HAdrico_y_sus_principales_causas_en_MAxico.pdf
- Kalhorzadeh, P., Hu, Z., Cools, T., Amiard, S., Willing, E. M., De Winne, N., Gevaert, K., De Jaeger, G., Schneeberger, K., White, C. I., & De Veylder, L. (2014). *Arabidopsis thaliana* RNase H2 deficiency counteracts the needs for the WEE1 checkpoint kinase but triggers genome instability. *The Plant Cell*, 26(9), 3680-3692. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.128108>

- Kampinga, H. H., Andreasson, C., Barducci, A., Cheetham, M. E., Cyr, D., Emanuelsson, C., Genevoux, P., Gestwicki, J. E., Goloubinoff, P., Huerta-Cepas, J., Kirstein, J., Liberek, K., Mayer, M. P., Nagata, K., Nillegoda, N. B., Pulido, P., Ramos, C., De los Rios, P., Rospert, S., . . . Marszalek, J. (2019). Function, evolution, and structure of J-domain proteins. *Cell Stress and Chaperones*, 24(1), 7-15. <https://doi.org/10.1007/s12192-018-0948-4>
- Kandeel, M., Morsy, M. A., Abd El-Lateef, H. M., Marzok, M., El-Beltagi, H. S., Al Khodair, K. M., Albokhadaim, I., & Venugopala, K. N. (2023). Genome-wide identification of B3 DNA-binding superfamily members (ABI, HIS, ARF, RVL, REM) and their involvement in stress responses and development in *Camelina sativa*. *Agronomy*, 13(3), Article 648. <https://doi.org/10.3390/agronomy13030648>
- Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M., & Sharma, A. (2020). The Impact of drought in plant metabolism: How to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sciences*, 10(16), 5692. <https://doi.org/10.3390/app10165692>
- Kim, C., Guo, H., Kong, W., Chandnani, R., Shuang, L.-S., & Paterson, A. H. (2016). Application of genotyping by sequencing technology to a variety of crop breeding programs. *Plant Science*, 242, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.04.016>
- Klunklin, W., & Savage, G. (2017). Effect on quality characteristics of tomatoes grown under well-watered and drought stress conditions. *Foods*, 6(8), 56. <https://doi.org/10.3390/foods6080056>
- Köthke, S., & Köck, M. (2011). The *Solanum lycopersicum* RNaseLER is a class II enzyme of the RNase T2 family and shows preferential expression in guard cells. *Journal of Plant Physiology*, 168(8), 840–847. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.11.012>
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G., Abecasis, G., Durbin, R., & 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. (2009). The sequence alignment/map format and SAMtools.

- Li, K.-P., Wong, C.-H., Cheng, C.-C., Cheng, S.-S., Li, M.-W., Mansveld, S., Bergsma, A., Huang, T., Van Eijk, M. J. T., & Lam, H.-M. (2021). GmDNJ1, a type-I heat shock protein 40 (HSP40), is responsible for both growth and heat tolerance in soybean. *Plant Direct*, 5(1), Article e00298. <https://doi.org/10.1002/pld3.298>
- Li, L.-H., Lv, M.-M., Li, X., Ye, T.-Z., He, X., Rong, S.-H., Dong, Y.-L., Guan, Y., Gao, X.-L., Zhu, J.-Q., & Xu, Z.-J (2018). The rice OsDUF810 family: OsDUF810.7 may be involved in the tolerance to salt and drought. *Molecular Biology*, 52(4), 489–496. <https://doi.org/10.1134/S002689331804012X>
- Li, X., Liu, X., Pan, F., Hu, J., Han, Y., Bi, R., Zhang, C., Liu, Y., Wang, Y., Liang, Z., Zhu, C., Guo, Y., Huang, Z., Wang, X., Du, Y., Liu, L., & Li, J. (2024). Dissection of major QTLs and candidate genes for seedling stage salt/drought tolerance in tomato. *BMC Genomics*, 25, Article 1170. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-11101-8>
- Liang, G., Liu, J., Zhang, J., & Guo, J. (2019). Effects of drought stress on photosynthetic and physiological parameters of tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 145(1), 12–17. <https://doi.org/10.21273/JASHS04725-19>
- Liu, T., Li, S., Du, H., Cui, J., Xu, S., Wang, J., Liu, H., Zou, D., Lu, W., & Zheng, H. (2024). The identification of drought tolerance candidate genes in *Oryza sativa* L. ssp. *Japonica* seedlings through genome-wide association study and linkage mapping. *Agriculture*, 14(4), Article 603. <https://doi.org/10.3390/agriculture14040603>
- Liu, Z., Jiang, J., & Li, J. (2023). GWAS characterization of the genetic regions associated with nine important agronomic traits in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Agronomy*, 13(5), Article 1191. <https://doi.org/10.3390/agronomy13051191>

