UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en tres variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en déficit hídrico

Wilmar Antonio Ariza Acevedo

Código: 2577406

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Área Curricular de Posgrados
Programa de Maestría en Ciencias Agrarias
Bogotá, Colombia
2017

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en tres variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en déficit hídrico

Wilmar Antonio Ariza Acevedo

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Agrarias con énfasis en Fisiología de Cultivos

Directora:
PhD. Liz Patricia Moreno Fonseca

Codirector:
PhD. Luis Ernesto Rodríguez Molano

Línea de Investigación:
Fisiología de Cultivos
Grupo de Investigación
Papa

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Área Curricular de Posgrados
Programa de Maestría en Ciencias Agrarias
Bogotá, Colombia
2017

Dedicatoria

A Dios
A mis padres Oscar y Judith
A mi esposa Alba y a mi hijo Oscar Andres
A mis hermanos Diana, Edison y Orlando
Quienes son el amor de mi vida y están siempre presentes

“El presidente de esta tesis y el consejo examinador no serán responsables de las ideas emitidas por el autor”

(Artículo 218 de los Estatutos de la Universidad Nacional de Colombia)

Agradecimientos

- A la Universidad Nacional de Colombia por contribuir en mi formación a nivel de posgrado.

- A la Doctora. Liz Patricia Moreno Fonseca y al Doctor. Luis Ernesto Rodríguez Molano. Profesores Asociados de la Facultad de Agronomía por la dirección de este trabajo de grado y contribución en mi formación profesional.

- A los jurados, Doctor. Marcos Cabezas Gutiérrez por la revisión de este documento.

- Al Doctor Carlos Eduardo Ñúztez López. Profesor Asociada de la Facultad de Agronomía por gestionar los recursos económicos a través del CTA para el desarrollo de esta investigación.

- Al Doctor. Aquiles Darghan y al Ingeniero. Johan Urquijo, por su contribución en el análisis estadístico.

- A los estudiantes Darwin Moreno y Ailyn Villamil por su apoyo en la toma de datos y al "Grupo de Estrés Abiótico en Plantas" por su aporte en la discusión de resultados.

- Al Doctor. Carlos Guerrero director del laboratorio de Bioquímica de Virus de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional por permitirnos hacer las determinaciones bioquímicas en su laboratorio.

- A la fundación CEIBA por financiar mis estudios y sostenimiento.

- Al Centro de Investigación y Extensión Rural - Agronomía Bogotá. Por su contribución económica para la adquisición de materiales.

- Este documento fue desarrollado por la Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agrarias, Sede Bogotá y apoyado por el Convenio Especial de Cooperación Derivado 2. Corredor Tecnológico Agroindustrial - CTA, "INVESTIGACIÓN, DESARROLLO Y TRANSFERENCIA TECNOLÓGICA EN EL SECTOR AGROPECUARIO Y AGROINDUSTRIAL CON EL FIN DE MEJORAR TODO EL DEPARTAMENTO, CUNDINAMARCA, CENTRO ORIENTE" con financiación de recursos del Sistema General de Regalías, de la Secretaría de Ciencia y Tecnología del Departamento de Cundinamarca, la Secretaria Distrital de Desarrollo Económico de Bogotá D.C. y contrapartidas de la Universidad Nacional de Colombia y la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria - CORPOICA.

Resumen

El objetivo del presente estudio fue determinar respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en tres variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en déficit hídrico. Para lo cual se plantearon dos experimentos. El objetivo del primer experimento fue determinar respuestas fisiológicas, bioquímicas y de rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Criolla Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación con el fin de determinar un periodo de estrés que redujera menos del 50% el rendimiento pero que produjera modificaciones fisiológicas en las plantas. En el segundo experimento se determinó el efecto del estrés hídrico en los mismos parámetros en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Criolla Colombia, Criolla Dorada y Criolla Ocarina. Para el primer objetivo plantas de la variedad Colombia en inicio de tuberización fueron sometidas a riego a capacidad de matera (WW) y a déficit hídrico por suspensión del riego durante 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días (WD), después de lo cual fueron recuperadas (WD-R). Para el segundo objetivo se siguió la misma metodología pero la suspensión del riego fue durante 17 días (WD). Los resultados mostraron que el rendimiento en la variedad Colombia sometida a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación causó una disminución del 5% (5 ddt) en estrés leve y 15% (8 ddt) en estrés moderado sin presentar diferencias significativas con las plantas control. En condiciones de estrés severo el rendimiento disminuyó significativamente desde el 21% (11 ddt) al 85% (32 ddt) presentándose pérdidas superiores al 50% a los 20 ddt. Las plantas presentaron modificaciones en parámetros fisiológicos y bioquímicos de acuerdo a la intensidad del estrés y el comportamiento fue semejante al observado en el segundo experimento. Con base en los resultados del primer experimento se planteó el periodo de déficit hídrico de 17 días para el segundo experimento. En los dos experimentos para las tres variedades los resultados mostraron que en las plantas WD la disminución en el contenido volumétrico de agua en el suelo a partir de los 5 ddt causó una disminución en el contenido relativo de agua, el potencial hídrico, la conductancia estomática y la acumulación de masa seca. La eficiencia cuántica del fotosistema II durante el periodo de déficit hídrico presentó valores del 100 % hasta los 14 ddt y entre 93%-88% de los 17 ddt a los 32 ddt para la variedad Colombia respecto a las plantas regadas. El contenido de clorofilas aumentó desde los 5 ddt debido a la disminución en el crecimiento, mientras que los carotenoides mostraron un leve incremento en la variedad Colombia. El contenido de malondialdehido, la perdida de electrolitos y el contenido de prolina aumentaron gradualmente durante el periodo de déficit hídrico en las tres variedades. En la variedad Colombia a los 4 días de recuperación la mayoría de las variables alcanzaron los valores de las plantas WW lo que indica una alta capacidad de recuperación. Con un déficit hídrico de 17 días las tres variedades presentaron una disminución en el rendimiento con respecto a las plantas bien regadas de 37% en la variedad Colombia, 45% Dorada y 41% en Ocarina. Con base en el rendimiento se determinó que la variedad Colombia es tolerante a un estrés hídrico leve y moderado, pero al igual que Dorada y Ocarina fue susceptible al estrés severo.

Palabras clave: Variedades, contenido relativo de agua, potencial hídrico, conductancia estomática, pérdida de electrolitos, clorofilas, carotenoides, eficiencia del fotosistema II, prolina, crecimiento, rendimiento, tolerancia, susceptibilidad.

Lista de símbolos y abreviaturas

Símbolos y abreviaturas	Término	Unidad
DPV	Déficit de presión de vapor	kPa
CVAS	Contenido volumétrico de agua en el suelo	%
CRA	Contenido relativo de agua	%
Ψh	Potencial hídrico	MPa
Gs	Conductancia estomática	mol $m^{-2}s^{-1}$
Fv/Fm	*Eficiencia cuántica del fotosistema II*	
PE	Pérdida de electrolitos	%
CRC	Contenido relativo de clorofilas	unidades SPAD
MDA	Malondialdehido	μmol g^{-1} PF
Ddt	Días de tratamiento	Días
Ddr	Días de recuperación	Días

Introducción

Numerosos factores tanto bióticos como abióticos, generan estrés en los cultivos con un efecto económicamente significativo a nivel del rendimiento (Mahajan y Tuteja, 2005; Shao *et al*., 2008). La sequía es considerada como uno de los factores más importantes que limita el crecimiento de las plantas y la productividad de los ecosistemas en muchas regiones del mundo, siendo igualmente el factor más limitante para la producción agrícola (Chaves *et al*., 2003; Monneveux *et al*., 2013). Se predice que el calentamiento global incrementará aún más la sequía como resultado del aumento de la evapotranspiración y aunque es probable que se presenten grandes diferencias regionales, la frecuencia e intensidad incrementará del 1 al 30% en el área con sequía extrema para el 2100 (Salinger *et al*., 2005; IPCC, 2007). En Suramérica la temperatura ha incrementado aproximadamente 1 ^{O}C (IPCC, 2007). Como consecuencia del incremento de la temperatura, el retroceso de los glaciales se ha acelerado, siendo crítica esta condición para Colombia, Bolivia, Ecuador y Perú, donde el agua ya ha sido comprometida para el consumo y la generación de energía eléctrica. Por lo tanto, es muy probable que durante las próximas décadas los glaciares intertropicales Andinos desaparezcan, afectando así la disponibilidad de agua (IPCC, 2007).

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es una planta de origen andino y a nivel mundial es el cuarto cultivo más importante en área sembrada y el tercer alimento de mayor consumo humano con una gran importancia en la seguridad alimentaria (Devaux *et al*., 2014; FAO, 2017). La papa es un cultivo afectado regularmente por el déficit hídrico transitorio en la mayoría de regiones del mundo, debido a precipitaciones erráticas, altos niveles de sal en la solución del suelo, técnicas inadecuadas de riego suplementario o el creciente desvío de los recursos de agua dulce, limitados a usos industriales y urbanos (Obidiegwu *et al*., 2015). De otro lado es probable que el efecto de la restricción hídrica sobre la producción de papa incremente en las próximas décadas, como consecuencia del cambio climático y la extensión del cultivo a zonas propensas a la sequía (Monneveux *et al*., 2013).

La papa es considerada una planta con alta sensibilidad al estrés hídrico (Jefferies y Mackerron 1987; Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003a). El efecto del estrés hídrico sobre la producción de tubérculos depende de la fase fenológica, intensidad y severidad del estrés (Jefferies, 1995). En este cultivo todas las etapas se consideran sensibles al estrés hídrico, sin embargo la etapa de inicio de tuberización es una de las más críticas ya que el estrés durante ésta etapa afecta de una manera más drástica el rendimiento final del cultivo (Dalla Costa *et al*., 1997; Mahmud *et al*., 2015a). El déficit hídrico en este cultivo causa disminución en el crecimiento y reducción en número y tamaño de tubérculos, así como en la calidad de éstos (Deblonde y Ledent, 2001; Schafleitner *et al*., 2007a).

En las variedades tetraploides de papa la disminución en el rendimiento durante el déficit hídrico está asociada a la alteración de varios procesos fisiológicos y bioquímicos que afectan el crecimiento (Obidiegwu *et al*., 2015). Como primera respuesta ante un déficit de humedad relativamente bajo en el suelo, la papa reduce la conductancia estomática (gs), para evitar la pérdida de agua incluso antes de presentarse cambios significativos en el potencial hídrico (Ψh) y en el contenido relativo de agua (CRA) de la hoja (Liu *et al*., 2005). En plantas de papa las raíces actúan como sensores primarios del déficit hídrico induciendo la síntesis de la hormona ácido abscísico (ABA) que se transporta vía xilema señalizando el cierre de estomas (Liu *et al*., 2005). El cierre estomático incrementa la

resistencia al ingreso y difusión de CO_2 al sitio de carboxilación, disminuyendo la tasa fotosintética por unidad de área y reduciendo la producción de asimilados que se requieren para el crecimiento y desarrollo de las plantas, afectando así el rendimiento del cultivo (Moorby *et al*., 1975; Dalla Costa *et al*., 1997).

La baja disponibilidad de CO_2 causada por el cierre estomático genera un desbalance entre las dos fases de la fotosíntesis disminuyendo la actividad fotoquímica del PSII y el transporte de electrones, conduciendo a la sobreexcitación y al daño por fotoinhibición de los centros de reacción del PSII (Van der Mescht *et al*., 1999). A través de la medición del rendimiento cuántico del PSII (Fv/Fm) en plantas de papa sometidas a estrés hídrico se ha determinado que el PSII es insensible a un déficit relativo de agua en la hoja (DRA) menor al 40% (Tourneux *et al*., 2003a). La sobre-reducción de la cadena de transporte de electrones en el cloroplasto incrementa la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Carvalho, 2008). La sobreproducción de ROS puede alterar la configuración de estructuras y macromoléculas, lo que resulta en el incremento de la permeabilidad de las membranas, la degradación de proteínas y clorofilas, daños a nivel de nucleótidos e incluso en la muerte celular (Li *et al*., 2015; Shi *et al*., 2015). Igualmente se ha encontrado que muchas plantas pueden aumentar o mantener el contenido de pigmentos como la clorofila, lo cual es considerado un rasgo de tolerancia (Van der Mescht *et al*., 2009), sin embargo en muchas casos se presenta una reducción asociada a la disminución del crecimiento (Rudack *et al*., 2017).

Para contender con el estrés hídrico las plantas generan diferentes mecanismos de defensa (Obidiegwu *et al*., 2015). Una de las respuestas más tempranas es el ajuste osmótico que le permite a la planta modificar el gradiente de potencial hídrico con el suelo y de esta manera tomar agua (Khalil y Grace 1992; Singh *et al*., 2000). En papa se ha reportado el incremento de prolina y de azucares que actúan como osmolitos compatibles haciendo ajuste osmótico y protegiendo estructuras y macromoléculas del daño causado por las ROS (Martinez y Moreno, 1992; Schafleitner *et al*., 2007b). Para reducir los efectos del estrés oxidativo causado por las ROS las plantas aumentan la defensa antioxidante tanto enzimática como no enzimática (Mittler, 2002; Foyer y Noctor, 2003). En plantas de papa el aumento de las enzimas, superóxido dismutasa (SOD), ascorbato peroxidasa (APX) y catalasa (CAT) es esencial para disminuir los efectos del estrés oxidativo (Farhad *et al*., 2011; Li *et al.*, 2015; Shi *et al*., 2015). Estas respuestas contribuyen a minimizar las pérdidas en rendimiento de los tubérculos causadas por los efectos del estrés por déficit hídrico. Sin embargo, puede presentarse un patrón de respuesta diferencial al déficit hídrico entre los diferentes cultivares, genotipos y/o variedades de papa, (Tourneux *et al*., 2003ab; Lahlou., 2003; Schafleitner *et al*., 2007ab; Kalina, 2016).

