

Diversidad genética y estructura poblacional de materiales nativos de trigo harinero de ambientes secos

Genetic Diversity and Population Structure of Native Bread Wheat Germplasm from Dry Environments

Karla Ivonne Carrillo-Ruiz¹ , M. Humberto Reyes-Valdés¹ , Carolina P. Sansaloni² , Flor C. Pacheco-Reyes^{1,3} , Ana Luisa Gómez-Espejo^{1*} 

¹Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Calz. Antonio Narro 1923, CP. 25315. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.

²International Maize and Wheat Improvement Center, Carretera México-Veracruz Km. 45, El Batán, CP. 56237. Texcoco, México.

³Estancias Postdoctorales por México. Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación. México.

*Autor de correspondencia: gomez.ana.mvz@gmail.com

Artículo científico

Recibido: 26 de febrero 2026

Aceptado: 05 de mayo 2026

RESUMEN. Se evaluó la diversidad genética y estructura poblacional de materiales nativos de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) con el fin de identificar patrones de variación asociados al origen climático y su potencial adaptación al estrés hídrico. De una colección de 990 colectas del banco de germoplasma del CIMMYT, se seleccionaron 45 materiales provenientes de regiones áridas y semiáridas, considerando criterios geográficos, climáticos (índice de aridez ≥ 30) y genéticos. El análisis se realizó con 10 811 marcadores SNP genómicos de alta calidad. La diversidad genética intrapoblacional se estimó mediante el índice de entropía de Shannon, mientras que la estructura genética se evaluó mediante análisis UPGMA, análisis de componentes principales (ACP) y análisis de ancestría con inferencia bayesiana. Los resultados mostraron una diversidad genética intermedia ($H = 0.46$) y una estructura genética débil a moderada, caracterizada por alta variación intragrupo y tendencias parciales de agrupamiento asociadas al clima de origen. El análisis de ancestría identificó cinco grupos genéticos con distintos niveles de mezcla. En conjunto, los resultados sugieren una estructuración genética incipiente influenciada por el ambiente y un flujo génico histórico significativo, destacando el valor de estos materiales para conservación y mejoramiento genético.

Palabras clave: Adaptación, sequía, variabilidad.

ABSTRACT. Genetic diversity and population structure of native bread wheat (*Triticum aestivum* L.) materials were evaluated to identify patterns of variation associated with climatic origin and potential adaptation to drought stress. From an initial collection of 990 accessions from the CIMMYT germplasm bank, 45 materials originating from arid and semi-arid regions were selected based on geographic, climatic (aridity index ≥ 30), and genetic criteria. Analyses were performed using 10 811 high-quality genomic SNP markers. Intrapopulation genetic diversity was estimated using the Shannon entropy index, while genetic structure was assessed through UPGMA clustering, principal component analysis (PCA), and Bayesian ancestry inference. The results revealed intermediate genetic diversity ($H = 0.46$) and weak to moderate population structure, characterized by high intragroup variation and partial clustering trends associated with climatic origin. Ancestry analysis identified five genetic groups with varying degrees of admixture. Overall, the results indicate incipient genetic structuring influenced by environmental conditions and significant historical gene flow, highlighting the value of these materials for conservation and wheat breeding programs.

Keywords: Adaptation, drought, variability.

Como citar: Carrillo-Ruiz KI, Reyes-Valdés MH, Sansaloni CP, Pacheco-Reyes FC, Gómez-Espejo AL (2026) Diversidad genética y estructura poblacional de materiales nativos de trigo harinero de ambientes secos. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios Núm. Esp. VI: e5140. DOI: 10.19136/era.a13nVI.5140.

INTRODUCCIÓN

El trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) es un cultivo fundamental para la seguridad alimentaria a escala global, su éxito radica en su capacidad de adaptación a diversas condiciones agroclimáticas adversas (Curtis y Halford 2014). Sin embargo, en la actualidad el cambio climático ha modificado aceleradamente los sistemas agrícolas, alterando los patrones de precipitación y la frecuencia e intensidad de eventos extremos como sequías, elevando el estrés hídrico y en consecuencia reduciendo la productividad agrícola en diversas regiones del mundo (Ullah 2025, Farah *et al.* 2025). A pesar de que el trigo ha mostrado históricamente una notable capacidad de adaptación como resultado de la aplicación de programas de mejoramiento genético (Balfourier *et al.* 2019), el actual escenario climático podría limitar el desempeño de las variedades modernas, particularmente en regiones áridas y semiáridas (Xiong *et al.* 2021).

En México, la producción nacional de trigo harinero es insuficiente para cubrir la demanda interna, lo que ha incrementado la dependencia de importaciones, principalmente de Estados Unidos y Canadá (SIAP, 2024). Este cultivo se desarrolla principalmente bajo sistemas de riego en el noroeste del país, especialmente en el estado de Sonora, una región altamente vulnerable a la variabilidad climática y a la disminución en la disponibilidad de agua (Hernandez-Ochoa *et al.* 2018); siendo estos factores un riesgo creciente para la estabilidad productiva del sistema triguero nacional. Por esta razón, es prioritario el desarrollo de variedades de trigo resilientes y adaptables a condiciones ambientales adversas como las predominantes en la región norte de México, por lo que la incorporación de nuevas fuentes de variabilidad genética es crucial para el desarrollo de nuevos programas de mejoramiento (Bapela *et al.* 2022). En este sentido, cobran relevancia los materiales nativos de trigo ya que representan una fuente importante para la adaptación derivada de su historial evolutivo bajo condiciones climáticas prevalentes en sus centros de origen (Li *et al.* 2021). Además, a diferencia de las variedades convencionales, los materiales nativos suelen presentar una alta variación genética intrapoblacional producto del flujo génico histórico al que han sido sometidos y de los procesos de selección empírica bajo condiciones ambientales y topográficas heterogéneas (Huang *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2012, Hanif *et al.* 2021, Seyvani *et al.* 2025).

La caracterización de la diversidad genética y de la estructura poblacional mediante marcadores moleculares, como polimorfismos de un solo nucleótido (SNP), constituye una herramienta fundamental para evaluar los patrones de variación genética adaptativa en trigo (Balfourier *et al.* 2019, Zhou *et al.* 2020). En este contexto, los enfoques de genética del paisaje y asociación genotipo-ambiente han demostrado que la integración de la información genómica y variables ambientales permite identificar señales adaptativas relevantes para el mejoramiento de cultivos (Omondi *et al.* 2024). Asimismo, se ha evidenciado que dicha variación genética se asocia con mayor fuerza a gradientes ambientales que a la localización geográfica *per se* (Hanif *et al.* 2021, Babalola *et al.* 2025).

No obstante, la aplicación práctica de estos hallazgos en programas de mejoramiento, particularmente en ambientes áridos y semiáridos, aún es limitada (El Gataa *et al.* 2024, Cordero *et al.* 2026). Esta limitación atribuida principalmente a la insuficiente integración de datos genómicos, fenotípicos y ambientales (Nyine *et al.* 2025), así como a la naturaleza compleja y poligénica de la tolerancia a la sequía y la fuerte interacción genotipo x ambiente (Khan *et al.* 2019), aunado a la

necesidad de validar e incorporar estos loci en esquemas de selección genética efectivos (El Gataa *et al.* 2022, Liu *et al.* 2023).