- Lozano, R., Capel, J., & Yuste-Lisbona, F. J. (2024). Editando el futuro de la mejora genética de tomate. *Agricultura: Revista Agropecuaria*, 1084, 60–64. <https://www.revistaagricultura.com/UploadedFiles/mejora-genetica-tomate.pdf>
- Maldonado-Peralta R, Maldonado-Peralta MA, Rojas-Garcia AR, Salinas-Vargas D (2021) Efecto del estrés hídrico en poblaciones nativas de tomate mexicano. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 8(2), Article e2889. <https://doi.org/10.19136/era.a8nII.2889>
- Maldonado-Peralta, R., Cruz-Huerta, N., Ramírez-Ramírez, I., Castillo-González, F., Livera-Muñoz, M., Sandoval-Villa, M., & González-Hernández, V. A. (2022). Desempeño agronómico y fisiológico de variedades nativas de tomate mexicano sometidas a deficiencias de agua y nutrientes. *TECNOCENCIA Chihuahua*, 16(1), Article e882. <https://doi.org/10.54167/tecnociencia.v16i1.882>
- Mishra, U., Rai, A., Kumar, R., Singh, M., & Pandey, H. P. (2016). Gene expression analysis of *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites* under drought conditions. *Genomics Data*, 9, 40–41. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2016.04.001>
- Nouraei, S., Mia, M.S., Liu, H. Turner, N. C., & Yan, G. (2024). Genome-wide association study of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) identifies SNP markers and candidate genes. *Molecular Genetics and Genomics*, 299, Article 22. <https://doi.org/10.1007/s00438-024-02104-x>
- Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura. (2024). *Informe mundial de las Naciones Unidas sobre el desarrollo de los recursos hídricos 2024: Agua para la prosperidad y la paz; resumen ejecutivo*. https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000388950_spa
- Orús, A. (2024, 26 de septiembre). *Ranking de las hortalizas más producidas a nivel mundial*. Statista. <https://es.statista.com/estadisticas/1308589/ranking-de-las-hortalizas-mas-producidas-a-nivel-mundial/>

- Pamungkas, S. S. T., Suwanto, Suprayogi, & Farid, N. (2022). Drought stress: Responses and mechanism in plants. *Reviews in Agricultural Science*, 10, 168–185. https://doi.org/10.7831/ras.10.0_168
- Pevicharova, G., Grozeva, S., Ganeva, D. (2020). Influence of reduced irrigation on phenological and morphological characters of different tomato genotypes. *Journal of International Scientific Publications: Agriculture & Food*, 6, 111–121. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3749778>
- Pu, Z.-E., Ye, X.-L., Li, Y., Shi, B.-X., Guo, Z., Dai, S.-F., Ma, J., Liu, Z.-H., Jiang, Y.-F., Li, W., Jiang, Q.-T., Chen, G.-Y., Wei, Y.-M., & Zheng, Y.-L. (2022). Identification and validation of novel loci associated with wheat quality through a genome-wide association study. *Journal of Integrative Agriculture*, 21 (11), 3131–3147. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.08.085>
- Putti, F. F., de Queiroz Barcelos, J. P., Goes, B. C., Alves, R. F., Neto, M. M., da Silva, A. O., Filho, L. R. A. G., Zanetti, W. A. L., & de Souza, A. V. (2023). Effects of water deficit on growth and productivity in tomato crops irrigated with water treated with very low-frequency electromagnetic resonance fields. *Plants*, 12(21), Article 3721. <https://doi.org/10.3390/plants12213721>
- Rajendran, N. R., Qureshi, N., & Pourkheirandish, M. (2022). Genotyping by sequencing advancements in barley. *Frontiers in Plant Science*, 13, Article 931423. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.931423>
- Ripoll, J., Urban, L., Brunel, B. & Bertin, N. (2016). Water deficit effects on tomato quality depend on fruit developmental stage and genotype. *Journal of Plant Physiology*, 190, 26-35. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.10.006>
- Rodríguez-Cabello, J., Pérez-González, A., Ortega-García, L., & Arteaga-Barrueta, M. (2020). Estudio hidrosostenible en el cultivo del tomate, su efecto en el rendimiento y calidad del fruto. *Cultivos Tropicales*, 41(2). http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0258-59362020000200006&lng=es&tlng=es