Solanum tuberosum grupo Phureja (Huaman y Spoorner, 2002) conocida como papa criolla es una especie diploide que se cultiva ampliamente en los Andes desde el oeste de Venezuela hasta el centro de Bolivia, con un centro importante de diversidad al sur de Colombia y al norte de Ecuador (Estrada, 1996; Ghislain *et al*., 2006). Colombia es considerado el mayor productor, consumidor y exportador de papa criolla (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural., 2009; Rodríguez *et al*., 2009). Se estima que para el 2014 se sembraron 144.097 ha $año^{-1}$ de papa, de las cuales la papa criolla representó aproximadamente el 6.9 % con 9.954 ha $año^{-1}$, ubicadas principalmente en los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cundinamarca y Nariño (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, 2017). Este cultivo tiene una ventaja competitiva en razón de poseer gran aceptación

por los consumidores debido a las características organolépticas y nutricionales del tubérculo (Peña *et al*., 2015).

Se han realizado pocos estudios sobre la respuesta al estrés hídrico en genotipos diploides, sin embargo estos indican que la respuesta es semejante a los genotipos tetraploides (Tourneux *et al*., 2003b; Cabello *et al*., 2012). El estrés hídrico en estos genotipos causa disminución del CRA e incremento el contenido de ABA que reduce la conductancia estomática causando un desbalance en las fases de la fotosíntesis y una diminución de la eficiencia cuántica del PSII (Anithakumari *et al*., 2012). Igualmente se ha observado una diminución del contenido de clorofilas y de la estabilidad de membranas celulares (Arvin y Donnelly, 2008; Anithakumari *et al*., 2012). También se ha reportado en condiciones de estrés hídrico una disminución en el rendimiento y la calidad de los tubérculos (Tourneux *et al*., 2003a; Cabello *et al*., 2012; Gabriel *et al*., 2013).

Al igual que en variedades tetraploides las principales respuestas relacionadas con la tolerancia al estrés hídrico en diploides son el ajuste osmótico y el incremento de la actividad de enzimas antioxidantes como CAT, APX y POX (Coleman *et al*., 2008; Gabriel *et al*., 2013). La alta capacidad de recuperación post-estrés y la menor pérdida de rendimiento son otras respuestas relacionadas con la tolerancia al estrés hídrico en algunos de estos genotipos diploides (Coleman *et al*., 2008; Gabriel *et al*., 2011; Gabriel *et al*., 2012). No obstante entre genotipos y/o variedades puede presentarse un componente de respuesta diferencial asociada con la tolerancia o susceptibilidad al estrés hídrico (Coleman, 2008; Gabriel *et al*., 2011; Anithakumari *et al*., 2012; Gabriel *et al*., 2012; Gabriel *et al*., 2013).

Recientemente en Colombia se han obtenido variedades diploides con altos contenidos de calcio (Ca), magnesio (Mg), hierro (Fe), manganeso (Mn) y zinc (Zn) como Criolla Dorada y Criolla Ocarina con el fin de mejorar la nutrición en zonas donde la papa es uno de los principales alimentos consumidos (Peña *et al*., 2015). Estas variedades, dada su importancia en la seguridad alimentaria, están siendo introducidas en diferentes regiones donde la variedad más sembrada hasta ahora ha sido la variedad Criolla Colombia. Sin embargo estas variedades no han sido hasta ahora caracterizadas en cuanto a su respuesta fisiológica y de rendimiento al estrés por déficit hídrico. Tampoco existe una amplia información sobre el efecto del estrés hídrico en el rendimiento en estos genotipos en cuanto a severidad o duración.

La caracterización de genotipos tolerantes al estrés por déficit hídrico es la base para programas de mejoramiento y zonificación orientados a minimizar los efectos de la sequía en el rendimiento y por tanto la seguridad alimentaria (Chaves *et al*., 2003; Deikman *et al*., 2012; King *et al*. 2013; Monneveux *et al*., 2013). El objetivo del presente estudio es determinar respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en tres variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en déficit hídrico.

Literatura citada

- Anithakumari, A. M., Nataraja, K. N., Visser, R. G. F., & van der Linden, C. G. (2012). Genetic dissection of drought tolerance and recovery potential by quantitative trait locus mapping of a diploid potato population. Molecular Breeding, 30(3), 1413-1429. https://doi.org/10.1007/s11032-012-9728-5
- Arvin, M. J., & Donnelly, D. J. (2008). Screening potato cultivars and wild species to abiotic stresses using an electrolyte leakage bioassay. Journal of Agricultural Science and Technology, 10(1), 33-42.

- Cabello, R., De Mendiburu, F., Bonierbale, M., Monneveux, P., Roca, W., & Chujoy, E. (2012). Large-Scale Evaluation of Potato Improved Varieties, Genetic Stocks and Landraces for Drought Tolerance. American Journal of Potato Research, 89(5), 400-410. https://doi.org/10.1007/s12230-012-9260-5
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. Functional Plant Biology, 30(3), 239. https://doi.org/10.1071/FP02076
- Dalla Costa, L., Delle Vedove, G., Gianquinto, G., Giovanardi, R., & Peressotti, A. (1997). Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: influence of drought stress. Potato Research, 40(1), 19-34. https://doi.org/10.1007/BF02407559
- Deblonde, P. M. K., & Ledent, J. F. (2001). Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars. European Journal of Agronomy, 14(1), 31-41. https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00081-2
- Deikman, J., Petracek, M., & Heard, J. E. (2012). Drought tolerance through biotechnology: improving translation from the laboratory to farmers' fields. Current Opinion in Biotechnology, 23(2), 243-250. https://doi.org/10.1016/j.copbio.2011.11.003
- Devaux, A., Kromann, P., & Ortiz, O. (2014). Potatoes for Sustainable Global Food Security. Potato Research, 57. https://doi.org/10.1007/s11540-014-9265-1
- Estrada, R. N. (1996). Recursos genéticos en el mejoramiento de la papa en los países andinos. En papas colombianas: con el mejor entorno ambiental. Bogotá, Colombia: Comunicaciones y asociados editorial.
- Farhad, Masoudi Sadaghiani; Babak, Abdollahi Mandoulakani; Zardoshti, Mohammad Reza; Hassan, Rasouli-Sadaghiani Mir; Tavakoli, A. (2011). Proline, Soluble Sugars, Photosynthetic Pigments and Antioxidant Enzymes in Potato (*Solanum tuberosum* L.) to Different Irrigation Regimes in Greenhouse Condition. Australian Journal of Crop Science, 5(1), 55-60.
- FAO (2014) FAO statistical databases FAOSTAT. http://faostat3.fao.org/ Accessed 8 Jun 2014
- FAO. (2017). Statistical databases FAOSTAT. http:// http://www.fao.org/faostat/en/#data/BC / Acceso Agosto 4 2017.
- Foyer, C. H., & Noctor, G. (2003). Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. Physiologia Plantarum, 119(3), 355-364. https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x
- Gabriel, J. A. Porco, J. Angulo, J. Magne, J. La Torre y P.Mamani. (2011) .Resistencia genética a estrés hídrico por sequía en variedades de campo (*Solanum tuberosum* L.) bajo condiciones de invernadero. Revista Latino Americana de la papa. 16(2) 175-208.
- Gabriel, J. A. Porco, J. Angulo, J. Magne, J. La Torre y P.Mamani. (2012) .Resistencia genética de híbridos de papa (*Solanum tuberosum* L.) al estrés hídrico por sequía. Revista Latino Americana de la papa. 17(1) 97-124.
- Gabriel, J. S. Veramendi, A. Angulo, y J.Magne. (2013) . Respuesta de cultivares nativos de papa (*Solanum tuberosum* L.) al estrés hídrico por sequía. Revista Latinoamericana de la papa, vol 17(2)1-18.
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R. J., & Spooner, D. M. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. Theoretical and Applied Genetics, 113(8), 1515-1527. https://doi.org/10.1007/s00122-006-0399-7
- HUAMAN. Z AND D.M.SPOONER. (2002). RECLASSIFICATION OF LANDRACE POPULATIONS OF CULTIVATED POTATOES (SOLANUM SECT. PETOTA). American Journal of Botany, 89(6), 947-965.
- IPCC, 2007: Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976pp.
- Jefferies, R. A. (1995). Physiology of crop response to drought. En Modelling of Crops Under Conditions Limiting … (pp. 61-74). https://doi.org/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- Jefferies, R. A., & Mackerron, D. K. L. (1987). Aspects of the physiological basis of cultivar differences in yield of potato under droughted and irrigated conditions. Potato Research, 30(2), 201-217. https://doi.org/10.1007/BF02357663
- Kalina, D., Plich, J., Strzelczyk-Żyta, D., Śliwka, J., & Marczewski, W. (2016). The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'-derived potato cultivars. Breeding Science, 66(2), 328-331. https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.328
- Khalil, A., & Grace, J. (1992). Acclimation to drought in Acer pseudoplatanus L.(Sycamore) seedlings. Journal of Experimental Botany, 43(257), 1591-1602. http://jxb.oxfordjournals.org/content/43/12/1591.
- King, B., Stark, J., & Love, S. (2003). Potato Production with Limited Water Supply. Vasa, 32(1), 54-55. https://doi.org/10.1024/0301-1526.32.1.54
- LAHLOU Ouiam, OUATTAR Said, L. J.-F. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. Agronomie, 23(3), 257-268. https://doi.org/10.1051/agro
- Li, J., Cang, Z., Jiao, F., Bai, X., Zhang, D., & Zhai, R. (2017). Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 16(1), 82-88. https://doi.org/10.1016/j.jssas.2015.03.001

- Liu, F., Jensen, C. R., Shahanzari, A., Andersen, M. N., & Jacobsen, S.-E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. Plant Science, 168(3), 831-836. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.10.016
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: An overview. Archives of Biochemistry and Biophysics, 444(2), 139-158. https://doi.org/10.1016/j.abb.2005.10.018
- Mahmud, A., Hossain, M. M., Zakaria, M., Mian, M. A. K., & Karim, M. A. (2015). Effects of water stress on plant canopy, yield attributes and yield of potato. Kasetsart Journal - Natural Science, 49(4), 491-505.
- Martinez, C., & Moreno, U. (1992). Expresiones fisiologicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estres hidrico en condiciones de campo. Bras. Fisiol. Veg, 4(1), 33-38. Recuperado a partir de http://www.cnpdia.embrapa.br/rbfv/pdfs/v4n1p33.pdf
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. TRENDS in Plant Science, 7(9), 405-410. https://doi.org/10.1016/B978-044482650-3/50031-6
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. (2009). Agenda prospectiva de investigación y desarrollo tecnológico para la cadena productiva de la papa en Colombia con énfasis en papa criolla. En: https://sioc.minagricultura.gov.co/Pages/SIOC.aspx, consultado en octubre de 2017.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (2017). Agronet. En: http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx#. Consulta Julio de 2017.
- Monneveux, P., Ramírez, D. A., & Pino, M.-T. (2013). Drought tolerance in potato (S. tuberosum L.) Can we learn from drought tolerance research in cereals? Plant Science, 205-206, 76-86. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.01.011
- Moorby, J., Rana Munns, A. A., & Walcott, J. A. (1975). Effect of Water Deficit on Photosynthesis and Tuber Metabolism in Potatoes. J. Plant Physiol, 2, 323-333.
- Obidiegwu, J. E., Bryan, G. J., Jones, H. G., & Prashar, A. (2015). Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. Frontiers in plant science, 6(July), 1-23. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542
- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.-P., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L.-E., Mosquera, T., & Narváez-Cuenca, C.-E. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* group Phureja. LWT - Food Science and Technology, 62(1), 76-82. https://doi.org/10.1016/j.lwt.2015.01.038
- Rodríguez, L., Ñustez, C., & Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). Agronomía Colombiana, 27(3), 289-303.
- Rudack, K., Seddig, S., Sprenger, H., Köhl, K., Uptmoor, R., & Ordon, F. (2017). Drought stress-induced changes in starch yield and physiological traits in potato. Journal of Agronomy and Crop Science, (May), 1-12. https://doi.org/10.1111/jac.12224
- Salinger, M. J., Sivakumar, M. V. K., & Motha, R. (2005). REDUCING VULNERABILITY OF AGRICULTURE AND FORESTRY TO CLIMATE VARIABILITY AND CHANGE : WORKSHOP SUMMARY AND RECOMMENDATIONS. Increasing Climate Variability and Change. Springer, Dordrecht, 70, 341-362. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/1-4020-4166-7_18
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Espino, R., Gaudin, A., Pérez, J., Martínez, M., … Bonierbale, M. (2007). Field Screening for Variation of Drought Tolerance in *Solanum tuberosum* L. by Agronomical, Physiological and Genetic Analysis. Potato Research, 50(1), 71-85. https://doi.org/10.1007/s11540-007-9030-9
- Schafleitner, R., Gutierrez Rosales, R. O., Gaudin, A., Alvarado Aliaga, C. A., Martinez, G. N., Tincopa Marca, L. R., … Bonierbale, M. (2007). Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress. Plant Physiology and Biochemistry, 45(9), 673-690. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.06.003
- Shao, H.-B., Chu, L.-Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C.-X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. Comptes Rendus Biologies, 331(3), 215-225. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.01.002
- Shi, S., Fan, M., Iwama, K., Li, F., Zhang, Z., & Jia, L. (2015). Physiological basis of drought tolerance in potato grown under long-term water deficiency. International Journal of Plant Production, 9(2), 305-320. https://doi.org/10.22069/ijpp.2015.2050
- SINGH, D. K., SALE, P. W. G., PALLAGHY, C. K., & SINGH, V. (2000). Role of proline and leaf expansion rate in the recovery of stressed white clover leaves with increased phosphorus concentration. New Phytologist, 146(2), 261-269. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00643.x
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003a). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. Agronomie, 23(2), 181-190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003b). Effects of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (I): morphological parameters, growth and yield. Agronomie, 23(2), 181-190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Van der Mescht', J. A. de R. and, & Rossouw, F. T. (1999). Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato.