El uso de índices climáticos, como el índice de aridez (p. ej., IA), representa una herramienta robusta para estimar la disponibilidad hídrica ambiental y ha sido ampliamente empleado en la caracterización de poblaciones que han evolucionado bajo condiciones de estrés hídrico (Zomer *et al.* 2022). Estas poblaciones presentan una mayor probabilidad de portar variantes genéticas asociadas con la tolerancia a la sequía. Por lo tanto, la integración de datos ecológicos, fenotípicos, ambientales (IA) y genómicos podría facilitar la identificación y selección de germoplasma con alto potencial adaptativo, fortaleciendo los programas de mejoramiento dirigidos a ambientes áridos y semiáridos (García-Oliveira *et al.* 2025).

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar la diversidad genética y la estructura poblacional de un conjunto de 50 materiales nativos de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) seleccionados con base en marcadores SNP de alta densidad, un índice climático e información geográfica. Asimismo, se buscó identificar patrones de variación genética asociados al clima y analizar su posible relación con los procesos de adaptación. Los resultados generados pueden tener implicaciones prácticas para la conservación y el aprovechamiento de los recursos fitogenéticos, así como para el diseño de estrategias de selección de genotipos orientadas a incrementar la resiliencia climática del cultivo ante los escenarios actuales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de materiales nativos

La selección de materiales se realizó a partir de los datos de pasaporte de 990 materiales nativos (landraces) de trigo harinero pertenecientes al banco de germoplasma del CIMMYT. La selección se basó en la integración de tres criterios principales: origen geográfico, origen climático y contenido genético. Desde el punto de vista geográfico, se priorizaron materiales provenientes de regiones caracterizadas por condiciones secas, incluyendo zonas áridas y semiáridas, así como regiones templadas cálidas. La clasificación climática se realizó con base en el sistema de Köppen-Geiger, ampliamente utilizado en estudios agroclimáticos y de adaptación vegetal (Kottek *et al.* 2006).

El criterio climático se definió a partir del índice de aridez (IA), el cual estima el balance hídrico de los sitios de origen mediante la relación entre la evapotranspiración potencial y la precipitación anual (Cortés 2013). Los valores positivos del IA indican déficit hídrico, mientras que los negativos reflejan exceso de precipitación. Para este estudio, se estableció un umbral de selección de $IA \geq 30$, correspondiente a ambientes con precipitación muy deficiente y condiciones marcadas de estrés hídrico. Este criterio permitió enfocar la selección en materiales con potencial adaptación a la sequía, relevantes para programas de mejoramiento bajo escenarios de cambio climático. Mientras que el criterio genético consideró la diversidad alélica asociada a ocho marcadores SNP (Tabla 1) previamente reportados por Gómez-Espejo *et al.* (2022). Estos marcadores están vinculados a mecanismos de respuesta al estrés hídrico y se utilizaron para identificar materiales

representativos de variantes genéticas relevantes dentro de las poblaciones de origen. La selección integró la información del índice de aridez y la composición alélica de cada material.

Tabla 1. Listado de genes utilizados en la selección de los materiales nativos.

Proteína	Alelo	Función biológica
Ovate Family Proteins (OFF) Cromosoma 2B	TT	Factores reguladores específicos de plantas que participan en el control de la morfogénesis (forma y tamaño de órganos) y en la adaptación morfológica frente a señales de estrés ambientales y hormonales (Wang <i>et al.</i> 2020).
Similar to hélix-loop-helix DNA (bHLH1) Cromosoma 3D	GG	Regulación de procesos clave como: crecimiento y desarrollo, respuesta a hormonas, adaptación a estrés abiótico (salinidad, sequía) y arquitectura radical y aérea (Guo y Wang 2017).
Putative expansin-B2 (EXPB2) Cromosoma 3D	TT	Elongación celular, especialmente en raíces y tejidos jóvenes, crecimiento de la raíz primaria y raíces laterales, emergencia de hojas y elongación del tallo, plasticidad del desarrollo, permitiendo ajustes rápidos del crecimiento (Cosgrove 2015).
Growth-regulating factor 1 (GIF1) Cromosoma 4B	TT	Regulación del crecimiento vegetativo, especialmente en el área foliar, longitud de hojas y arquitectura de la planta. En cereales, la modulación del crecimiento (mediada por GRF–GIF) influye indirectamente en la longitud de raíces, la relación raíz/parte aérea, rasgos clave para la tolerancia a la sequía (Zan <i>et al.</i> 2020).
Late embryogenesis abundant (LEA) Cromosoma 4D	GG	Previenen la agregación y daño de otras proteínas y estructuras celulares bajo estrés hídrico u osmótico (Liu <i>et al.</i> 2019).
Basic helix-loop-helix (bHLH2) Cromosoma 7A	CC	Regulación de procesos clave como crecimiento y desarrollo, respuesta a hormonas, adaptación a estrés abiótico (salinidad, sequía) y arquitectura radical y aérea (Guo y Wang 2017).
SKP-Cullin-Fbox E3 (SCF) Cromosoma 7A	CC	Las proteínas SCF E3 ubiquitina ligasas —especialmente aquellas con dominio F-box como TaFBA1— son componentes clave de la respuesta al estrés por sequía. Reconocen y marcan proteínas reguladoras para degradación, modulando rutas de señalización (Shu y Yang 2017). Su expresión puede aumentar bajo sequía y otros estreses abióticos (Zhou <i>et al.</i> 2014).
Cytochrome b6-f complex subunit 5 (PETG) Cromosoma 7D	TT	El complejo cytochrome b6f, incluyendo subunidades como PetG, es un punto crítico para ajustar el flujo de electrones bajo estrés (Saroussi <i>et al.</i> 2023).

La combinación de estos criterios permitió una selección integral que incorpora tanto las condiciones ambientales del sitio de origen como la variabilidad genética subyacente, proporcionando una base sólida para estudios de diversidad, adaptación y mejoramiento genético. Adicionalmente, se incluyeron materiales nativos contrastantes, caracterizados por índices de aridez negativos, alta precipitación media anual, climas fríos y variantes alélicas alternativas, los cuales se utilizaron como materiales testigo.

Diversidad alélica dentro de materiales nativos

Los análisis de diversidad genética en los materiales seleccionados se realizaron a partir de datos moleculares correspondientes a 26 064 marcadores SNPs codificados en formato genotípico aditivo (0, 1 y 2). Estos datos fueron generados por el Banco de Germoplasma de trigo del CIMMYT mediante la tecnología GBS DArT-seq, siguiendo la metodología descrita por Vikram *et al.* (2016). Inicialmente, la matriz genotípica fue sometida a un control de calidad de los datos eligiendo las variantes con una frecuencia de alelo menor (MAF) $\geq 2\%$. Posteriormente, se filtraron los marcadores para retener únicamente aquellos más polimórficos e informativos empleando la entropía de Shannon y una proporción máxima de datos faltantes (NA) del 50 %. Como resultado, se conservaron 10 811 SNPs, que constituyeron la base de datos final para los análisis posteriores.