- Sahu, T.K., Singh, M., Kalia, S., Singh, A.K. (2023). Genome-Wide Association Study (GWAS): Concept and methodology for gene mapping in plants. En A. Raina, M. R. Wani, R. A. Laskar, N. Tomlekova, & S. Khan (Eds.), *Advanced Crop Improvement*, 2, 477-511. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-26669-0_17
- Sánchez, A. G. (2025). Identificación de genes relacionados con la tolerancia a estreses abióticos mediante mutagénesis insercional de tomate y especies silvestres relacionadas. [Tesis de maestría, Universitat Politècnica de València]. RiuNet repositorio institucional. <https://riunet.upv.es/handle/10251/214486>
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. (2024, 24 de mayo). *Jitomate mexicano, entre los cinco principales productos agrícolas generadores de divisas: Agricultura*. Gobierno de México. <https://www.gob.mx/pronabive/prensa/jitomate-mexicano-entre-los-cinco-principales-productos-agricolas-generadores-de-divisas-agricultura-366124>
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H. H., & Battaglia, M. L. (2021). Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10(2), Article 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. (2025). Panorama agroalimentario 2025. Gobierno de México. https://nube.agricultura.gob.mx/panorama_dgsiap/
- Servicio Meteorológico Nacional. (2025). Monitor de sequía en México. Comisión Nacional del agua. <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/monitor-de-sequia/monitor-de-sequia-en-mexico>
- Singh, P., Arif, Y., Mischczuk, E., Bajguz, A., & Hayat, S. (2022). Specific roles of lipoxygenases in development and responses to stress in plants. *Plants*, 11(7), Article 979. <https://doi.org/10.3390/plants11070979>

- Stefanov, M., Yotsova, E., Gesheva, E., Dimitrova, V., Markovska, Y., Doncheva, S., & Apostolova, E. L. (2021). Role of flavonoids and proline in the protection of photosynthetic apparatus in *Paulownia* under salt stress. *South African Journal of Botany*, 139, 246–253. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.02.008>
- Sun, L., Wang, Y.-P., Chen, P., Ren, J., Ji, K., Li, Q., Li, P., Dai, S.-J., & Leng, P. (2011). Transcriptional regulation of SIPYL, SIPP2C, and SISnRK2 gene families encoding ABA signal core components during tomato fruit development and drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 62(15), 5659–5669. <https://doi.org/10.1093/jxb/err252>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2022). *Fisiología vegetal* (4.^a ed.). Artmed. (Obra original publicada en inglés)
- Tayyab, M., Taj, M., Ahmad, A., Ghani, M. U., & Jia, J. (2025). Phylogenomic analysis of bromodomain genes in cotton (*Gossypium* spp.) and their potential roles in abiotic stress tolerance. *Journal of Cotton Research*, 8, 23. <https://doi.org/10.1186/s42397-025-00225-1>
- Tian, Y., Yang, A., Yan, J., Zhang, L., & Wang, Q. (2026). Genome-wide analysis of the B3 family in apple (*Malus domestica* Borkh.) and functional identification of *MdREM19* involvement in salt stress. *BMC Genomics*, 27, Article 268. <https://doi.org/10.1186/s12864-025-12317-y>
- Tornero, P., Mayda, E., Gómez, M. D., Cañas, L., Conejero, V., & Vera, P. (1996). Characterization of LRP, a leucine-rich repeat (LRR) protein from tomato plants that is processed during pathogenesis. *The Plant Journal*, 10(2), 315–330. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1996.10020315.x>
- Upadhyay, R. K., Handa, A. K., & Mattoo, A. K. (2019). Transcript abundance patterns of 9- and 13-lipoxygenase subfamily gene members in response to abiotic stresses (heat, cold, drought or salt) in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) highlights member-specific dynamics relevant to each stress. *Genes*, 10(9), Article 683. <https://doi.org/10.3390/genes10090683>