Objetivo general

Determinar las respuestas fisiológicas, bioquímicas y el rendimiento en tres variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en déficit hídrico.

Objetivos específicos

- Determinar las respuestas fisiológicas y bioquímicas en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Criolla Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación.

- Determinar el rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Criolla Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación.

- Determinar el efecto del déficit hídrico en parámetros fisiológicos y bioquímicos en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) de las variedades Criolla Colombia, Criolla Dorada y Criolla Ocarina.

- Determinar el efecto del déficit hídrico en el rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) de las variedades Criolla Colombia, Criolla Dorada y Criolla Ocarina.

Contenido

Resumen ..... **I**
Lista de símbolos y abreviaturas ..... **II**
Introducción ..... **III**
Literatura citada ..... **V**
Objetivo general ..... **VIII**
Objetivos específicos ..... **VIII**
Lista de figuras ..... **XII**
Capítulo 1 ..... **XII**
Capítulo 2 ..... **XII**
Lista de tablas ..... **XIV**
Capítulo 1 ..... **XIV**
Capítulo 2 ..... **XIV**
Marco teórico **1**
Cambio climático y disponibilidad hídrica **1**
Estrés hídrico y rendimiento de los cultivos **2**
Efecto del déficit hídrico en plantas *2*
Efectos en el estado hídrico *2*
Efectos en la conductancia estomática *3*
Efecto en la Fotosíntesis *4*
Efecto en pigmentos fotosintéticos *5*
Producción de ROS *5*
Efectos en el crecimiento y rendimiento *6*
Respuestas de las plantas al déficit hídrico **7**
Señalización del estrés hídrico *7*
Ajuste osmótico *8*
Literatura citada **9**
1. Capítulo **14**
Respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en plantas de papa criolla (Solanum tuberosum grupo Phureja) variedad Criolla Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación **14**
Resumen **14**
Introducción **14**
Materiales y métodos **16**
Material vegetal y diseño experimental *16*
Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar *17*

Conductancia estomática ... *17*
Eficiencia cuántica del fotosistema II ... *17*
Contenido de clorofilas y carotenoides ... *17*
Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido ... *18*
Contenido de prolina y proteína total ... *18*
Acumulación y distribución de masa seca ... *19*
Rendimiento ... *19*
Análisis de datos ... *19*
Resultados y discusión ... **19**
Parámetros climáticos ... *19*
Contenido de agua en el suelo ... *20*
Contenido relativo de agua ... *21*
Potencial hídrico foliar ... *22*
Conductancia estomática ... *24*
Eficiencia cuántica del fotosistema II ... *25*
Contenido relativo de clorofilas y contenido de carotenoides ... *26*
Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido ... *28*
Contenido de prolina y proteína ... *30*
Acumulación y distribución de masa seca ... *32*
Rendimiento ... *33*
Conclusión ... **35**
Literatura citada ... **36**
2. Capítulo ... **41**
Efecto del estrés hídrico en parámetros fisiológicos, bioquímicos y rendimiento en papa criolla (Solanum tuberosum grupo Phureja) variedades Criolla Colombia, Criolla Dorada y Criolla Ocarina ... **41**
Resumen ... **41**
Introducción ... **41**
Materiales y métodos ... **43**
Material vegetal y diseño experimental ... *43*
Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar ... *44*
Conductancia estomática ... *44*
Eficiencia cuántica del fotosistema II ... *44*
Contenido de clorofilas ... *44*
Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido ... *44*
Contenido de prolina ... *45*
Área foliar ... *45*

Acumulación y distribución de masa seca *45*
Rendimiento *45*
Análisis de datos *46*
Resultados y discusión **46**
Parámetros climáticos *46*
Contenido de agua en el suelo *47*
Contenido relativo de agua *48*
Potencial hídrico foliar *48*
Conductancia estomática *50*
Eficiencia cuántica del fotosistema II *51*
Contenido relativo de clorofilas *52*
Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido *53*
Contenido de prolina *55*
Área foliar, acumulación y distribución de masa seca *56*
Rendimiento *57*
Conclusión **58**
Literatura citada **59**
Discusión general **64**
Conclusión general **69**
Literatura citada **70**

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1. Parámetros climáticos en el invernadero durante el periodo de déficit hidrico en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) fueron sometidas a déficit hídrico y recuperación a). Temperatura mínima (T min) y máxima (T max) en grados centígrados (°C), y humedad relativa mínima (HR min) y máxima (HR max) en porcentaje (%). b). Déficit de presión de vapor (DPV) en kilopascales (kPa). Días de tratamiento (ddt). 20
Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Colombia en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 21
Figura 3. Contenido relativo de agua foliar (CRA) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en: (a) condiciones de riego (WW), déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 22
Figura 4. Potencial hídrico foliar (Ψh) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en: (a) Condiciones de riego (WW), déficit hídrico a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 23
Figura 5. Conductancia estomática (gs) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 25
Figura 6. Eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en: (a) Condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 26
Figura 7. Contenido relativo de clorofilas (CRC (unidades SPAD)) y de carotenoides en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 28
Figura 8. Estabilidad de las membranas en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días después de tratamiento (ddt). 30
Figura 9. Contenido de prolina (a) y proteína (b) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). 31
Figura 10. Parámetros de crecimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Colombia en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días después de tratamiento (ddt). 33

Capítulo 2

Figura 1. Parámetros climáticos del invernadero para la evaluación de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja), variedades Colombia, Dorada y Ocarina sometidas a déficit hídrico. a). Temperatura mínima (T min) y máxima (T max) en grados centígrados (°C), humedad relativa mínima (HR min) y máxima (HR max) en porcentaje (%). b). Déficit de presión de vapor (DPV) en kilopascales (kPa). Días después de tratamiento (ddt). 47
Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). 48
Figura 3. Contenido relativo de agua foliar (CRA) (a) y Potencial hídrico foliar (Ψh) (b) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). 49
Figura 4. Conductancia estomática (gs) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). 51

Figura 5. Eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). 52
Figura 6. Contenido relativo de clorofilas (CRC) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). 53
Figura 7. Pérdida de electrolitos (PE %) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). 54
Figura 8. Parámetros de crecimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia (C), Dorada (D)y Ocarina (O) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 17 días de tratamiento (ddt). 57

Lista de tablas

Capítulo 1

Tabla 1.Rendimiento y disminución del rendimiento en plantas de papa criolla (Solanum tuberosum grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt).. 35

Capítulo 2

Tabla 1.Contenido de malondialdehido (MDA) y Prolina (Pro) en plantas de papa criolla (Solanum tuberosum grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 8 y 17 días de tratamiento (ddt)..... 54
Tabla 2. Rendimiento en plantas de papa criolla (Solanum tuberosum grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y sometidas a déficit hídrico por 17 días (WD). 58

Marco teórico

Cambio climático y disponibilidad hídrica

Con el incremento del cambio climático, el déficit hídrico es uno de los mayores desafíos no solo para la productividad de los cultivos, sino también para la diversidad de la vegetación (Shao *et al*., 2009). El déficit hídrico ha sido un problema común para la agricultura a nivel mundial, especialmente para las regiones áridas y semiáridas (Shao *et al*., 2008a). Durante las últimas décadas, se han observado cambios importantes en las precipitaciones y aumentos de la temperatura (IPCC, 2007). Es probable que la tendencia observada del calentamiento global, que ha sido 0.6 ± 0.2 °C desde 1900, continúe y que la temperatura global promedio aumente entre 1.4 °C y 5.8 °C durante el periodo de 1900 a 2100 (Houhton *et al*., 2001). En particular en América del Sur la temperatura ha aumentado 1 °C (IPCC, 2007). Los cambios en la temperatura y en los regímenes de precipitación son la causa principal del retroceso observado en los glaciares durante la segunda mitad del siglo XX en los Andes tropicales (Vuille *et al*., 2003). Durante los próximos 15 años, es muy probable que los glaciares intertropicales desaparezcan, afectando la disponibilidad de agua y la generación de energía hidroeléctrica (Ramírez *et al*., 2001). Se prevé que el aumento de la temperatura y la disminución en el agua del suelo llevarán a un reemplazo gradual de los bosques tropicales por sabanas en el este de la Amazonía (IPCC, 2007). El impacto del cambio climático probablemente conducirá a una disminución de la productividad de los cultivos, lo cual pone en riesgo la seguridad alimentaria (FAO, 2003ª; Hijmans, 2003).

En la región andina de Colombia los efectos del déficit relacionados con el fenómeno del Niño han impactado los flujos de las cuencas hidrográficas (particularmente en la cuenca del río Cauca), causando una reducción del 30% en el flujo medio, con un máximo de 80% de pérdida en algunos afluentes (Carvajal *et al*., 1998), mientras que las inundaciones extremas se intensifican durante La Niña (Waylen y Poveda, 2002). Además, la cuenca del río Magdalena también muestra alta vulnerabilidad con 55% de pérdidas en el flujo medio (IDEAM, 2004). En consecuencia, la humedad del suelo y la actividad de la vegetación son fuertemente reducidas/aumentadas por El Niño/La Niña en Colombia (Poveda *et al*., 2001). Una condición crítica se proyecta entre 2015 y 2025 en la disponibilidad de agua en Colombia, afectando el suministro de agua y el funcionamiento del ecosistema en los páramos (IDEAM, 2004) y muy probablemente impactando la disponibilidad de suministro de agua para el 60% de la población del Perú (Vásquez, 2004). Los escenarios de cambio climático presentados para Colombia (Segunda Comunicación Nacional de Cambio Climático de Colombia, 2010), predicen que la temperatura media podría incrementar 1.4 °C para el periodo de 2011-2040, 2.4 °C para el periodo 2041-2070, y 3.2 °C para el periodo 2071-2100 y al mismo tiempo la precipitación podría reducirse en un rango de -3.1 a -4.0 mm año^{-1} en algunas zonas del país.

Inherentemente la agricultura se encuentra entre los sectores más vulnerables al cambio climático a nivel mundial (Smit y Skinner, 2002). En este sentido, la adaptación al cambio climático es ciertamente un componente importante de cualquier política de respuesta al cambio climático para este sector (Mizina *et al*. 1999; Reilly y Schimmelpfennig, 1999).

Estrés hídrico y rendimiento de los cultivos

La amenaza a la seguridad alimentaria mundial impuesta por el cambio climático es uno de los desafíos más importantes en el siglo XXI ya que es necesario suministrar alimentos a la creciente población bajo condiciones de escasez hídrica (Lal, 2005). La disponibilidad de agua es una de las principales limitaciones para la producción de cultivos y la seguridad alimentaria (Kang *et al*., 2009). El cambio climático aumenta la demanda de riego en la mayoría de las regiones del mundo debido a la combinación de la disminución de las precipitaciones y el aumento de la evaporación que resulta del aumento de las temperaturas, lo que sumado a la menor disponibilidad de agua esperada agrega otro desafío para la futura seguridad hídrica y alimentaria (IPCC, 2007).

Los estreses ambientales desencadenan una gran variedad de respuestas en las plantas, que van desde la expresión genética alterada y el metabolismo celular a los cambios en la tasa de crecimiento y la productividad de las plantas (Shao *et al*., 2008b). Entre los estreses ambientales, el estrés hídrico es uno de los factores más adversos para el crecimiento y productividad de las plantas (Farooq *et al*., 2008). El estrés por déficit hídrico puede ser definido como una situación en la que el potencial hídrico y la turgencia de la planta se reducen lo suficiente como para limitar las funciones normales de esta (Jaleel y Llorente, 2009). Estas alteraciones inducen diferentes cambios a nivel fisiológico, bioquímico y morfológico que afectan el crecimiento, desarrollo y rendimiento de las plantas.

En particular en el cultivo de papa para el año 2013 en Colombia, 130.000 hectáreas fueron afectadas por la sequía y las altas temperaturas, causando pérdidas del 50% (Pino *et al*., 2016). Cakir, (2004) en maíz reportó pérdidas del 40% en el rendimiento del grano por efecto del déficit hídrico. Sarvestani *et al*., (2008) observó que el estrés hídrico en plantas de arroz durante las etapas de crecimiento vegetativo, floración y llenado de grano redujo el rendimiento en un 21%, 50% y 21%, respectivamente. Con base en los modelos de predicción de cambio climático, Hijmans (2003) predijo que el rendimiento del cultivo de papa a nivel mundial disminuirá hasta un 32% para el 2070 sin adaptación y hasta un 18% con adaptación mediante el cambio de los tiempos de siembra y mejoramiento sugerido para la adaptación al calor, debido al probable aumento de las temperaturas globales y la disminución de la precipitación. Jones y Thornton, (2003) reportaron que el rendimiento en el cultivo de maíz en Latino América disminuirá un 10% para el año 2055.