La diversidad alélica intrapoblacional se estimó mediante el índice de entropía de Shannon (H), ampliamente utilizado en genética de poblaciones para cuantificar la diversidad genética en función de las frecuencias alélicas (Reyes-Valdés y Williams 2005, Chao *et al.* 2015). Este índice mide la incertidumbre asociada a la identidad de un alelo seleccionado al azar, siendo sensible tanto al número de alelos (riqueza alélica) como a su distribución (equidad). En el caso de los SNPs, que generalmente son bialélicos, el índice alcanza su valor máximo cuando ambos alelos presentan frecuencias similares, lo que refleja una mayor equidad, mientras que valores bajos indican la predominancia de un solo alelo y, por lo tanto, menor diversidad efectiva. Para un locus con k alelos y frecuencias $p_1, p_2, \dots, p_k$, se utilizó la fórmula:

$$H = - \sum_{i=1}^k p_i \log_2(p_i)$$

Donde: i corresponde a la proporción del alelo y p_i se refiere a la frecuencia alélica correspondiente.

Con el fin de distinguir si los valores de H se explican principalmente por la riqueza alélica o por la equidad en la distribución de frecuencias, se estimó adicionalmente la heterocigosidad esperada (H_e) para cada locus. En SNPs bialélicos, H_e se calculó como: $H_e = 2pq$. Donde p y q corresponden a las frecuencias de los dos alelos. Mientras que H integra simultáneamente riqueza y equidad, H_e es particularmente sensible a la distribución de las frecuencias alélicas, disminuyendo cuando uno de los alelos predomina. De esta manera, el uso conjunto de ambos índices permite discriminar si la diversidad genética observada está determinada principalmente por el número de variantes presentes o por su representación relativa en la población.

Las frecuencias alélicas se estimaron a partir de genotipos codificados como 0, 1 y 2, correspondientes a homocigoto para el alelo alternativo, heterocigoto y homocigoto para el alelo de referencia, respectivamente. Todos los cálculos se realizaron en el entorno estadístico R (R Core Team 2023).

Diversidad interpoblacional de materiales nativos

Para evaluar la diversidad genética entre los materiales nativos, se calculó una matriz de distancias genéticas utilizando la distancia euclidiana entre pares de genotipos, asumiendo independencia entre marcadores tras el proceso de filtrado. A partir de esta matriz, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico mediante el método UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), utilizado para inferir relaciones genéticas basadas en datos moleculares. El dendrograma se construyó de forma iterativa, fusionando en cada paso los grupos genéticamente más cercanos hasta completar la estructura jerárquica.

La robustez de los agrupamientos obtenidos se evaluó mediante un análisis de bootstrap con 1 000 remuestreos con reemplazo. En cada iteración se generó una matriz genotípica pseudo-replicada conservando el número total de SNPs, a partir de la cual se recalculó la matriz de distancias y se construyó un dendrograma independiente mediante el mismo método UPGMA. Los valores de soporte para cada rama del dendrograma original se estimaron como la proporción de remuestreos en los que cada agrupamiento fue recuperado, lo que permitió evaluar la estabilidad y confiabilidad de las relaciones genéticas inferidas.

Con el fin de caracterizar la estructura genética y explorar la variación multivariada entre los materiales nativos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Previamente, la matriz genotípica de 10 811 SNPs se centró por marcador y, cuando fue necesario, se estandarizó para minimizar el efecto de diferencias en la variación marginal. El ACP se efectuó mediante descomposición en valores singulares (SVD), un método eficiente para el análisis de datos genómicos de alta dimensionalidad. Los componentes principales y sus valores propios permitieron estimar la proporción de variación genética explicada por cada eje. Se retuvieron los primeros componentes con base en su relevancia biológica, la varianza acumulada y el gráfico de sedimentación. La proyección de los individuos sobre estos ejes se utilizó para visualizar la diferenciación genética, identificar agrupamientos y explorar patrones de estructura poblacional.

De manera complementaria, la estructura genética se evaluó mediante un análisis de ancestría con inferencia bayesiana, utilizando el paquete LEA en R (Frichot y François 2015). Los coeficientes de ancestría se estimaron con la función *snmf*, basada en factorización matricial no negativa y optimizada para grandes conjuntos de datos, lo que permite estimaciones robustas aun en presencia de desequilibrio de ligamiento o datos faltantes.

El análisis se ejecutó considerando valores de *K* de 1 a 10, con 10 réplicas por *K*. El número óptimo de grupos ancestrales se determinó mediante la minimización de la entropía cruzada promedio, conforme al criterio de Frichot y François (2015). Con el *K* óptimo se obtuvieron las matrices *Q* y *P*, a partir de las cuales se asignaron los genotipos a las subpoblaciones inferidas y se describió la estructura poblacional, en concordancia con los patrones observados en el ACP. Todos los análisis se realizaron en el entorno R (R Core Team 2023), utilizando procedimientos estandarizados y paquetes validados para el manejo de matrices genómicas de gran tamaño.

RESULTADOS

Diversidad alélica de materiales nativos seleccionados

Se seleccionaron 45 materiales nativos experimentales originarios de regiones áridas y semiáridas de cinco países (Tabla 2). En contraste, los materiales utilizados como testigos provienen de zonas de clima continental frío, con alta precipitación media anual. La información detallada de pasaporte, incluyendo los datos de registro de accesión en el banco de germoplasma de CIMMYT, disponibles en la plataforma Genesys, se presenta en la Tabla Suplementaria S1.

Tabla 2. Resumen de datos climáticos de los materiales nativos seleccionados.

Clima	No.	Promedio			Origen
		TMA	PMA	IA	
B-Seco	10	16.1 °C	177 mm	80	Irán (IRN), China (CHN), Afganistán (AFG) e Iraq (IRQ).
C-Templado	35	13.9 °C	451 mm	44	Turquía (TUR), Afganistán (AFG) e Irán (IRN).
D-Frío	5	6.7 °C	785 mm	-41	Turquía (TUR), Rusia (RUS) y Georgia (GEO).

TMA = Temperatura media anual (1970-2000); PMA = Precipitación media anual (1970-2000) y IA = Índice de aridez.

La estimación de la diversidad genética de los materiales nativos seleccionados, mediante el índice de entropía de Shannon (H), mostró un valor promedio de $H = 0.46$. Por su parte, la heterocigosidad esperada promedio fue de $H_e = 0.20$. En conjunto, estos resultados evidencian la presencia de variación genética entre los materiales evaluados; sin embargo, los valores relativamente bajos de H_e en comparación con H sugieren que dicha variación se encuentra asociada a una distribución desigual de las frecuencias alélicas.