- Verma, A. K., Tamadaddi, C., Tak, Y., Lal, S. S., Cole, S. J., Hines, J. K., & Sahi, C. (2019). The expanding world of plant J-domain proteins. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 38(5–6), 382–400. <https://doi.org/10.1080/07352689.2019.1693716>
- Vu, N. T., Nguyen, N. B. T., Ha, H. H., Nguyen, L. N., Luu, L. H., Dao, H. Q., Vu, T. T., Huynh, H. T. T., & Le, H. T. T. (2023). Evolutionary analysis and expression profiling of the *HSP70* gene family in response to abiotic stresses in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Science progress*, 106(1), Article 368504221148843. <https://doi.org/10.1177/00368504221148843>
- Wang, G., Cai, G., Xu, N., Zhang, L., Sun, X., Guan, J., & Meng, Q. (2019). Novel DnaJ protein facilitates thermotolerance of transgenic tomatoes. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(2), Article 367. <https://doi.org/10.3390/ijms20020367>
- Wang, H., Liu, S., Fan, F., Yu, Q., & Zhang, P. (2022). A moss 2-oxoglutarate/Fe (II)-dependent dioxygenases (2-ODD) gene of flavonoids biosynthesis positively regulates plants abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 13, Article 850062. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.850062>
- Wang, J., & Zhang, Z. (2021). GAPIT version 3: Boosting power and accuracy for genomic association and prediction. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, 19(4), 629-640. <https://doi.org/10.1016/j.gpb.2021.08.005>
- Wang, L., Li, T., Liu, N., & Liu, X. (2023). Identification of tomato AHL gene families and functional analysis their roles in fruit development and abiotic stress response. *Plant Physiology and Biochemistry*, 202, Article 107931. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107931>
- Wang, M., Chen, B., Zhou, W., Ma, J., & Zhang, H. (2021). Genome-wide identification and expression analysis of the AT-hook motif nuclear localized gene family in soybean. *BMC Genomics*, 22, Article 361. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07687-y>

- Wang, N., Yuan, Y., Wang, H., Yu, D., Liu, Y., Zhang, A., Gowda, M., Nair, S. K., Hao, Z., Lu, Y., San Vicente, F., Prasanna, B. M., Li, X., & Zhang, X. (2020). Applications of genotyping-by-sequencing (GBS) in maize genetics and breeding. *Scientific Reports*, 10, Article 16308. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73321-8>
- Wang, Y. H., Ye, X., Zhao, B. Y., Wang, W. J., Zhou, Z. F., Zhang, X. Q., Du, J., Song, J. L., Huang, X. L., Ouyang, K. X., Zhong, T. X., & Liao, F. X. (2024). Comprehensive analysis of B3 family genes in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) and the negative regulator role of *PgRAV-04* in drought tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 15, Article 1400301. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1400301>
- Wei, S., Zhang, W., Fu, R., Wang, X., & Cheng, Y. (2021). Genome-wide characterization of 2-oxoglutarate and Fe (II)-dependent dioxygenase family genes in tomato during growth cycle and their roles in metabolism. *BMC Genomics*, 22, Article 126. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07434-3>
- Wei, Z., Wang, J., Yang, S., & Song, Y. (2015). Identification and expression analysis of the LRR-RLK gene family in tomato (*Solanum lycopersicum*) Heinz 1706. *Genome*, 58(4), 121–134. <https://doi.org/10.1139/gen-2015-0035>
- Weng S, Ma J, Tao W, Tan Y, Pan M, Zhang Z, Huang L, Zheng L and Zhao J. (2023). Drought stress identification of tomato plant using multi-features of hyperspectral imaging and subsample fusion. *Frontiers in Plant Science*, 14, Article 1073530. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1073530>
- Zhang, W. M., Cheng, X. Z., Fang, D., y Cao, J. (2022). AT-HOOK MOTIF NUCLEAR LOCALIZED (AHL) proteins of ancient origin radiate new functions. *International Journal of Biological Macromolecules*, 214, 290-300. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2022.06.100>
- Zhang, Y., Li, D., Liu, X., Wang, Y., & Chen, J. (2026). Characterization of tomato AHL proteins and their biological functions in the resistance to salt and

osmotic stresses. *Plant Cell Reports*, 45, Article 79.
<https://doi.org/10.1007/s00299-026-03767-z>

Zhang, Z., Cao, B., Li, N., Chen, Z., & Xu, K. (2019). Comparative transcriptome analysis of the regulation of ABA signaling genes in different rootstock grafted tomato seedlings under drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 166, Article 103814.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103814>

9. ANEXO

Cuadro 1A. Descripción de SNPs identificados de acuerdo con el carácter evaluado área foliar en 68 líneas de tomate.