Efecto del déficit hídrico en plantas

El agua es un componente principal de las plantas, constituyendo hasta el 90% del peso fresco en plantas herbáceas. Sin embargo, sólo una parte muy pequeña, alrededor del 1% del agua necesaria para la planta es usada en procesos metabólicos, el resto pasa a través de la planta en el proceso traspiración. Por lo tanto, el estrés hídrico puede inhibir o incluso detener procesos como la transpiración, la fotosíntesis y la elongación celular (Van Loon, 1981). El efecto del estrés hídrico depende de la especie, del estado fenológico de la planta así como de la intensidad y severidad del estrés (Jefferies, 1995; Chaves *et al*., 2003; Banik *et al*., 2010).

Efectos en el estado hídrico

El estado hídrico de las plantas puede ser determinado por el CRA y el Ψh foliar, estos parámetros están estrechamente relacionados con las tasas fotosintéticas y el crecimiento de las plantas, y en condiciones de estrés hídrico indican el nivel de estrés en las plantas (Hsiao, 1973; Van Loon, 1981). Cuando las plantas se exponen a condiciones de estrés por déficit hídrico, reducen la absorción de agua resultando en la disminución tanto en el Ψh como en el CRA (Ali *et al*., 1998; Muthoni y Kabira, 2016). El estrés hídrico puede ser definido como una situación en la cual Ψh y el turgor se reducen lo suficiente para interferir con funciones normales en la planta (Shao *et al*., 2009). Hsiao, (1973) a partir del ψh y el CRA clasificó el nivel de estrés hídrico en tres categorías, (1) estrés leve: disminución en el Ψh con una reducción en el CRA en 8% o 10% con respecto a las plantas bien regadas; (2) estrés moderado: disminución en el Ψh a valores inferiores o iguales a 12 o 15 Bares con una reducción en el CRA de 10 a 20% y estrés severo: disminución en el Ψh mayor a 15 Bares y con una reducción en el CRA superior al 20%. A nivel metabólico, según Lawlor y Cornic (2002) un CRA superior al 75% no causa cambios significativos en la fotosíntesis, mientras que una disminución en el CRA a valores inferiores al 75% puede inhibir drásticamente la fotosíntesis. Con respecto al crecimiento de las plantas se ha reportado que los cambios en el Ψh alteran el potencial de turgor en las plantas y por lo tanto una disminución en el potencial hídrico puede disminuir la presión de turgor inhibiendo la elongación celular (Vos y Groenwold, 1988).

En papa Tourneux *et al.*, (2003) observó una reducción tanto en el CRA como en el Ψh en respuesta a la disminución del contenido de agua en el suelo y encontró una relación altamente significativa entre estos dos parámetros. A nivel fotosintético, Basu *et al*. (1998) en plantas de papa sometidas a déficit hídrico observó que la tasa fotosintética se redujo en un 27% con un Ψh de -0.4 MPa y en un 50% con un Ψh de -1.1 MPa. En plantas de papa se ha encontrado que una disminución del Ψh a valores inferiores a -0.5 MPa y -1.0 MPa puede inhibir por completo la expansión foliar y el crecimiento de los tubérculos (Gandar y Tanner, 1976; Jefferies, 1995).

Efectos en la conductancia estomática

En comparación con otras especies de plantas cultivadas, la papa cierra sus estomas ante un déficit de humedad relativamente bajo en el suelo (Liu *et al*., 2005). Se ha reportado que la g_S puede reducirse significativamente en etapas tempranas de disminución de humedad en el suelo, incluso antes de evidenciarse una reducción significativa en el Ψh (Jefferies y Mackerron, 1989; Ramírez *et al*., 2016). Esto sugiere que en condiciones de estrés hídrico se originan señales químicas en las raíces que pueden transportarse a la parte aérea de las plantas y regular los procesos fisiológicos antes de que disminuya significativamente el Ψh (Liu *et al*., 2005). En condiciones de déficit hídrico el cierre estomático es mediado por ABA que se transporta desde la raíz hacia la parte aérea (Jia y Zhang, 2008). De esta manera las raíces se comportan como sensores primarios ante la disminución de humedad en el suelo, desencadenando diferentes respuestas (Ali *et al.*, 1998). Una de las primeras respuestas al déficit hídrico es el cierre estomático causando una disminución en la tasa de transpiración por unidad de área con el fin disminuir la pérdida de agua (Ali *et al*., 1998). Sin embargo, una disminución temporal o permanente de la gs a valores inferiores de 0.1 mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$ y 0.5 mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$ en condiciones de saturación de luz pueden causar daños a nivel metabólico, con alteraciones a nivel fotoquímico y bioquímico (Flexas *et al*., 2006a).

En plantas de papa sometidas a déficit hídrico se demostró que la g_S es sensible a la disminución temprana de humedad en el suelo, reduciéndose antes que el CRA y el Ψh (Liu *et al*., 2005). De acuerdo con Levy (1983), diferencias en la tolerancia al estrés por déficit hídrico entre genotipos de papa, se deben parcialmente a diferencias en el estado hídrico y en el comportamiento estomático. Algunas investigaciones en papa demuestran que el control estomático sobre la traspiración es tan eficiente que la planta tiene baja capacidad de mantener una gran diferencia entre el potencial hídrico de la hoja y del suelo (Dalla Costa *et al*., 1997). La transpiración en papa es limitada por el cierre estomático a potenciales hídricos relativamente altos como -0.4 MPa y -0.6 MPa (Campbell *et al*., 1976; Kopka *et al*., 1997). En papa se ha demostrado que la principal limitación de la fotosíntesis es la estomática debido a que la disminución de la gs es la forma más eficiente de reducir la pérdida de agua por transpiración (Stiller *et al*, 2008).

Efecto en la Fotosíntesis

Uno de los principales efectos del estrés por déficit hídrico en papa a nivel fisiológico es la reducción de la tasa de fotosintética por unidad de área foliar (Van Loon, 1981). Esta reducción es causada principalmente por el cierre estomático que incrementa la resistencia estomática al ingreso y difusión del dióxido de carbono (CO_2) al sitio de carboxilación (Moorby *et al*; 1975; Zrust *et al*., 1994). Como resultado de la disminución en la fotosíntesis se presenta una reducción en la producción de fotoasimilados que limita el crecimiento de las plantas, el rendimiento y calidad de los tubérculos (Kopka *et al*., 1997; Dalla Costa *et al*., 1997). Moorby (1975) observó que el incremento de la resistencia estomática y el aumento relativamente mayor en la resistencia residual o del mesófilo en plantas de papa bajo condiciones de déficit hídrico se asocia a la disminución de la tasa fotosintética. Se ha observado que las plantas de papa son altamente sensibles al estrés hídrico ya que disminuyen la tasa fotosintética incluso a valores altos de potencial hídrico de la hoja como -0.5 MPa y -0.6 MPa (Vos y Oyarzún, 1987; Liu *et al*., 2005).

La limitación estomática, puede causar un desbalance entre la fase foto y síntesis de la fotosíntesis generando una sobre-excitación y daños en el PSII (Lu y Zhang, 1998). De esta manera, los daños en la maquinaria fotosintética pueden eventualmente imponer una limitación no estomática (Tourneux *et al*., 2003; Souza *et al*., 2004). Investigaciones en papa han demostrado que el PSII es altamente resistente al déficit hídrico (Germ *et al*., 2007; Schafleitner *et al*., 2007). A través de la medición del rendimiento cuántico del PSII evaluado a partir de la relación Fv/Fm se ha determinado que el PSII en papa es insensible a un déficit en el contenido relativo de agua (DRA) inferior al 40 % (Tourneux y Peltier, 1995; Tourneux *et al*., 2003). Se ha sugerido que los valores entre 0.75 y 0.85 en la relación Fv/Fm indican ausencia de daño en el PSII, mientras que valores inferiores a 0.75 indican una disminución en el potencial fotosintético de la planta debido a daños por fotoinhibición causados por una condición de estrés (Nordenkampf *et al*., 1989; Ranalli *et al*., 1997). Sin embargo, en previos estudios en plantas de papa sometidas a déficit hídrico también se ha sugerido que valores en la relación Fv/Fm no inferiores a 0.70, pueden asociarse con la tolerancia a la sequía (Van der Mescht *et al*., 1998). Otros investigadores como Ranalli *et al*., (1997) observaron cambios en la eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de diferentes genotipos expuestos al déficit hídrico asociados con el rendimiento. También se ha observado que en plantas de papa bajo condiciones de estrés severo

con una disminución en el CRA a valores inferiores al 60% la relación Fv/Fm puede disminuir significativamente en un rango de 0.7 a 0.0 (Stiller *et al*., 2008).

Efecto en pigmentos fotosintéticos

Las clorofilas son los principales componentes fotosintéticos esenciales en la conversión de energía lumínica a energía química (Mahmud *et al.,* 2015b). Regularmente en condiciones de estrés hídrico el contenido de clorofilas tiende a disminuir; sin embargo, los resultados son controversiales (Rudack *et al.,* 2017). El déficit hídrico puede resultar en el incremento del estrés oxidativo, conduciendo al deterioro de la estructura de los cloroplastos y consecuentemente a la degradación de clorofilas (Mohammadkhani y Heidari, 2007). Anithakumari *et al.,* (2012) y Mahmud *et al.,* (2015b) en diferentes genotipos de papa observaron que el contenido de clorofilas disminuyó en condiciones de estrés hídrico. Mientras que en otros estudios también realizados en papa la concentración de clorofilas incremento en condiciones de estrés leve, moderado y severo (Teixeira y Pereira, 2007; Yactayo *et al.,* 2013; Ramírez *et al.,* 2015; Rolando *et al.,* 2015; Hirut *et al.,* 2017). El incremento en el contenido de clorofilas puede ser explicado por la pérdida de turgor o por la reducción del crecimiento de la hoja (Teixeira y Pereira, 2007; Rolando *et al.,* 2015; Rudack *et al.,* 2017). En papa se ha reportado que el contenido de clorofilas tiene una asociación directa con la tolerancia a la sequía, aunque su contribución al rendimiento es variable (Hirut *et al.,* 2017). En papa, Ramírez *et al.,* 2014 reportaron que la menor tasa de reducción de clorofilas e incremento del verdor en etapas tempranas de senescencia fue negativamente correlacionado con el rendimiento del cultivo en condiciones de estrés hídrico. Yactayo *et al.,* (2013) en plantas de papa que sostuvieron su rendimiento en condiciones de secado parcial de la zona radical y déficit hídrico observo una menor disminución en el contenido de clorofilas. Por otra parte, se ha propuesto que el mantenimiento de las clorofilas podría causar la producción de ROS debido a que la energía absorbida por la clorofila puede ser transferida al oxígeno, provocando fotodestrucción mediada por clorofilas (Ramírez *et al.,* 2014).

Los carotenoides como componentes estructurales esenciales de las antenas fotosintéticas y de los complejos del centro de reacción, actúan como fotoprotectores disipando el exceso de energía en forma de calor y como antioxidantes detoxificando ROS (Bartley *et al*., 1995; Farooq *et al*., 2009; Havaux, 1998). Mohammadkhani y Heidari, (2007) en plantas de maíz en condiciones de estrés hídrico determinaron que el incremento en el contenido de carotenoides pudo haber contribuido a la protección de las clorofilas. Xiao *et al*., (2008) en poblaciones arbóreas sugieren que la mayor tolerancia al déficit hídrico fue asociada a un incremento de carotenoides como mecanismo de fotoprotección contra el estrés hídrico.

Producción de ROS

En condiciones normales las plantas producen especies reactivas de oxígeno (ROS) como subproducto de varios procesos metabólicos en distintos compartimentos celulares principalmente a nivel de los cloroplastos, mitocondrias y peroxisomas (Ueda *et al*., 2013). Los radicales, superóxido ($O2^{\cdot}$), hidroxilo ($OH^{\cdot}$) y peróxido de hidrógeno (H_2O_2), son las principales ROS que se producen y acumulan en las plantas, en su mayoría a partir de los procesos de fotosíntesis y respiración (Sharma *et al*., 2012). En condiciones de no estrés la producción de ROS y la defensa antioxidante en las

plantas presenta un equilibrio dinámico, sin embargo, bajo condiciones de estrés este equilibrio se rompe, debido al incremento de la producción de ROS, resultando en estrés oxidativo (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2000; Gong *et al*., 2005). En condiciones de estrés por déficit hídrico como consecuencia de la limitación de CO_2 en los cloroplastos, se reduce la regeneración de NADP+ a través del ciclo de Calvin, provocando una sobre-reducción de la cadena de transporte de electrones fotosintéticos, que incrementa la producción de ROS por la reacción de Melher o por fotorrespiración a través de la oxigenación de la RuBisCO (Carvalho, 2008). La sobreproducción de ROS en estrés hídrico puede interrumpir el metabolismo normal de las plantas debido al daño oxidativo en proteínas, lípidos, pigmentos y ácidos nucleicos, como se ha reportado en mucha plantas (Mittler, 2002; Shi *et al*., 2015). Uno de los principales blancos de las ROS son las membranas donde el radical $OH^{\cdot}$ causa peroxidación lipídica alterando la permeabilidad de la membrana causando un desbalance metabólico (Dat *et al*., 2000). Esta alteración de las membranas puede ser medida por la pérdida de electrolitos (PE), encontrándose un aumento de esta variable en condiciones de estrés hídrico (Lima *et al*., 2002). En condiciones de estrés hídrico y estrés oxidativo en papa se ha determinado que la pérdida de electrolitos se incrementa significativamente, siendo mayor el incremento en los genotipos menos tolerantes al estrés (Arvin y Donnelly, 2008; Ahmad *et al*., 2008; Mahmud *et al*., 2015).