Diversidad interpoblacional de materiales nativos

El análisis de conglomerados jerárquicos basado en SNPs genómicos (Figura 1) reveló una estructura genética bien definida entre los materiales evaluados. El dendrograma mostró genotipos con alta similitud genética (distancias <20), otros con parentesco moderado (30–70) y un conjunto de materiales altamente divergentes (distancias >90). Al aplicar un punto de corte de 89.19 en la distancia genética euclidiana, se identificaron tres grupos principales con altos valores de soporte (>95%), lo que evidencia una marcada diferenciación genética y una amplia variabilidad genómica entre los materiales, lo que resalta su valor como reservorios genéticos para programas de mejoramiento del trigo.

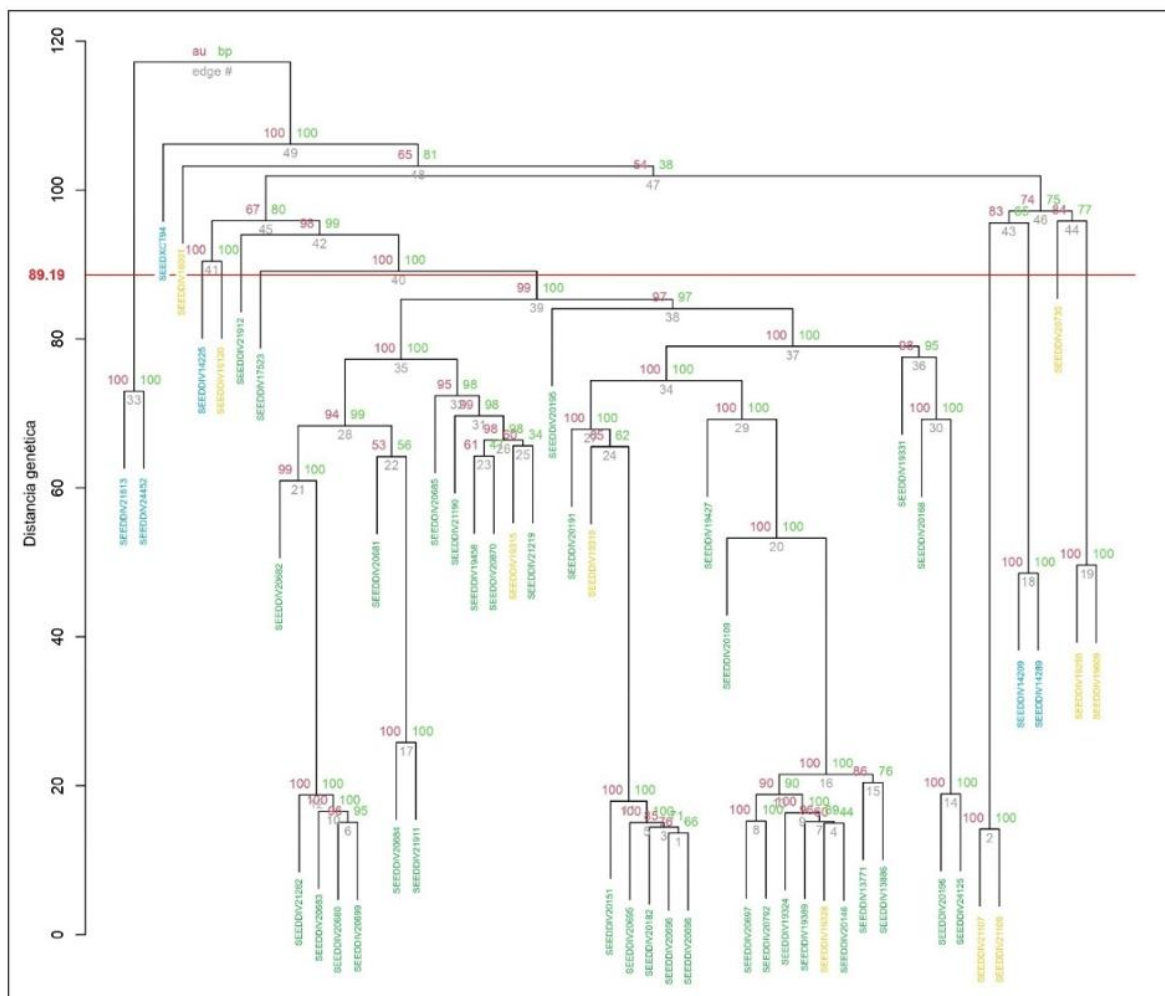


Figura 1. Análisis de conglomerados jerárquicos.

El grupo ubicado en el extremo izquierdo del dendrograma estuvo conformado por seis colecciones provenientes de Turquía, Irán y Georgia, asociadas principalmente a climas templados y fríos. Estas colecciones presentaron distancias intermedias (60-80), lo que indica un parentesco moderado y una divergencia genética relativamente baja. Dos materiales de clima frío, SEEDDIV21613 (CWI86635) y SEEDDIV14225 (CWI86858), resultaron altamente similares entre sí pese a su distinto origen geográfico, lo que sugiere un posible intercambio histórico de germoplasma o una adaptación convergente a condiciones ambientales similares.

El grupo central incluyó la mayoría de las colecciones (35), principalmente originarias de Turquía, así como materiales de Afganistán asociados a climas secos y templados. Este grupo presentó una alta diversidad intragrupo, con la coexistencia de subgrupos muy cercanos (distancias <20) y otros más divergentes (40–70). Algunos subgrupos definidos a distancias de 70-80 mostraron nodos bien soportados (>94%), lo que sugiere la existencia de fondos genéticos con posible adaptación ambiental común. La elevada variabilidad dentro de este grupo podría atribuirse a procesos de recombinación y flujo génico dentro de regiones con condiciones climáticas similares.

El grupo situado en el extremo derecho del dendrograma estuvo conformado por siete colecciones altamente divergentes (distancias >95), principalmente de climas secos (China, Afganistán e Iraq), junto con dos colecciones de clima frío de Turquía. Este grupo mostró mayor cercanía genética con el grupo del extremo opuesto que con el grupo central, lo que sugiere un origen común seguido de procesos de migración y adaptación climática. La presencia de materiales de clima seco en este grupo resalta su potencial como fuente genética para la tolerancia al estrés ambiental.

El Análisis de Componentes Principales explicó el 29% de la variación genética total en los dos primeros componentes (Figura 2), los cuales son valores típicos en estudios con SNPs en trigo. El biplot mostró una superposición parcial entre materiales de climas secos, templados y fríos; sin embargo, se observaron tendencias de separación asociadas al origen climático, ya que las colectas de clima frío se concentraron principalmente en un sector del gráfico, las colectas de clima seco ocuparon posiciones intermedias, mientras que las colectas de clima templado mostraron una mayor dispersión.

Estructura poblacional de materiales nativos

El análisis de ancestría genética (matriz *Q*) evidenció la presencia de cinco grupos genéticos principales (G1-G5) en los materiales nativos evaluados (Figura 3). La figura muestra que cada genotipo presenta proporciones variables de pertenencia a estos grupos, lo que representa una estructura genética débil a moderada, con distintos grados de mezcla genética entre grupos.