Cromosoma	Posición	p- value	Nombre del gen	Función del gen
1	81692971	4.00	Solyc01G002953	PF02362//PF03754 - B3 DNA binding domain (B3) // Domain of unknown function (DUF313) (DUF313)
1	84176533	4.00	Solyc01T003256.5	K15718 - linoleate 9S-lipoxygenase (LOX1_5)
2	34027893	4.00	Solyc02T000707.1	PTHR31447:SF1 - 2-OXOGLUTARATE (2OG) AND FE(II)-DEPENDENT OXYGENASE-LIKE PROTEIN
6	43581873	4.00	Solyc06T001598.1	K03130 - transcription initiation factor TFIID subunit 5 (TAF5)
2	51644723	4.00	Solyc02T002485.1	KOG1881 - Anion exchanger adaptor protein Kanadaptin, contains FHA domain / PTHR23308:SF2 - KANADAPTIN
1	47177969	4.00	Solyc01G001320	PTHR11240:SF81 - RIBONUCLEASE S-2 / K01166 - ribonuclease T2 [EC:3.1.27.1] (E3.1.27.1)
9	320830	4.00	Solyc09G000036	PTHR24078:SF575 - J DOMAIN-CONTAINING PROTEIN / PTHR24078:SF298 - HEAT SHOCK PROTEIN 40-LIKE
11	7452785	4.00	Solyc11T000807.1	PTHR31790:SF473 - F-BOX DOMAIN-CONTAINING PROTEIN / IPR017451 - F-box associated interaction domain
10	63942420	4.00	Solyc10T002621.1	PTHR11220//PTHR11220:SF22 - HEME-BINDING PROTEIN-RELATED
10	63981169	4.00	Solyc10G002625	1.14.13.204//1.14.13.205 - long-chain acyl-CoA omega-monooxygenase. / long-chain acyl-CoA omega-hydroxylase. // long-chain fatty acid omega-monooxygenase. / CYP86A. IPR001128//IPR002401 - Cytochrome P450 // Cytochrome P450, E-class, group I
4	65456064	4.00	Solyc04G002775	PTHR10593//PTHR10593:SF32 - SERINE/THREONINE-PROTEIN KINASE RIO
10	42907445	4.00	Solyc10G001365	IPR006564//IPR007527//IPR018289 - Zinc finger, PMZ-type // Zinc finger, SWIM-type // MULE transposase domain
6	48803831	4.00	Solyc06G002334	PTHR13931:SF15 - U-BOX DOMAIN-CONTAINING PROTEIN/ PTHR13931//PTHR13931:SF2 - UBIQUITINATION FACTOR E4 // UBIQUITIN CONJUGATION FACTOR E4 A
7	4223855	4.00	Solyc07G000425	PTHR43173:SF20 - PROTEIN KINASE DOMAIN-CONTAINING PROTEIN / PTHR10566:SF72 - PROTEIN KINASE FAMILY PROTEIN
12	4234780	4.00	Solyc12G000541	PTHR11260:SF204 - GLUTATHIONE S-TRANSFERASE U21-RELATED

Cuadro 1A. Continuación.

Cromosoma	Posición	p- value	Nombre del gen	Función del gen
12	4245960	4.00	Solyc12G000544	PF00072//PF01590//PF02518 - Response regulator receiver domain (Response_reg) // GAF domain (GAF) // Histidine kinase-, DNA gyrase B-, and HSP90-like ATPase (HATPase_c)
11	4164562	4.00	Solyc11G000482	PTHR45732:SF12 - ADP-RIBOSYLATION FACTOR-LIKE PROTEIN 8C / PTHR11711:SF152 - ADP-RIBOSYLATION FACTOR-LIKE A1A
3	6761562	4.00	Solyc03G000699	PTHR46632:SF28 - RING-TYPE DOMAIN-CONTAINING PROTEIN / PTHR10315//PTHR10315:SF31 - SEVEN IN ABSENTIA HOMOLOG
12	65922651	4.00	Solyc12G002536	PTHR13697//PTHR13697:SF25 - PHOSPHOFRUCTOKINASE // SUBFAMILY NOT NAMED
10	4087199	4.00	Solyc10G000501	PTHR11122:SF36 - GLUCOSE-6-PHOSPHATE 1-EPIMERASE / PTHR11122:SF10 - APOSPORY-ASSOCIATED PROTEIN C-RELATED
10	57134398	4.00	Solyc10T001956.1	IPR001841//IPR017066 - Zinc finger, RING-type // E3 ubiquitin-protein ligase BOI
10	57192683	4.00	Solyc10G001958	2.3.1.78 - Heparan-alpha-glucosaminide N-acetyltransferase
8	57251148	4.00	Solyc08G001512	PTHR23240:SF6 - DNA CROSS-LINK REPAIR 1A PROTEIN /PTHR23240:SF10 - DNA CROSS-LINK REPAIR PROTEIN PSO2/SNM1-RELATED
8	57263909	4.00	Solyc08G001513	PTHR31561:SF2 - 3-KETOACYL-COA SYNTHASE 10
11	57973678	4.00	Solyc11G002531	PTHR10811//PTHR10811:SF27 - FRINGE-RELATED // SUBFAMILY NOT NAMED