Efectos en el crecimiento y rendimiento

El estrés por déficit hídrico influye negativamente en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Levi *et al*., 2013). Esto se debe a que el déficit hídrico afecta procesos importantes de crecimiento como división y elongación celular (Levy, 1983; Lahlou *et al*., 2003; Obidiegwu *et al*., 2015). Igualmente reduce la actividad fotosintética por unidad de área en las plantas disminuyendo la producción de asimilados y la acumulación de biomasa total (Dalla Costa *et al*., 1998; Van Loon, 1981; Yuan *et al*., 2003). De otro lado, los altos niveles de ABA en condiciones de déficit hídrico pueden inhibir la acumulación de hormonas promotoras de crecimiento como giberelinas, citoquininas y auxinas (Farooq *et al*., 2009). En papa en condiciones de déficit hídrico se ha observado una reducción en el número de hojas, el área foliar, la altura de la planta, así como modificaciones en el crecimiento del sistema radical y reducción en el número de los tubérculos (Jefferies y MacKerron, 1989; Tourneux *et al*., 2003; Lahlou *et al*., 2005; Mahmud *et al*., 2014b; Shi *et al*., 2015). Gandar y Tanner, (1976) encontraron que en papa en condiciones de estrés hídrico hay una disminución en el crecimiento de las hojas y de los tubérculos proporcional a la reducción del potencial hídrico de la hoja, deteniéndose el crecimiento a valores de potencial hídrico foliar entre -0.4 y -0.5 MPa. En comparación con otros cultivos de interés agronómico, la papa es muy sensible al déficit hídrico en parte debido a que aproximadamente el 85 % de su sistema radical está en los primeros 30 centímetros de la superficie del suelo (Opena y Porter, 1999). Se ha sugerido que en papa la base de la sensibilidad a la sequía es la limitada capacidad de extracción y transporte de agua de las raíces debida a su poca profundidad (Weisz *et al*., 1994).

El efecto de la sequía en papa depende de la etapa fenológica, la duración y la severidad del estrés (Jefferies, 1995). El estrés hídrico en etapas tempranas del cultivo, durante la fase de estolonización y diferenciación de los tubérculos (inicio de tuberización) puede disminuir el número de tubérculos (Mackerron y Jefferies, 1986; Lahlou *et al*., 2003), mientras que el déficit hídrico, durante el crecimiento y llenado del tubérculo puede reducir el tamaño de los tubérculos, afectando

drásticamente el rendimiento por planta (Jefferies, 1993). En el estado de llenado de tubérculos el déficit hídrico frecuentemente resulta en la malformación de éstos que pueden deberse al denominado crecimiento secundario (Moorby, 1975). Como resultado del déficit hídrico hay un retardo o cese del crecimiento de los tubérculos durante el periodo de déficit hídrico (Van Loon, 1981). Una vez se rehidrata la planta, el tubérculo no reanuda el crecimiento normal, restringiéndose el crecimiento a partes específicas del tubérculo alrededor de las yemas (Van Loon, 1981; Alva, 2008). En los genotipos del grupo Phureja no se ha reportado información relacionada con el efecto del déficit hídrico sobre el crecimiento aunque es posible que la respuesta sea semejante a la presentada por las otras especies del género.

Los cultivares de papa tolerantes a sequía emplean diferentes estrategias para sobrevivir bajo condiciones limitadas de agua sin reducir el crecimiento y rendimiento (Coleman, 2008; Mane *et al*., 2008). Una estrategia es incrementar el desarrollo radical en profundidad con el fin de aumentar la absorción de agua (Shi *et al.*, 2015). Otra estrategia reportada por Mahmud *et al*., (2014) en genotipos de papa sometidos a estrés hídrico es mantener la tasa de crecimiento de los tubérculos bajo condiciones de déficit hídrico, lo cual se asocia con una mayor tolerancia. Así mismo, Tourneux *et al*., (2003) identificó que los cultivares que mantuvieron el mayor rendimiento bajo condiciones de estrés hídrico, fueron los que presentaron una menor disminución en altura de la planta, índice de área foliar y peso seco, tanto de raíces como de tallos.

Respuestas de las plantas al déficit hídrico

Las plantas reaccionan rápidamente a los cambios en las condiciones ambientales, recibiendo señales de la humedad del suelo o de la atmósfera ambiental (Cornic y Massacci, 1996). El déficit hídrico conduce a diferentes respuestas a nivel morfológico, fisiológico, bioquímico y molecular, asociadas con mecanismos de adaptación y aclimatación que le permite a las plantas contender con el estrés (Obidiegwu *et al*., 2015; Salazar *et al*., 2015). El patrón de respuesta de las plantas al estrés es regulado por el nivel de estrés y duración del mismo (Obidiegwu *et al*., 2015).

Señalización del estrés hídrico

Las plantas experimentan estrés hídrico cuando la disponibilidad hídrica es limitante para el sistema radical o cuando la tasa de transpiración excede la tasa de absorción de agua (Moreno, 2009; Lisar *et al*., 2012). Una disminución en el potencial hídrico del suelo o en el contenido de agua disponible para el cultivo causa la disminución del potencial hídrico de la raíz, induciendo la producción de ABA en la raíz y su transporte a la parte aérea vía xilema (Davies y Zhang, 1991). Liu *et al*., (2005) demostró que las raíces de la papa son capaces de incrementar la producción de ABA al censar el déficit hídrico en el suelo por la disminución del potencial hídrico alterando los diferentes procesos relacionados con el intercambio gaseoso. De esta manera el transporte de ABA desde la raíz se considera la primera señal que induce los cambios generados en la parte aérea en condiciones de déficit hídrico (Wilkinson y Davies, 2002). El incremento del ABA en la parte aérea induce como una respuesta inmediata el cierre estomático para evitar la pérdida de agua (Liu *et al*., 2005). Igualmente el incremento de ABA induce una cascada de señalizaciones que modifica la expresión de diferentes genes que codifican tanto proteínas reguladoras como funcionales que causan en la

planta cambios fisiológicos, bioquímicos y moleculares en respuesta al estrés hídrico (Chaves *et al*., 2003; Obidiegwu *et al*., 2015; Salazar *et al*., 2015). En la respuesta al estrés por déficit hídrico, ABA puede interactuar con diferentes mensajeros secundarios, como ROS, óxido nítrico, Ca^{2+} y proteínas Kinasas (Schroeder y Hagiwara, 1989; Wilkinson y Davies, 2002; Lee *et al*., 2010). Los productos resultantes de la expresión de los genes activados durante el déficit hídrico, incluyen proteínas funcionales en la tolerancia al estrés hídrico, como canales para el movimiento de agua a través de las membranas, enzimas requeridas para la biosíntesis de osmoprotectantes (azúcares, prolina y glicina-betaína), proteínas que pueden proteger macromoléculas y membranas (proteínas LEA, osmotina, proteínas anticongelamiento y chaperonas), proteasas para el recambio proteico (tiol-proteasas, Clp-proteasas y Ubiquitina) y enzimas para la detoxificación (glutatión S-transferasa, epóxido hidrolasa soluble, catalasa, superóxido dismutasa, y ascorbato peroxidasa). Un segundo grupo incluyen las proteínas regulatorias, como kinasas y factores de transcripción (Shinozaki *et al*., 1997). En papa bajo condiciones de estrés hídrico se ha reportado la inducción de factores de transcripción y la expresión de genes que codifican proteínas LEA, chaperonas, kinasas, enzimas antioxidantes, solutos compatibles como prolina y azucares solubles (Vasquez-Robinet *et al.,* 2008; Schafleitner *et al*., 2007a; Schafleitner *et al*., 2007b). La expresión génica en respuesta al déficit hídrico puede ser activada a través de vías de señalización dependientes o independientes de ABA (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

Ajuste osmótico

El ajuste osmótico es un mecanismo que le permite a la planta mantener el estado hídrico en condiciones de estrés hídrico (Farhad *et al*., 2011). Las plantas pueden hacer ajuste osmótico mediante la acumulación de moléculas y/o iones osmóticamente activos como azúcares solubles, prolina, glicina-betaína, ácidos orgánicos, iones de potasio, calcio, etc (Schafleitner *et al*.,2007; Farhad *et al*., 2011; Schafleitner *et al*., 2015). Como resultado de la acumulación de estos solutos en condiciones de déficit hídrico, el potencial osmótico de la planta se reduce modificando el gradiente de Ψh suelo-planta de manera que la planta puede tomar agua manteniendo el turgor a nivel celular (Souza *et al*., 2004; Cattivelli *et al*., 2008; Legay *et al*., 2011). La prolina es un aminoácido no proteico formado en la mayoría de tejidos vegetales sometidos a estrés por déficit hídrico y junto con los azúcares solubles se metaboliza después de la recuperación del estrés (Singh *et al*., 2000; Levy *et al*., 2013). La prolina es un compuesto que además actúa como detoxificador de ROS y como molécula protectora de macromoléculas y estructuras evitando el daño oxidativo (Shao *et al*., 2009). El incremento de prolina también contribuye a la protección de la membrana tilacoidal y previene la pérdida por fotoinhibición de la actividad fotoquímica mediada del PSII al reducir la peroxidación lipídica (Kishor *et al*., 2005). Igualmente se ha encontrado que la prolina puede funcionar como un antioxidante potencial del radical $OH^{\cdot}$ (Evers *et al*., 2010). Se ha encontrado que las plantas de papa hacen ajuste osmótico en respuesta al estrés por déficit hídrico acumulando osmolitos como la prolina y los azúcares solubles (Frike y Pahlich, 1990; Evers *et al*., 2010; Farhad *et al*., 2011; Legay *et al*., 2011; Yang *et al*., 2013). Martinez y Moreno (1992) en dos cultivares de papa bajo déficit hídrico seguido de un tratamiento de recuperación observaron un incremento significativo en el contenido de prolina en uno de los cultivares evaluados, resultando en una menor disminución de la conductancia estomática y de la fotosíntesis neta en este cultivar, permitiéndole recuperarse más rápido y tener una menor disminución del rendimiento con respecto al cultivar que acumuló menos prolina. Mahmud *et*

al., (2015) evaluó cinco cultivares de papa en condiciones de déficit hídrico y encontró en los cultivares tolerantes un mayor índice de estabilidad en las membranas, una mayor actividad de la enzima catalasa (CAT) y una menor disminución del rendimiento asociada a un aumento significativo en la acumulación de prolina y de azúcares solubles.

Literatura citada

- Ahmad, R., Kim, M. D., Back, K.-H., Kim, H.-S., Lee, H.-S., Kwon, S.-Y., … Kwak, S.-S. (2008). Stress-induced expression of choline oxidase in potato plant chloroplasts confers enhanced tolerance to oxidative, salt, and drought stresses. *Plant Cell Reports*, *27*(4), 687-698. https://doi.org/10.1007/s00299-007-0479-4
- Ali, M., Jensen, C., & Mogensen, V. (1998). Early signals in field grown wheat in response to shallow soil drying. *Australian Journal of Plant Physiology*, *25*(8), 871. https://doi.org/10.1071/PP98061
- Alva, A. K. (2008). Water management and water uptake efficiency by potatoes: A review. *Archives of Agronomy and Soil Science*, *54*(1), 53-68. https://doi.org/10.1080/03650340701615822
- Anithakumari, A. M., Nataraja, K. N., Visser, R. G. F., & van der Linden, C. G. (2012). Genetic dissection of drought tolerance and recovery potential by quantitative trait locus mapping of a diploid potato population. *Molecular Breeding*, *30*(3), 1413-1429. https://doi.org/10.1007/s11032-012-9728-5
- Arvin, M. J., & Donnelly, D. J. (2008). Screening potato cultivars and wild species to abiotic stresses using an electrolyte leakage bioassay. *Journal of Agricultural Science and Technology*, *10*(1), 33-42.
- Banik, P., Zeng, W., Tai, H., Bizimungu, B., & Tanino, K. (2016). Effects of drought acclimation on drought stress resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, *126*, 76-89. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.008
- Bartley, G. E. (1995). Plant Carotenoids: Pigments for Photoprotection, Visual Attraction, and Human Health. *THE PLANT CELL ONLINE*, *7*(7), 1027-1038. https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1027
- Basu, P. S., Sharma, A., & Sukumaran, N. P. (1998). Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica*, *35*(1), 13-19. https://doi.org/10.1023/A:1006801311105
- Çakir, R. (2004). Effect of water stress at different development stages on vegetative and reproductive growth of corn. *Field Crops Research*, *89*(1), 1-16. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.01.005
- Campbell, M. D., Campbell, G. S., Kunkel, R., & Papendick, R. I. (1976). A model describing soil-plant-water relations for potatoes. *American Potato Journal*, *53*(12), 431-442. https://doi.org/10.1007/BF02852657
- Carvajal, Y.E., H.E. Jiménez and H.M. Materón, 1998: Incidencia del fenómeno del Niño en la hidroclimatología del valle del río Cauca-Colombia. *B. Inst. Fr. Etud. Andines*, **27**, 743-751
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F.-W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., … Stanca, A. M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, *105*(1-2), 1-14. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.07.004
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, *30*(3), 239. https://doi.org/10.1071/FP02076
- Coleman, W. K. (2008). Evaluation of wild Solanum species for drought resistance. *Environmental and Experimental Botany*, *62*(3), 221-230. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.08.007
- Cornic, G., & Massacci, A. (2006). Leaf Photosynthesis Under Drought Stress. En *Photosynthesis and the Environment* (Vol. 5, pp. 347-366). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/0-306-48135-9_14
- Cruz de Carvalho, M. H. (2008). Drought stress and reactive oxygen species. *Plant Signaling & Behavior*, *3*(3), 156-165. https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5536
- Dalla Costa, L., Delle Vedove, G., Gianquinto, G., Giovanardi, R., & Peressotti, A. (1997). Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: influence of drought stress. *Potato Research*, *40*(1), 19-34. https://doi.org/10.1007/BF02407559
- Dat, J., Vandenabeele, S., Vranov, E., Van Montagu, M., Inz*, D., & Van Breusegem, F. (2000). Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences (CMLS)*, *57*(5), 779-795. https://doi.org/10.1007/s000180050041
- Davies, W. J., & Zhang, J. (1991). Root Signals and the Regulation of Growth and Development of Plants in Drying Soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *42*(1), 55-76. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.000415
- Evers, D., Lefèvre, I., Legay, S., Lamoureux, D., Hausman, J.-F., Rosales, R. O. G., … Schafleitner, R. (2010). Identification of drought-responsive compounds in potato through a combined transcriptomic and targeted metabolite approach. *Journal of Experimental Botany*, *61*(9), 2327-2343. https://doi.org/10.1093/jxb/erq060
- Farhad, Masoudi Sadaghiani; Babak, Abdollahi Mandoulakani; Zardoshti, Mohammad Reza; Hassan, Rasouli-Sadaghiani Mir; Tavakoli, A. (2011). Proline, Soluble Sugars, Photosynthetic Pigments and Antioxidant Enzymes in Potato (*Solanum tuberosum* L.) to Different Irrigation Regimes in Greenhouse Condition. *Australian Journal of Crop Science*, *5*(1), 55-60.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms

and management. *Agronomy for Sustainable Development*, *29*(1), 185-212. https://doi.org/10.1051/agro:2008021