Algunos conjuntos de genotipos presentan una asignación predominante a un solo grupo, particularmente en el G2 y G3, donde se observan proporciones de ancestría cercanas a la unidad; esto sugiere una baja mezcla genética. En contraste, los grupos G1 y G5 exhiben genotipos con patrones más heterogéneos, caracterizados por combinaciones de dos o más componentes genéticos, lo cual indica eventos de hibridación o intercambio genético entre materiales de distintos orígenes.

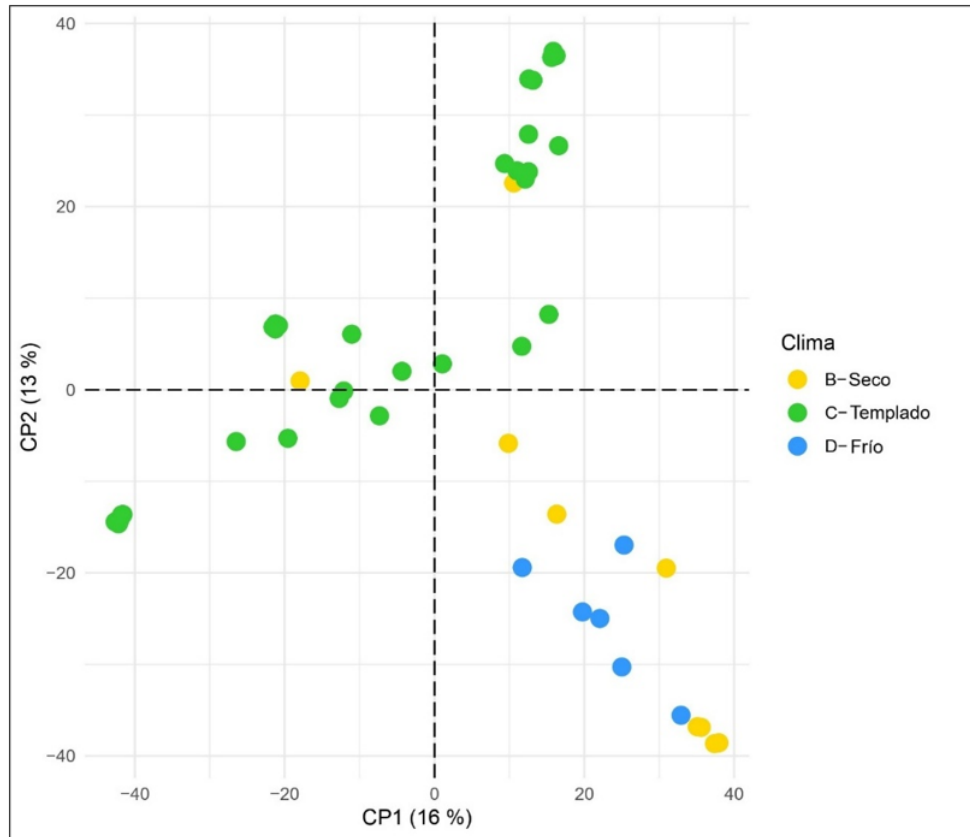


Figura 2. Análisis de componentes principales.

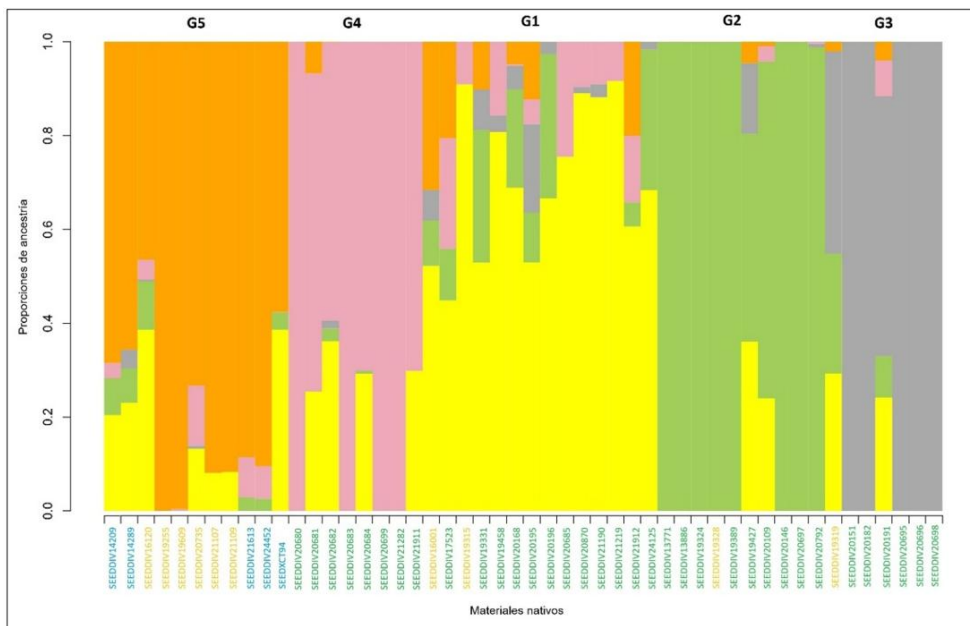


Figura 3. Gráfico de barras de la matriz de ancestría genética. Cada barra vertical representa un individuo/genotipo y los colores indican los grupos ancestrales que conforman su composición genética. La codificación de los nombres de los materiales nativos según su origen climático representa: clima seco (amarillo), templado (verde) y frío (azul).

El origen climático de los materiales nativos no coincide de manera estricta con los grupos genéticos inferidos, ya que genotipos provenientes de diferentes categorías climáticas se distribuyen dentro de un mismo grupo genético, y, de forma recíproca, genotipos de un mismo clima aparecen asociados a distintos grupos del gráfico de barras. De manera general, la estructura observada en el gráfico de barras refuerza lo observado en el análisis de conglomerados y el ACP, e indica que los materiales nativos de trigo harinero conservan una alta diversidad genética intragrupo, acompañada de una diferenciación genética limitada entre grupos.

DISCUSIÓN

Diversidad alélica de materiales nativos seleccionados

El valor promedio de entropía de Shannon ($H = 0.46$) es consistente con niveles intermedios o moderados de diversidad genética reportados previamente en germoplasma de trigo (Dagnaw *et al.* 2023), esto de acuerdo con la clasificación de Eticha *et al.* (2005), quienes consideran valores altos ($H' \geq 0.60$), intermedios ($0.40 \leq H' < 0.60$) y bajos ($H' < 0.40$). Sin embargo, la heterocigosidad esperada promedio fue relativamente baja ($H_e = 0.20$), lo que revela que la mayoría de los loci presentan frecuencias alélicas desiguales. En marcadores bialélicos, H_e disminuye cuando uno de los alelos predomina, por lo que este valor sugiere una distribución sesgada de las frecuencias alélicas en una proporción considerable de los SNPs analizados.