- FAO, 2003a: Strengthening coherence in FAO's initiatives to fight hunger (Item 10). Conference Thirty-second Session, 29 November to 10 December, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, *127*(3), 343-352. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x
- Fricke, W., & Pahlich, E. (1990). The effect of water stress on the vacuole-extravacuole compartmentation of proline in potato cell suspension cultures. *Physiologia Plantarum*, *78*(3). https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1990.tb09051.x
- Gandar, P. W., Tanner, C. B., & Tanner, C. B. (1976). Potato leaf and tuber water potential measurements with a pressure chamber. *American Potato Journal*, *53*(1), 1-14. https://doi.org/10.1007/BF02854086
- Germ, M., Kreft, I., Stibilj, V., & Urbanc-Berčič, O. (2007). Combined effects of selenium and drought on photosynthesis and mitochondrial respiration in potato. *Plant Physiology and Biochemistry*, *45*(2), 162-167. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.01.009
- Havaux, M. (1998). Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science*, *3*(4), 147-151. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01200-X
- Hijmans, R. J. (2003). The effect of climate change on global potato production. *American Journal of Potato Research*, *80*(4), 271-279. https://doi.org/10.1007/BF02855363
- Hirut, B., Shimelis, H., Fentahun, M., Bonierbale, M., Gastelo, M., & Asfaw, A. (2017). Combining ability of highland tropic adapted potato for tuber yield and yield components under drought. *PLOS ONE*, *12*(7), 1-22. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181541
- Hsiao, T. C. (1973). Plant Responses to Water Stress. *Annual Review of Plant Physiology*, *24*(1), 519-570. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.24.060173.002511
- Houghton JT, Y Ding, DJ Griggs, M Noguer, PJ van der Linden, D Xiaosu, K Maskell, and CA Johnson (eds). 2001. Climate Change 2001. The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press, Cambridge, UK
- IDEAM, 2004: Boletín Julio 12 al 16 de 2004. Colombia.
- IPCC, 2007: Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976pp.
- Jaleel, C. A., & Llorente, B. E. (2009). Drought stress in plants : A review on water relations, *6*(1), 20-27.
- Jefferies, R. A. (1995). Physiology of crop response to drought. En *Modelling of Crops Under Conditions Limiting …* (pp. 61-74). https://doi.org/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- JEFFERIES, R. A. (1993). Cultivar responses to water stress in potato: effects of shoot and roots. *New Phytologist*, *123*(3), 491-498. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03761.x
- Jefferies, R. A., & Mackerron, D. K. L. (1989). Radiation interception and growth of irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum*). *Field Crops Research*, *22*(2), 101-112. https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90061-0
- Jia, W., & Zhang, J. (2008). Stomatal movements and long-distance signaling in plants. *Plant Signaling & Behavior*, *3*(10), 772-777. https://doi.org/10.4161/psb.3.10.6294
- JONES, P., & THORNTON, P. (2003). The potential impacts of climate change on maize production in Africa and Latin America in 2055. *Global Environmental Change*, *13*(1), 51-59. https://doi.org/10.1016/S0959-3780(02)00090-0
- Kang, Y., Khan, S., & Ma, X. (2009). Climate change impacts on crop yield, crop water productivity and food security – A review. *Progress in Natural Science*, *19*(12), 1665-1674. https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2009.08.001
- Kishor Kavi, P. B., Sangam, S., Amrutha, R. N., Sri Laxmi, P., Naidu, K. R., Rao, K. R. S. S., … Sreenivasulu, N. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, *88*(3). https://doi.org/http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.471.372&rep=rep1&type=pdf.
- Kopka, J., Provart, N. J., & Muller-Rober, B. (1997). Potato guard cells respond to drying soil by a complex change in the expression of genes related to carbon metabolism and turgor regulation. *The Plant Journal*, *11*(4), 871-882. https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1997.11040871.x
- Lal R. Climate change, soil carbon dynamics, and global food security. In: Lal R, Stewart B, Uphoff N, *et al*., editors. Climate change and global food security. Boca Raton (FL): CRC Press; 2005. p. 113–43.
- Lahlou, O., Ouattar, S., & Ledent, J.-F. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie*, *23*(3), 257-268. https://doi.org/10.1051/agro:2002089
- Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, *25*(2), 275-294. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
- Lee, S. C., Lan, W., Buchanan, B. B., & Luan, S. (2009). A protein kinase-phosphatase pair interacts with an ion channel to regulate ABA signaling in plant guard cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(50), 21419-21424. https://doi.org/10.1073/pnas.0910601106
- Legay, S., Lefèvre, I., Lamoureux, D., Barreda, C., Luz, R. T., Gutierrez, R., … Schafleitner, R. (2011). Carbohydrate metabolism and cell protection mechanisms differentiate drought tolerance and sensitivity in advanced potato clones (*Solanum tuberosum* L.). *Functional & Integrative Genomics*, *11*(2), 275-291. https://doi.org/10.1007/s10142-010-

0206-z

- Levy, D. (1983). Water deficit enhancement of proline and alpha-amino nitrogen accumulation in potato plants and its association with susceptibility to drought. *Physiologia Plantarum*, *57*(1), 169-173. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1983.tb00749.x
- Lima, A. L. S., DaMatta, F. M., Pinheiro, H. A., Totola, M. R., & Loureiro, M. E. (2002). Photochemical responses and oxidative stress in two clones of Coffea canephora under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany*, *47*(3), 239-247. https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00130-7
- Lisar, S. Y., Motafakkerazad, R., M., M., & M. Rahm, I. M. (2012). Water Stress in Plants: Causes, Effects and Responses. En *Water Stress*. InTech. https://doi.org/10.5772/39363
- Liu, F., Jensen, C. R., Shahanzari, A., Andersen, M. N., & Jacobsen, S.-E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*, *168*(3), 831-836. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.10.016
- MacKerron, D. K. L., & Jefferies, R. A. (1986). The influence of early soil moisture stress on tuber numbers in potato. *Potato Research*, *29*(3), 299-312. https://doi.org/10.1007/BF02359959
- Mahmud, A.-. (2014). Plant Canopy, Tuber Yield and Growth Analysis of Potato under Moderate and Severe Drought Condition. *Journal of Plant Sciences (Science Publishing Group)*, *2*(5), 201-208. https://doi.org/10.11648/j.jps.20140205.18
- Mahmud, A. Al, Hossain, M., Kadian, M. S., & Hoque, M. A. (2015). Physiological and biochemical changes in potato under water stress condition. *Indian Journal of Plant Physiology*, *20*(4), 297-303. https://doi.org/10.1007/s40502-015-0173-4
- Mane, S. P., Robinet, C. V., Ulanov, A., Schafleitner, R., Tincopa, L., Gaudin, A., … Grene, R. (2008). Molecular and physiological adaptation to prolonged drought stress in the leaves of two Andean potato genotypes. *Functional Plant Biology*, *35*(8), 669. https://doi.org/10.1071/FP07293
- Martinez, C., & Moreno, U. (1992). Expresiones fisiologicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estres hidrico en condiciones de campo. *Bras. Fisiol. Veg*, *4*(1), 33-38. Recuperado a partir de http://www.cnpdia.embrapa.br/rbfv/pdfs/v4n1p33.pdf
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *TRENDS in Plant Science*, *7*(9), 405-410. https://doi.org/10.1016/B978-044482650-3/50031-6
- Mizina, S.V., J.B. Smith, E. Gossen, K.F. Spiecker and S.L. Witkowski, 1999: An evaluation of adaptation options for climate change impacts on agriculture in Kazakhstan. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **4**, 25-41.
- Mohammadkhani, N., & Reza Heidari. (2007). Effects of Water Stress on Respiration, Photosynthetic Pigments and Water Content in Two Maize Cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, *10*(22), 4022-4028. https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.4022.4028
- Moorby, J., Rana Munns, A. A., & Walcott, J. A. (1975). Effect of Water Deficit on Photosynthesis and Tuber Metabolism in Potatoes ucrose and its. *J. Plant Physiol*, *2*(Moorby 1968), 323-33.
- Moreno F, L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico . Una revisión Plant responses to water deficit stress . A review. *Agronomía Colombiana*, *27*(2), 179-191.
- Muthoni, J., & Kabira, J. N. (2016). Potato Production under Drought Conditions: Identification of Adaptive Traits. *International Journal of Horticulture*, *6*(12), 1-9. https://doi.org/10.5376/ijh.2016.06.0012
- Nordenkampf Bolhar, H. R., Long, S. P., Baker, N. R., Oquist, G., Schreiber, U., & Lechner, E. G. (1989). Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation. *Functional Ecology*, *3*(4), 497. https://doi.org/10.2307/2389624
- Obidiegwu, J. E. (2015). Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*, *6*(July), 1-23. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542
- Opena, G. B., & Porter, G. A. (1999). Soil Management and Supplemental Irrigation Effects on Potato: II. Root Growth. *Agronomy Journal*, *91*(3), 426. https://doi.org/10.2134/agronj1999.00021962009100030011x
- Poveda, G.J., C.C. Rave and R. Mantilla, 2001: Tendencias en la distribución de probabilidades de lluvias y caudales en Antioquia (Colombia). *Meteorol. Colombiana*, **3**, 53-60.
- Pino, M.T. 2016. Estrés hídrico y térmico en papas, avances y protocolos. Santiago, Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Boletín INIA Nº 331. 148p.
- Ramírez, D. A., Rolando, J. L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V., & Quiroz, R. (2015). Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. *Plant Science*, *238*, 26-32. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.016
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Gutiérrez, R., Mares, V., De Mendiburu, F., Posadas, A., & Quiroz, R. (2014). Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Scientia Horticulturae*, *168*, 202-209. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.036
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Rens, L. R., Rolando, J. L., Palacios, S., De Mendiburu, F., … Quiroz, R. (2016). Defining biological thresholds associated to plant water status for monitoring water restriction effects: Stomatal conductance and photosynthesis recovery as key indicators in potato. *Agricultural Water Management*, *177*, 369-378. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.028

- Ramirez, E., B. Francou, P. Ribstein, M. Descloitres, R. Guerin, J. Mendoza, R. Gallaire, B. Pouyaud and E. Jordan, 2001: Small glaciers disappearing in the tropical Andes: a case-study in Bolivia – Glaciar Chacaltaya (16°S). *J. Glaciol.*, **47**, 187 194.
- Ranalli, P., Candilo, M. di, & Bagatta, M. (1997). Drought tolerance screening for potato improvement. *Plant Breeding*, *116*(3), 290-292. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1997.tb00999.x
- Reilly, J.M. and D. Schimmelpfennig (1999): Agricultural impact assessment, vulnerability, and the scope for adaptation. *Climatic Change*, 43(4): 745-788(http://dx.doi.org/10.1023/A:1005553518621)
- Rolando, J. L., Ramírez, D. A., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, *110*, 27-35. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.006
- Rudack, K., Seddig, S., Sprenger, H., Köhl, K., Uptmoor, R., & Ordon, F. (2017). Drought stress-induced changes in starch yield and physiological traits in potato. *Journal of Agronomy and Crop Science*, (May), 1-12. https://doi.org/10.1111/jac.12224
- Salazar, C., Hernandez, C., & Pino, M. T. (2015). Plant water stress: Associations between ethylene and abscisic acid response. *Chilean journal of agricultural research*, *75*(August), 71-79. https://doi.org/10.4067/S0718-58392015000300008
- Sarvestani Tahmasebi, Pirdashti, H., Modarres Sanavy, S. A. M., & Balouchi, H. (2008). Study of Water Stress Effects in Different Growth Stages on Yield and Yield Components of Different Rice (Oryza sativa L.) Cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, *11*(10), 1303-1309. https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.1303.1309
- Segunda Comunicación Nacional de Cambio Climático de Colombia, 2010. En: http://www.minambiente.gov.co/images/cambioclimatico/pdf/Segunda_comunicacion/2._2%C2%AA_Comunicaci%C3%B3n_Resumen_Ejecutivo.pdf
- Schafleitner, R., Gaudin, A., Gutierrez Rosales, R. O., Alvarado Aliaga, C. A., & Bonierbale, M. (2007). Proline accumulation and real time PCR expression analysis of genes encoding enzymes of proline metabolism in relation to drought tolerance in Andean potato. *Acta Physiologiae Plantarum*, *29*(1), 19-26. https://doi.org/10.1007/s11738-006-0003-4
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Espino, R., Gaudin, A., Pérez, J., Martínez, M., … Bonierbale, M. (2007). Field Screening for Variation of Drought Tolerance in *Solanum tuberosum* L. by Agronomical, Physiological and Genetic Analysis. *Potato Research*, *50*(1), 71-85. https://doi.org/10.1007/s11540-007-9030-9
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Legay, S., Evers, D., & Bonierbale, M. (2015). Drought stress tolerance traits of potato. *International Society for Tropical Root Crops (ISTRC)*, *15th Trien*(March 2015), 1-5.
- Schafleitner, R., Gutierrez Rosales, R. O., Gaudin, A., Alvarado Aliaga, C. A., Martinez, G. N., Tincopa Marca, L. R., … Bonierbale, M. (2007). Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *45*(9), 673-690. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.06.003
- Schroeder, J. I., & Hagiwara, S. (1989). Cytosolic calcium regulates ion channels in the plasma membrane of Vicia faba guard cells. *Nature*, *338*(6214), 427-430. https://doi.org/10.1038/338427a0
- Shao, H.-B., Chu, L.-Y., Jaleel, C. A., Manivannan, P., Panneerselvam, R., & Shao, M.-A. (2009). Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants – biotechnologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe. *Critical Reviews in Biotechnology*, *29*(2), 131-151. https://doi.org/10.1080/07388550902869792
- Shao, H.-B., Li-Ye, C., Ming-An, S., Shi-Qing, L., & Ji-Cheng, Y. (2008). Bioengineering plant resistance to abiotic stresses by the global calcium signal system. *Biotechnology Advances*, *26*(6), 503-510. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.04.004
- Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C. X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus - Biologies*, *331*(3), 215-225. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.01.002
- Sharma, P., Jha, A. B., Dubey, R. S., & Pessarakli, M. (2012). Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, *2012*, 1-26. https://doi.org/10.1155/2012/217037
- Shi, S., Fan, M., Iwama, K., Li, F., Zhang, Z., & Jia, L. (2015). Physiological basis of drought tolerance in potato grown under long-term water deficiency. *International Journal of Plant Production*, *9*(2), 305-320.
- Shinozaki, K. (2000). Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology*, *3*(3), 217-223. https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00067-4
- Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (1997). Gene Expression and Signal Transduction in Water-Stress Response. *Plant Physiology*, *115*(2), 327-334. https://doi.org/10.1104/pp.115.2.327
- SINGH, D. K., SALE, P. W. G., PALLAGHY, C. K., & SINGH, V. (2000). Role of proline and leaf expansion rate in the recovery of stressed white clover leaves with increased phosphorus concentration. *New Phytologist*, *146*(2), 261-269. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00643.x
- Smit, B. and M.W. Skinner, 2002: Adaptation options in agriculture to climate change: a typology. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **7**, 85-114.
- Souza, R. P., Machado, E. C., Silva, J. A. B., Lagôa, A. M. M. A., & Silveira, J. A. G. (2004). Photosynthetic gas

exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (Vigna unguiculata) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*, *51*(1), 45-56. https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00059-5

- Stiller, I., Dulai, S., Kondrák, M., Tarnai, R., Szabó, L., Toldi, O., & Bánfalvi, Z. (2007). Effects of drought on water content and photosynthetic parameters in potato plants expressing the trehalose-6-phosphate synthase gene of Saccharomyces cerevisiae. *Planta*, *227*(2), 299-308. https://doi.org/10.1007/s00425-007-0617-9
- Teixeira, J., & Pereira, S. (2007). High salinity and drought act on an organ-dependent manner on potato glutamine synthetase expression and accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, *60*(1), 121-126. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.09.003
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie*, *23*(2), 181-190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Tourneux, C., & Peltier, G. (1995). Effect of water deficit on photosynthetic oxygen exchange measured using 18O2 and mass spectrometry in *Solanum tuberosum* L. leaf discs. *Planta*, *195*(4), 570-577. https://doi.org/10.1007/BF00195717
- Ueda, Y., Uehara, N., Sasaki, H., Kobayashi, K., & Yamakawa, T. (2013). Impacts of acute ozone stress on superoxide dismutase (SOD) expression and reactive oxygen species (ROS) formation in rice leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, *70*, 396-402. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.06.009
- van Loon, C. D. (1981). The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *American Potato Journal*, *58*(1), 51-69. https://doi.org/10.1007/BF02855380
- Vasquez-Robinet, C., Mane, S. P., Ulanov, A. V., Watkinson, J. I., Stromberg, V. K., De Koeyer, D., … Grene, R. (2008). Physiological and molecular adaptations to drought in Andean potato genotypes. *Journal of Experimental Botany*, *59*(8), 2109-2123. https://doi.org/10.1093/jxb/ern073
- VOS, J., & GROENWOLD, J. (1988). Water Relations of Potato Leaves, I. Diurnal Changes, Gradients in the Canopy, and Effects of Leaf-insertion Number, Cultivar and Drought. *Annals of Botany*, *62*(4), 363-371. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087668
- Vuille, M., Bradley, R. S., Werner, M., & Keimig, F. (2003). 20TH CENTURY CLIMATE CHANGE IN THE TROPICAL ANDES: OBSERVATIONSAND MODEL RESULTS. *Climatic Change*, *59*(1/2), 75-99. https://doi.org/10.1023/A:1024406427519
- Weisz, R., Kaminski, J., & Smilowitz, Z. (1994). Water deficit effects on potato leaf growth and transpiration: Utilizing fraction extractable soil water for comparison with other crops. *American Potato Journal*, *71*(12), 829-840. https://doi.org/10.1007/BF02849378
- VAN DER MESCHT, A. JA De Ronde 1 and FT Rossouw (1998). Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato. *South African Journal of Science*, 1, vol. 94.
- Vásquez, O.C., 2004: *El Fenómeno El Niño en Perú y Bolivia: Experiencias en Participación Local*. Memoria del Encuentro Binacional Experiencias de prevención de desastres y manejo de emergencias ante el Fenómeno El Niño, Chiclayo, Peru. ITDG, 209 pp.
- Wilkinson, S., & Davies, W. J. (2002). ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment*, *25*(2), 195-210. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00824.x
- Waylen, P.R. and G. Poveda. 2002. El Niño-Southern Oscillation and aspects of western South America hydro-climatology. *Hydrol. Process.*, **16**, 1247-1260
- Xiao, X., Xu, X., & Yang, F. (2008). Adaptive responses to progressive drought stress in two Populus cathayana populations. *Silva Fennica*, *42*(5), 705-719.
- Yactayo, W., Ramírez, D. A., Gutiérrez, R., Mares, V., Posadas, A., & Quiroz, R. (2013). Effect of partial root-zone drying irrigation timing on potato tuber yield and water use efficiency. *Agricultural Water Management*, *123*, 65-70. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2013.03.009
- Yang, J., Zhang, N., Ma, C., Qu, Y., Si, H., & Wang, D. (2013). Prediction and verification of microRNAs related to proline accumulation under drought stress in potato. *Computational Biology and Chemistry*, *46*, 48-54. https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2013.04.006
- Yuan, B.-Z., Nishiyama, S., & Kang, Y. (2003). Effects of different irrigation regimes on the growth and yield of drip-irrigated potato. *Agricultural Water Management*, *63*(3), 153-167. https://doi.org/10.1016/S0378-3774(03)00174-4
- Zhang, C. L. and J. (1998). Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, *25*, 883-892. https://doi.org/10.1071/PP97167
- Zrůst, J., Vacek, K., Hála, J., Janáčková, I., Adamec, F., Ambrož, M., … Vacha, M. (1994). Influence of water stress on photosynthesis and variable chlorophyll fluorescence of potato leaves. *Biologia Plantarum*, *36*(2), 209-214. https://doi.org/10.1007/BF02921088

1. Capítulo

Respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Criolla Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación

Resumen

El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto del déficit hídrico sobre parámetros fisiológicos y rendimiento en plantas de papa criolla (*S. tuberosum* grupo Phureja) variedad Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y a recuperación. Plantas de la variedad Colombia en inicio de tuberización fueron sometidas a riego a capacidad de matera (WW) y a déficit hídrico por suspensión del riego durante 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días (WD), después de lo cual fueron recuperadas (WD-R). Los resultados mostraron en las plantas WD a partir de los 5 días la disminución en el contenido volumétrico de agua en el suelo (60% - 84%) lo que causó una disminución significativa en el contenido relativo de agua, el potencial hídrico foliar, la conductancia estomática y la acumulación de masa seca. La eficiencia cuántica del fotosistema II durante el periodo de déficit hídrico presentó valores superiores al 80% respecto a las plantas regadas. El contenido de clorofilas aumentó desde los 5 ddt debido a la disminución en el crecimiento, mientras que los carotenoides mostraron un leve incremento. El contenido de malondialdehido, la perdida de electrolitos y el contenido de prolina aumentaron gradualmente durante el periodo de déficit hídrico. En el rendimiento se observó una disminución desde el 11% (5ddt) hasta el 85% (32 ddt). A los 4 días de recuperación la mayoría de las variables alcanzaron los valores de las plantas WW lo que indica una alta capacidad de recuperación de las plantas. Los resultados sugieren la presencia de una limitación estomática de las fotosíntesis así como el desarrollo temprano de mecanismos para contender con el estrés hídrico como el ajuste osmótico y la protección de macromoléculas y estructuras para mantener la funcionalidad del aparato fotosintético.

Palabras clave

Estrés por sequía, recuperación, potencial hídrico, malondialdehido, eficiencia del fotosistema II, clorofilas, prolina.

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el cuarto cultivo en área sembrada a nivel mundial con una producción anual que supera las 380 millones de toneladas métricas producidas en una superficie de 19 millones de hectáreas y es considerado por la FAO indispensable para la seguridad alimentaria (Devaux *et al*., 2014; FAO, 2017). En las últimas décadas la producción de papa se ha visto disminuida por el aumento en la frecuencia de diferentes estreses abióticos como resultado del cambio climático (Pino *et al*., 2016). El aumento en la temperatura por el efecto invernadero ha modificado los patrones de precipitación a nivel mundial causando déficit hídrico lo que limita la producción de diferentes cultivos entre ellos la papa (Singh *et al*., 2013; Pino *et al*., 2016). En Colombia para el año

2013, 130.000 hectáreas de papa fueron afectadas por la sequía y las altas temperaturas, causando pérdidas del 50% (Pino *et al*., 2016). La papa es considerada un cultivo susceptible al estrés hídrico debido a que su rendimiento se disminuye de manera significativa aún en respuesta a periodos cortos de déficit hídrico (Miller y Martin, 1986; Ramírez *et al*., 2016). La susceptibilidad de este cultivo al déficit hídrico se debe principalmente a que presenta un sistema radical poco profundo que limita la absorción de agua y a su baja capacidad de recuperación después del estrés hídrico (Van Loon, 1981; Weisz *et al*., 1994; Muthoni y Kabira, 2016).

En papa el estrés hídrico causa modificaciones a nivel fisiológico y bioquímico que alteran el crecimiento y por ende el rendimiento (Mane *et al*., 2008; Ramírez *et al*., 2016). Se ha encontrado que en plantas de papa la raíz censa el déficit hídrico y aumenta el contenido de la hormona ácido abscísico (ABA) que señaliza en la parte aérea el cierre estomático (Liu *et al*., 2005). En un estrés leve a moderado la principal limitante de la fotosíntesis es la estomática debido al aumento de la resistencia a la difusión de CO_2 al sitio de carboxilación por el cierre estomático inducido por ABA (Liu *et al*., 2005; Topbjerg *et al*., 2014). En un estrés severo el cierre prolongado de los estomas causa un desbalance entre las dos fases de la fotosíntesis que ocasiona sobre-reducción de la cadena de transporte de electrones aumentando la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) que dañan el aparato fotosintético y producen fotoinhibición (Basu *et al*., 1998; Carvalho, 2008; Li *et al*., 2015; Shi *et al*., 2015). En papa también se ha reportado en estrés hídrico una disminución en el contenido de clorofilas (Anithakumari *et al*. 2012), aunque para algunas variedades se ha observado un aumento debido a la disminución del crecimiento (Rolando *et al*., 2014). Las ROS pueden dañar macromoléculas como proteínas, ácidos nucleicos y lípidos de membrana e incluso causar la muerte celular (Pilon *et al*., 2014). Uno de los principales blancos de las ROS son las membranas donde la peroxidación lipídica causa un incremento en la permeabilidad afectando el metabolismo celular (Cheng *et al*., 2013; Li *et al*., 2015; Shi *et al*., 2015).