En conjunto, la comparación entre H' y H_e sugiere que la diversidad genética observada no está restringida por la riqueza alélica, dado que todos los loci fueron polimórficos, sino principalmente por una baja equidad en la distribución de frecuencias. Esto implica la presencia de algunos loci relativamente balanceados que elevan el valor de H' , en contraste con una mayoría de loci dominados por uno de los alelos, patrón consistente con estudios en trigo que reportan una alta proporción de SNPs con frecuencias alélicas desbalanceadas, lo que limita la diversidad genética efectiva a pesar del alto polimorfismo (Laidò *et al.*, 2013).

Estudios basados en SNPs han documentado valores de Shannon que oscilan entre 0.35 y 0.50 en diferentes subpoblaciones de trigo cultivado, lo que sitúa a los materiales nativos analizados dentro del rango esperado para este tipo de germoplasma (Eltaher *et al.* 2018). En contraste, investigaciones que incluyen colecciones con mayor amplitud geográfica o menor presión de selección han reportado índices de Shannon superiores ($H \approx 0.60$ – 0.65), lo que sugiere una mayor riqueza y equidad alélica (Tehseen *et al.* 2022).

La diversidad genética intermedia observada puede explicarse por características biológicas y agronómicas propias del trigo harinero, particularmente su naturaleza predominantemente autógama, la cual limita la recombinación genética y reduce la heterocigosidad dentro de las poblaciones. Asimismo, procesos históricos de domesticación, selección local y manejo tradicional de semillas han contribuido a la fijación de alelos adaptativos, disminuyendo la variabilidad genética detectable en los materiales nativos (Haudry *et al.* 2007). No obstante, el nivel de diversidad detectado sigue siendo relevante desde una perspectiva de conservación y mejoramiento genético. En este contexto, los materiales nativos pueden constituir una fuente potencial de alelos asociados con adaptación a condiciones ambientales adversas; sin embargo, la

confirmación de este potencial requiere estudios adicionales que integren información genómica y fenotípica. En este contexto, los valores de Shannon obtenidos respaldan la importancia de los materiales nativos como reservorios genéticos estratégicos para programas de mejoramiento orientados a la resiliencia climática.

Diversidad inter poblacional de materiales nativos

En conjunto, los resultados del ACP y del dendrograma UPGMA evidenciaron patrones congruentes de diferenciación genética moderada asociada al ambiente de origen, pero acompañados de flujo génico significativo entre los materiales evaluados. Este patrón es consistente con la presencia de procesos de adaptación local, más que con la existencia de poblaciones genéticamente aisladas. Estos hallazgos coinciden con estudios previos que señalan que la diversidad genética del trigo es producto de su historia evolutiva, del manejo tradicional por agricultores y del intercambio histórico de semillas entre regiones (Alipour *et al.* 2017, Sansaloni *et al.* 2020, Hanif *et al.* 2021). Asimismo, la elevada diversidad interna observada es característica de materiales nativos sometidos a dinámicas continuas de flujo génico y mezcla genética entre regiones (Rufo *et al.* 2019), lo que refuerza la idea de que estos procesos han sido fundamentales en la configuración de su variabilidad actual.

Estructura poblacional de materiales nativos

La ausencia de una correspondencia directa entre los grupos genéticos (G1–G5) y la clasificación climática indica que la adaptación a condiciones ambientales contrastantes (seco, templado y frío) no ha derivado en una partición genética rígida. En cambio, los resultados son consistentes con un escenario de adaptación local poligénica, en el cual los materiales comparten un fondo genético común, pero difieren en combinaciones alélicas específicas asociadas a la tolerancia ambiental (Barghi *et al.* 2020).

La presencia de individuos con altos niveles de mezcla, particularmente en G1 y G5, refuerza la idea de que estos materiales han estado sujetos a procesos históricos de mezcla genética, probablemente favorecidos por la movilidad humana y la selección empírica en múltiples ambientes, una práctica tradicional que ha favorecido la expansión y diversificación genética de las razas locales en distintas regiones (Villa *et al.* 2005). En conjunto, el gráfico de barras respalda una estructuración genética incipiente, influenciada parcialmente por el ambiente, pero sin evidencia de poblaciones genéticamente aisladas, lo cual es congruente con lo reportado previamente para materiales nativos (landraces) de trigo harinero analizadas con marcadores SNPs (Morgounov *et al.* 2021).

Los análisis realizados evidencian una alta variación genética intragrupo y una estructuración genética incipiente entre los materiales evaluados, consistente con la naturaleza dinámica de los materiales nativos de trigo harinero. Sin embargo, las tendencias de agrupamiento parcial detectadas apuntan a que el clima ha actuado como un factor de selección gradual, promoviendo procesos de adaptación local sin generar aislamiento genético completo (Hanif *et al.* 2021, Babalola *et al.* 2025). Este comportamiento es consistente con un modelo de selección policéntrica característico de rasgos complejos como la tolerancia al estrés hídrico y térmico (Barghi *et al.* 2020),

los cuales dependen de múltiples loci con efectos pequeños distribuidos a lo largo del genoma (Saini *et al.* 2022, Manjunath *et al.* 2023).

CONCLUSIONES

Los materiales de trigo harinero evaluados presentaron diversidad genética intermedia ($H = 0.46$), lo que evidencia una variación alélica relevante dentro del conjunto analizado. La integración de análisis multivariados, jerárquicos y de estructura poblacional con marcadores SNPs permitió identificar una estructura genética incipiente, caracterizada por alta diversidad intragrupo y un historial de flujo génico y selección tradicional. La composición genética no mostró una correspondencia con el origen geográfico ni con la clasificación climática; pero se observan tendencias parciales de agrupamiento asociadas al clima, lo que podría estar relacionado con procesos de adaptación local, aunque se requieren análisis adicionales para confirmar esta relación.

Los resultados resaltan el valor de estos materiales como recursos genéticos para la conservación y el mejoramiento del trigo, particularmente como reservorios de variación genética potencialmente útil en contextos de estrés ambiental. Como limitaciones del estudio, si bien el tamaño de muestra y la densidad de marcadores SNPs permitieron una caracterización la diversidad genética, la cobertura geográfica estuvo restringida a materiales provenientes de un número limitado de países, lo que podría no capturar la variabilidad global del germoplasma.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por el apoyo financiero para el desarrollo del proyecto 38111-425105001-2278. A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por su apoyo a través de una beca de maestría. Al Centro Internacional de Maíz y Trigo por el acceso a la información molecular de los materiales evaluados.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

DECLARACIÓN SOBRE USO DE HERRAMIENTAS DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL GENERATIVA

En la preparación de este manuscrito, los autores utilizaron ChatGPT (OpenAI) como herramienta de inteligencia artificial generativa con el propósito de apoyar la corrección de estilo y revisión gramatical de algunos textos, con el fin de mejorar la claridad, coherencia y calidad de la redacción, sin sustituir el análisis científico, la interpretación de los resultados ni la elaboración de las conclusiones de la investigación. La revisión, verificación, edición e interpretación de los

contenidos generados con el apoyo de ChatGPT (OpenAI) fueron realizadas íntegramente por los autores, quienes asumen la responsabilidad total por el contenido publicado.

LITERATURA CITADA

- Alipour H, Bihamta MR, Mohammadi V, Peyghambari SA, Bai G, Zhang G (2017) Genotyping-by-sequencing (GBS) revealed molecular genetic diversity of Iranian wheat landraces and cultivars. *Frontiers in Plant Science* 8: 1293. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01293>
- Babalola KO, Monacelli N, Gozzi M, Ceccarelli S, Folloni S, Galaverna G (2025) Genetic diversity and climate change adaptation in wheat: a systematic review of landraces, composite cross populations, and evolutionary populations. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 9: 1504922. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2025.1504922>
- Balfourier F, Bouchet S, Robert S, De Oliveira R, Rimbert H, Kitt J, Choulet F, International Wheat Genome Sequencing Consortium, BreedWheat Consortium, Paux E (2019) Worldwide phylogeography and history of wheat genetic diversity. *Science Advances* 5(5): eaav0536. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav0536>
- Bapela T, Shimelis H, Tsilo TJ, Mathew I (2022) Genetic improvement of wheat for drought tolerance: Progress, challenges and opportunities. *Plants* 11(10): 1331. <https://doi.org/10.3390/plants11101331>
- Barghi N, Hermisson J, Schlötterer C (2020) Polygenic adaptation: a unifying framework to understand positive selection. *Nature Reviews Genetics* 21(12): 769-781. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-0250-z>
- Chao A, Jost L, Hsieh TC, Ma KH, Sherwin WB, Rollins LA (2015) Expected Shannon entropy and Shannon differentiation between subpopulations for neutral genes under the finite island model. *PLoS ONE* 10(6): e0125471. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125471>
- Cordero S, Carvallo GO, Coronado T, Rosas MR, Romeiro-Brito M, Majure LC, Saldaña A, Villalobos-Barrantes HM and Guerrero PC (2026) Genomic structure and functional trait variation are decoupled across the Atacama-Patagonia arid gradient in the Chilean wineberry. *Frontiers in Plant Science* 4(16): 1741939. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1741939>
- Cortés AJ (2013) On the origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *American Journal of Plant Sciences* 4(10): 1998-2000. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.410248>
- Cosgrove DJ (2015) Plant expansins: diversity and interactions with plant cell walls. *Current Opinion in Plant Biology* 25: 162-172. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.014>
- Curtis T, Halford NG (2014) Food security: the challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety. *Annals of Applied Biology* 164(3): 354-372. <https://doi.org/10.1111/aab.12108>
- Dagnaw T, Mulugeta B, Haileselassie T, Geleta M, Ortiz R, Tesfaye K (2023) Genetic diversity of durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum*, Desf) germplasm as revealed by morphological and SSR markers. *Genes* 14(6): 1155. <https://doi.org/10.3390/genes14061155>
- El Gataa Z, Samir K, Tadesse W (2022) Genetic dissection of drought tolerance of elite bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes using genome wide association study in Morocco. *Plants* 11: 2705. <https://doi.org/10.3390/plants11202705>
- El Gataa Z, El Messoadi K, Ezzahra FR, Imseg I, Ed-Daoudy L, Lahrichi K, Tadesse W (2024) Genetic variability of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under drought conditions targeting the CWANA region. *Ecological Genetics and Genomics* 33: 100307. <https://doi.org/10.1016/j.egg.2024.100307>

- Eltaher S, Sallam A, Belamkar V, Emara HA, Nower AA, Salem KFM, Baenziger SP (2018) Genetic diversity and population structure of F3:6 Nebraska winter wheat genotypes using genotyping-by-sequencing. *Frontiers in Genetics* 9(76). <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00076>
- Eticha F, Bekele E, Belay G, Börner A (2005) Phenotypic diversity in tetraploid wheats collected from Bale and Wello regions of Ethiopia. *Plant Genetic Resources* 3(1): 35-43. <https://doi.org/10.1079/pgr200457>
- Farah AA, Mohamed MA, Musse OSH, Bile AN (2025) The multifaceted impact of climate change on agricultural productivity: a systematic literature review of SCOPUS-indexed studies (2015–2024). *Discover Sustainability* 397(6). <https://doi.org/10.1007/s43621-025-01229-2>
- Frichot E, François O (2015) LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6(8): 925–929. <https://doi.org/10.1111/2041210x.12382>
- Garcia-Oliveira AL, Ortiz R, Sarsu F, Rasmussen SK, Agre P, Asfaw A, Kante M and Chander S (2025) The importance of genotyping within the climate-smart plant breeding value chain - integrative tools for genetic enhancement programs. *Frontiers in Plant Sciences* 15: 1518123. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1518123>
- Gómez-Espejo AL, Sansaloni CP, Burgueño J, Toledo FH, Benavides-Mendoza A, Reyes-Valdés MH (2022) Worldwide selection footprints for drought and heat in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants* 11(17): 2289. <https://doi.org/10.3390/plants11172289>
- Guo XJ, Wang JR (2017) Global identification, structural analysis and expression characterization of bHLH transcription factors in wheat. *BMC Plant Biology* 17(1): 90. <https://doi.org/10.1186/S12870-017-1038-Y>
- Hanif U, Alipour H, Gul A, Jing L, Darvishzadeh R, Amir R, Li H (2021) Characterization of the genetic basis of local adaptation of wheat landraces from Iran and Pakistan using genome-wide association study. *Plant Genome* 14(3): e20096. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20096>
- Haudry A, Cenci A, Ravel C, Bataillon T, Brunel D, Poncet C, David J (2007) Grinding up wheat: A massive loss of nucleotide diversity since domestication. *Molecular Biology and Evolution* 24(7): 1506-1517. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm077>
- Hernandez-Ochoa IM, Asseng S, Kassie BT, Xiong W, Robertson R, Luz Pequeno DN, Sonder K, Reynolds M, Babar MA, Molero-Milan A, Hoogenboom G (2018) Climate change impact on Mexico wheat production. *Agricultural and Forest Meteorology* 263: 373-387. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.09.008>
- Huang QX, Börner A, Röder MS, Ganai MW (2002) Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 105(5): 699-707. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0959-4>
- Khan S, Anwar S, Yu S, Sun M, Yang Z, Gao ZQ (2019) Development of drought-tolerant transgenic wheat: achievements and limitations. *International Journal of Molecular Sciences* 20(13): 3350. <https://doi.org/10.3390/ijms20133350>
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F (2006) World map of the Köppen- Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Laidò G, Mangini G, Taranto F, Gadaleta A, Blanco A, Cattivelli L, De Vita P (2013) Genetic diversity and population structure of tetraploid wheats (*Triticum turgidum* L.) estimated by SSR, DArT and pedigree data. *PLoS ONE* 8(6): e67280. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067280>
- Li Y, Cao K, Li N, Zhu G, Fang W, Chen C, Wang L (2021) Genomic analyses provide insights into peach local adaptation and responses to climate change. *Genome Research* 31(4): 592-606. <https://doi.org/10.1101/gr.261032.120>
- Liu H, Xing M, Yang W, Mu X, Wang X, Lu F, Zhang L (2019) Genome-wide identification of and functional insights into the late embryogenesis abundant (LEA) gene family in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Scientific Reports* 9(1): 13375. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49759-w>

- Liu G, Liu D, Zhang A, Liu H, Sultan MM, Mullan D, Yan G (2023) Identification of KASP markers and candidate genes for drought tolerance in wheat using 90K SNP array genotyping of near-isogenic lines targeting a 4BS quantitative trait locus. *Theoretical and Applied Genetics* 136(190): 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00122-023-04438-3>
- Manjunath KK, Krishna H, Devate NB, Sunilkumar VP, Patil SP, Chauhan D, Singh PK (2023) QTL mapping: insights into genomic regions governing component traits of yield under combined heat and drought stress in wheat. *Frontiers in Genetics* 14: 1282240. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1282240>
- Morgounov A, Özdemir F, Keser M, Akin B, Dababat AA, Dreisigacker S, Sharma R (2021) Diversity and adaptation of currently grown wheat landraces and modern Germplasm in Afghanistan, Iran, and Turkey. *Crops* 1(2): 54-67. <https://doi.org/10.3390/crops1020007>
- Nyine M, Davidson D, Adhikari E, Clinesmith M, Wang H, Akhunova A, Fritz A, Akhunov E (2025) Genomic signals of ecogeographic adaptation in a wild relative are associated with improved wheat performance under drought stress. *Genome Biology* 26(35). <https://doi.org/10.1186/s13059-025-03500-1>
- Omondi EO, Lin CY, Huang SM, Liao CA, Lin YP, Oliva R, van Zonneveld M (2024) Landscape genomics reveals genetic signals of environmental adaptation of African wild eggplants. *Ecology and Evolution* 14(7):e11662. <https://doi.org/10.1002/ece3.11662>
- Oliveira HR, Campana MG, Jones H, Hunt HV, Leigh F, Redhouse DI, Jones MK (2012) Tetraploid wheat landraces in the Mediterranean basin: Taxonomy, evolution and genetic diversity. *PLoS ONE* 7(5): e37063. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037063>
- R Core Team (2023) R: A Language and Environment for Statistical Computing : R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2017. <https://www.r-project.org/>
- Reyes-Valdés MH, Williams CG (2005) An entropy-based measure of founder informativeness. *Genetical Research* 85(1): 81–88. <https://doi.org/10.1017/S0016672305007354>
- Rufo R, Alvaro F, Royo C, Soriano JM (2019) From landraces to improved cultivars: assessment of genetic diversity and population structure of Mediterranean wheat using SNP markers. *PLoS ONE* 14(7): e0219867. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219867>
- Saini DK, Chopra Y, Singh J, Sandhu KS, Kumar A, Bazzar S, Srivastava P (2022) Comprehensive evaluation of mapping complex traits in wheat using genome-wide association studies. *Molecular Breeding* 42(1): 1. <https://doi.org/10.1007/s11032-021-01272-7>
- Sansaloni C, Franco J, Santos B, Percival-Alwyn L, Singh S, Petroli C, Pixley K (2020) Diversity analysis of 80,000 wheat accessions reveals consequences and opportunities of selection footprints. *Nature Communications* 11(1): 4572. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18404-w>
- Saroussi S, Redekop P, Karns DAJ, Thomas DC, Wittkopp TM, Posewitz MC, Grossman AR (2023) Restricting electron flow at cytochrome b6f when downstream electron acceptors are severely limited. *Plant Physiology* 192(2): 789-804. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad185>
- Seyvani-Nezhad S, Alipour H, Darvishzadeh R, Abdi H (2025) A molecular perspective on 268 landraces from Iran of wheat (*Triticum aestivum* L.) representing five geographical and four climate zones of the country. *Genetic Resources and Crop Evolution* 73(1): 4. <https://doi.org/10.1007/S10722-025-02662-Y>
- SIAP (2024) Anuario estadístico de la producción agrícola. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER). Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera <https://www.gob.mx/siap>. Fecha de consulta: 15 de diciembre de 2025.
- Shu K, Yang W (2017) E3 ubiquitin ligases: ubiquitous actors in plant development and abiotic stress responses. *Plant and Cell Physiology* 58(9): 1461-1476. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx071>

- Tehseen MM, Tonk FA, Tosun M, Istiqlil D, Amri A, Sansaloni CP, Nazari K (2022) Exploring the genetic diversity and population structure of wheat landrace population conserved at ICARDA genebank. *Frontiers in Genetics* 13: 900572. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.900572>
- Ullah G (2025) The impact of climate change on crop yield and agricultural productivity. *Journal of Agricultural Science and Botany* 9(1): 278. <https://doi.org/10.35841/aaascb-9.1.278>
- Vikram P, Franco J, Burgueño-Ferreira J, Li H, Sehgal D, Saint Pierre C, Ortiz C, Sneller C, Tattaris M, Guzman C, Sansaloni CP, Ellis M, Fuentes-Davila G, Reynolds M, Sonders K, Singh P, Payne T, Wenzl P, Sharma A, Bains NS, Singh GP, Crossa J, Singh S (2016) Unlocking the genetic diversity of Creole wheats. *Scientific Reports* 6(1): 23092. <https://doi.org/10.1038/srep23092>
- Villa TCC, Maxted N, Scholten M, Ford-Lloyd B (2005) Defining and identifying crop landraces. *Plant Genetic Resources* 3(3): 373-384. <https://doi.org/10.1079/pgr200591>
- Wang D, Cao Z, Wang W, Zhu W, Hao X, Fang Z, Tang Y (2020) Genome-wide characterization of OPF family genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) reveals that TaOPF29a-A promotes drought tolerance. *BioMed Research International* 2020(1): 9708324. <https://doi.org/10.1155/2020/9708324>
- Xiong W, Reynolds MP, Crossa J, Schulthess U, Sonder K, Montes C, Addimando N, Singh RP, Ammar K, Gerard B and Payne T (2021) Increased ranking change in wheat breeding under climate change. *Nature Plants* 7(9): 1207-1212. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00988-w>
- Zan T, Zhang L, Xie T, Li L (2020) Genome-wide identification and analysis of the growth-regulating factor (GRF) gene family and GRF-interacting factor family in *Triticum aestivum* L. *Biochemical Genetics* 58(5): 705-724. <https://doi.org/10.1007/s10528-020-09969-8>
- Zomer RJ, Xu J, Trabucco A (2022) Version 3 of the Global aridity index and potential evapotranspiration database. *Scientific Data* 409. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01493-1>
- Zhou S, Sun X, Yin S, Kong X, Zhou S, Xu Y, Wang W (2014) The role of the F-box gene TaFBA1 from wheat (*Triticum aestivum* L.) in drought tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry* 84: 213-223. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.09.017>
- Zhou Y, Zhao X, Li Y, Xu J, Bi A, Kang L, Xu D, Chen H, Wang Y, Wang Y, Liu S, Jiao C, Lu H, Wang J, Yin C, Jiao Y and Lu F (2020) *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. *Nature Genetics* 52(12): 1412-1422. <https://doi.org/10.1038/s41588-020-00722-w>