Se han descrito diferentes mecanismos de respuesta en las plantas ante el estrés hídrico (Anithakumari *et al*., 2011). Una de las primeras respuestas es el ajuste osmótico que le permite a la planta modificar el gradiente de potencial hídrico con el suelo y de esta manera absorber agua (Khalil y Grace 1992; Singh *et al*., 2000). En papa se ha reportado el incremento de la prolina y de los azucares solubles que actúan como osmolitos compatibles haciendo ajuste osmótico y protegiendo macromoléculas y estructuras (Martinez y Moreno, 1992; Schafleitner *et al*., 2007b; Mane *et al*., 2008; Farhad *et al*., 2011). La prolina además actúa como antioxidante no enzimático y como una fuente de N y una reserva de carbono que puede ser utilizada durante la recuperación del estrés (Singh *et al*., 2000; Mane *et al*., 2008; Levy *et al*., 2013). Igualmente como mecanismo de defensa contra las ROS en papa se ha reportado el aumento de enzimas antioxidantes como SOD, APX y CAT (Mane *et al*., 2008; Cheng *et al*., 2013). También se ha reportado el aumento de antioxidantes no enzimáticos como los carotenoides, que además protegen el aparato fotosintético de la sobre-reducción disipando la energía en forma de calor (Gallé *et al*., 2007; Pilon *et al*., 2014). El desarrollo de estos mecanismos de defensa disminuye los efectos del estrés hídrico y contribuye a minimizar las pérdidas en rendimiento (Muthoni y Kabira, 2016). Sin embargo en papa se ha encontrado que los efectos del estrés hídrico, así como la capacidad de recuperación dependen de la variedad, del estado fenológico en que se presente el estrés y de la duración y severidad de éste (Jefferies, 1995; Watkinson *et al*., 2006; Ramírez *et al*., 2016). El nivel de tolerancia en papa se puede determinar con base en el

rendimiento (Tourneux *et al*., 2003; Cabello *et al*., 2013). En plantas del grupo *tuberosum* L. variedad Única sometidas a una restricción hídrica leve en etapas tempranas de crecimiento, se presentó una disminución en el rendimiento del 50%, mientras que en una restricción hídrica severa la disminución se incrementó a 90% (Ramírez *et al*., 2016). En plantas de la variedad Origo del grupo *tuberosum* L. un estrés moderado causó una disminución del rendimiento del 38% (Dalla Costa *et al*., 1997). De otro lado en variedades de *S. tuberosum* L. tolerantes al déficit hídrico como Sullu y SA2563 un estrés moderado causó disminuciones en el rendimiento de 27.1% y 32.3%, respectivamente, mientras que en variedades sensibles como Perricholi, Puca Pishgush y Ceeecorani la disminción fue del 44%, 59% y 75% respectivamente (Cabello *et al*., 2012).

La papa criolla de nombre científico *Solanum tuberosum* grupo Phureja (Huaman y Spoorner, 2002) es una planta diploide que se cultiva ampliamente en los Andes desde el oeste de Venezuela hasta el centro de Bolivia, con un centro de diversidad al sur de Colombia y al norte de Ecuador (Estrada, 1996; Ghislain *et al*., 2006). Colombia es considerado el mayor productor, consumidor y exportador de papa criolla (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural., 2009; Rodríguez *et al*., 2009). Por las características organolépticas y nutricionales del tubérculo este cultivo tiene gran ventaja competitiva debido a la aceptación por los consumidores (Peña *et al*., 2015). La variedad más cultivada en Colombia es *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia la cual se siembra en zonas con poco acceso a riego por lo que frecuentemente se ve sometida a estrés hídrico presentándose disminución en el rendimiento (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural., 2009).

En los genotipos diploides se han realizado pocos estudios sobre los efectos del estrés hídrico a nivel a fisiológico así como de las respuestas de la planta para contender con el estrés, sin embargo se ha encontrado que estos muestran un comportamiento semejante a los genotipos tetraploides (Tourneux *et al*., 2003a; Tourneux *et al*., 2003b; Coleman, 2008; Cabello *et al*., 2012; Anithakumari, 2012). Tampoco se han realizado estudios relacionados con el nivel de reducción del rendimiento de acuerdo a la duración o severidad del estrés. Determinar respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Criolla Colombia sometidas a diferentes periodos de déficit hídrico y recuperación

Materiales y métodos

Material vegetal y diseño experimental

La investigación se llevó a cabo durante el año 2016 en condiciones de invernadero en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia, a 2600 metros sobre el nivel del mar (msnm). Los tubérculos de *S. tuberosum* grupo Phureja, variedad Colombia se sembraron en bolsas plásticas con 7 kg de suelo. Cada planta fue fertilizada con 20 g de Abocol® 10-20-20 (N-P-K). Las plantas fueron regadas todos los días manteniendo un contenido volumétrico de agua (CVAS) óptimo para el crecimiento y desarrollo de las plantas de 30% (Banik *et al*., 2016). La temperatura y la humedad relativa fueron registradas con una estación climática (EL-USB-2, China). Con base en los registros de temperatura y humedad relativa se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) de acuerdo con el método propuesto por Allen *et al*., (1998).

Las plantas fueron sometidas a dos tratamientos de suministro hídrico en el inicio de la tuberización, déficit por suspensión de riego (WD) a los 48 días después de siembra y riego continuo (WW), manteniendo un CVAS del 30%. Los periodos de déficit hídrico fueron aplicados por 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días. Después de cada periodo de estrés se inició el riego para su recuperación (WD-R).

Se utilizó un diseño completamente al azar (DCA) con tres repeticiones y una unidad experimental de cuatro plantas. Las mediciones se hicieron a los 5 días de tratamiento (ddt),8 ddt, 11 ddt, 14 ddt, 17 ddt, 20 ddt, 23 ddt, 23 ddt, 26 ddt, 29 ddt, 32 ddt para cada periodo de déficit hídrico y después de 4 días de recuperación(WD-R).

Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar

EL CVAS fue medido a las 6.00 h con un reflectómetro de dominio en el tiempo (FIELDSCOUT - TDR 300, Soil Moisture Equipment Corp., USA) a 20 cm de profundidad en el suelo. El contenido relativo de agua (CRA) fue medido de acuerdo a Anithakumari *et al*. (2012) usando la siguiente ecuación:

$$\text{CRA}\ (\%) = \frac{\text{FW} - \text{DW}}{\text{TW} - \text{DW}} \text{X}100$$

Donde FW = peso fresco de la hoja, TW = peso hidratado de la hoja y DW = peso seco de la hoja.

El potencial hídrico foliar (Ψh) fue medido al amanecer (3.30 h – 5.00 h) en hojas completamente expandidas del tercio superior de la planta, en seis plantas por tratamiento. El Ψh fue medido con una cámara de presión Scholander (PMS Model 615, CA, USA).

Conductancia estomática

La conductancia estomática (gs) fue medida con un porómetro (SC-1, Decagon Device, USA). Las mediciones fueron realizadas sobre el foliolo terminal en dos hojas del tercio superior en seis plantas por tratamiento, entre las 9.00 h y 11.30 h.

Eficiencia cuántica del fotosistema II

Las mediciones de la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) se realizaron en condiciones de oscuridad y las moléculas de clorofila fueron excitadas por 0,8 s con 1500 μmol m^{-2} s^{-1} usando luz actínica con un Junior-PAM de fluorescencia modulada (Walz®, GmbH Effeltrich, Alemania). Las mediciones se realizaron sobre el foliolo terminal en dos hojas completamente expandidas del tercio superior de la planta en seis plantas por tratamiento.

Contenido de clorofilas y carotenoides

El contenido relativo de clorofilas se determinó con un medidor portátil de clorofilas (Konica Minolta SPAD-502 plus, Japón), sobre el foliolo terminal en dos hojas del tercio superior en seis plantas por tratamiento. Se tomaron cinco mediciones por hoja. Los carotenoides fueron extraídos con acetona

al 80% y la absorbancia fue leída a 470 nm en un espectrofotómetro y su contenido se expresó como miligramo por gramo de tejido fresco (mg g^{-1} PF) (Lichtenthaler, 1987). Se tomaron muestras de tejido foliar de seis plantas por tratamiento con sus respectivos triplicados técnicos.

Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido

La estabilidad de membranas se determinó a partir de la medición de la pérdida de electrolitos (PE), siguiendo el método propuesto por Valentovic *et al*., (2006) con algunas modificaciones. Se midió sobre el foliolo terminal de dos hojas completamente expandidas del tercio superior de seis plantas por tratamiento. Se tomaron diez discos de hoja de 2.5 mm de diámetro y se colocaron en un tubo falcón con 10 mL de agua desionizada. La conductividad eléctrica (CE) fue registrada con un conductimetro (HI 9835 Hanna® - ICT, SL) a las seis horas de incubación (CE1), luego las muestras se calentaron en baño de maría a 95°C durante 20 min y al alcanzar temperatura ambiente se midió de nuevo la CE (CE2). La PE se definió con base en la ecuación: PE(%)= (CE1/CE2)x100. El contenido de malondialdehido (MDA) se determinó según la metodología propuesta por Wang *et al*., (2013) sobre muestras de tejido foliar en seis plantas por tratamiento con sus respectivos triplicados técnicos. Hojas del tercio superior fueron maceradas con nitrógeno líquido y almacenadas a -80 °C hasta el momento de la determinación. 500 mg de tejido foliar fueron mezclados con 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) (10% p/v), posteriormente se centrifugó a 4951 g a 10 °C por 30 minutos. A 1 mL de sobrenadante se le adicionaron 4 mL de ácido tiobarbiturico (TBA) (0,5% p/v, TCA al 10% v/v). La mezcla se calentó a 95 °C por 30 min y se enfrió con agua hielo, centrifugando nuevamente a 5000 rpm por 15 min para obtener el sobrenadante. La absorbancia se determinó a 450 nm, 532 nm y 600 nm en un espectrofotómetro, usando como blanco TCA (10% p/v). El contenido de MDA se calculó mediante la fórmula:

$$\text{cMDA}\ (\mu\text{mol mL} - 1\ ) = 6{,}45 \text{ x } (\text{A532} - \text{A600}) - \ 0{,}56 \text{ x A450}$$

Donde A450, A532 y A600 son las absorbancias a 450, 532 y 600 nm, se expresa como micromolas por gramo de tejido fresco (µmol g^{-1} PF).

Contenido de prolina y proteína total

El contenido de prolina se determinó usando el método descrito por Bates *et al*., (1973), con modificaciones en seis plantas por tratamiento.. Hojas del tercio superior fueron maceradas con nitrógeno líquido y almacenadas a -80°C hasta el momento de la determinación. 400 mg de tejido foliar se mezclaron durante media hora con 5 mL de ácido sulfosalicílico (3% p/v), luego se centrifugó a 4951 g a 10 °C por 30 min. Se tomó 1 mL de sobrenadante y se mezcló con 1 mL de ninhidrina (0,1 N) y 1 mL de ácido acético glacial, se agitó por 20 s y se incubó durante una hora a 97°C. La reacción se detuvo colocando las muestras en agua-hielo. Se agregaron a la mezcla de reacción 3 mL de tolueno, agitando fuertemente por 30 s y dejando en reposo en oscuridad por 30 min. La absorbancia se leyó en un espectrofotómetro a 520 nm. El contenido de prolina se expresó como microgramo por miligramo de peso fresco (µg mg^{-1} PF). El contenido total de proteína se determinó de acuerdo al método propuesto por Bradford (1976). El tejido foliar fue macerado con nitrógeno líquido y almacenado a -80°C hasta el momento de determinación. Se tomaron 200 mg de tejido foliar y se homogenizaron con 5 mL de buffer fosfato de potasio (100 mM, Ph 7,5). El homogenizado se incubó

por 1 h en agitación constante y luego se centrifugó a 4951 g a 4 °C por 30 min. Se tomaron 100 µl de sobrenadante y se adicionaron 900 µl de reactivo Bradford. Posteriormente se midió la absorbancia a 590 nm y 450 nm en un espectrofotómetro. El contenido de proteína se expresó como mg de proteína por gramo de peso fresco (mg g^{-1} PF).

Acumulación y distribución de masa seca

Se determinó la masa seca (MS) de la raíz (MSr), tallo (MSt), hojas (MDh) botones florales (MSb) y tubérculos (MSt) al final del periodo de estrés para cada tratamiento de seis plantas por tratamiento. Para la obtención de la masa seca el material vegetal se colocó en una incubadora (Termolvne®, USA) a 60 °C hasta obtener peso seco constante.

Rendimiento

Se determinó el peso fresco (PF) de los tubérculos por planta al final del ciclo del cultivo en seis plantas por tratamiento. Posteriormente, se determinó la disminución del rendimiento en las plantas sometidas a déficit hídrico (WD) como porcentaje con respecto a las plantas bien regadas (WW) para cada tratamiento.

Análisis de datos

El efecto de los tratamientos sobre las variables fue evaluado a través de un ANOVA con medidas repetidas en el tiempo a partir del procedimiento PROC MIXED del software SAS 9.4 (Littell *et al*., 1998). Las medias fueron analizadas con la prueba de rango múltiple de Tukey ($p \leq 0,05$) para medidas repetidas. Previamente se revisaron los supuestos de normalidad de residuos y se probaron diferentes estructuras para la matriz del error, seleccionando finalmente (por criterio BIC) la estructura autorregresiva de primer orden AR(1) (Harold Lindman, 1992).

Resultados y discusión

Parámetros climáticos

Durante los 36 días de evaluación se registró una temperatura mínima de 9.7 ± 1.4 ˚C y máxima de 29.1 ± 1.8˚C, con una humedad relativa entre 37.4 ± 5.4 % y 86.9 ± 4.4 %. La temperatura promedio fue de 19.4°C y la humedad relativa promedio de 62.2%. El déficit de presión de vapor (DPV) durante el periodo de evaluación, a excepción del día 29 de tratamiento, presentó valores superiores a 1 kPa. Los valores máximos fueron de 1.6 kPa y los mínimos de 0.9 kPa (Fig.1). Un DPV superior a 1 kPa, indica que hay un gradiente de déficit de presión de vapor alto entre la hoja y el aire, lo que le permite a las plantas mantener la transpiración.

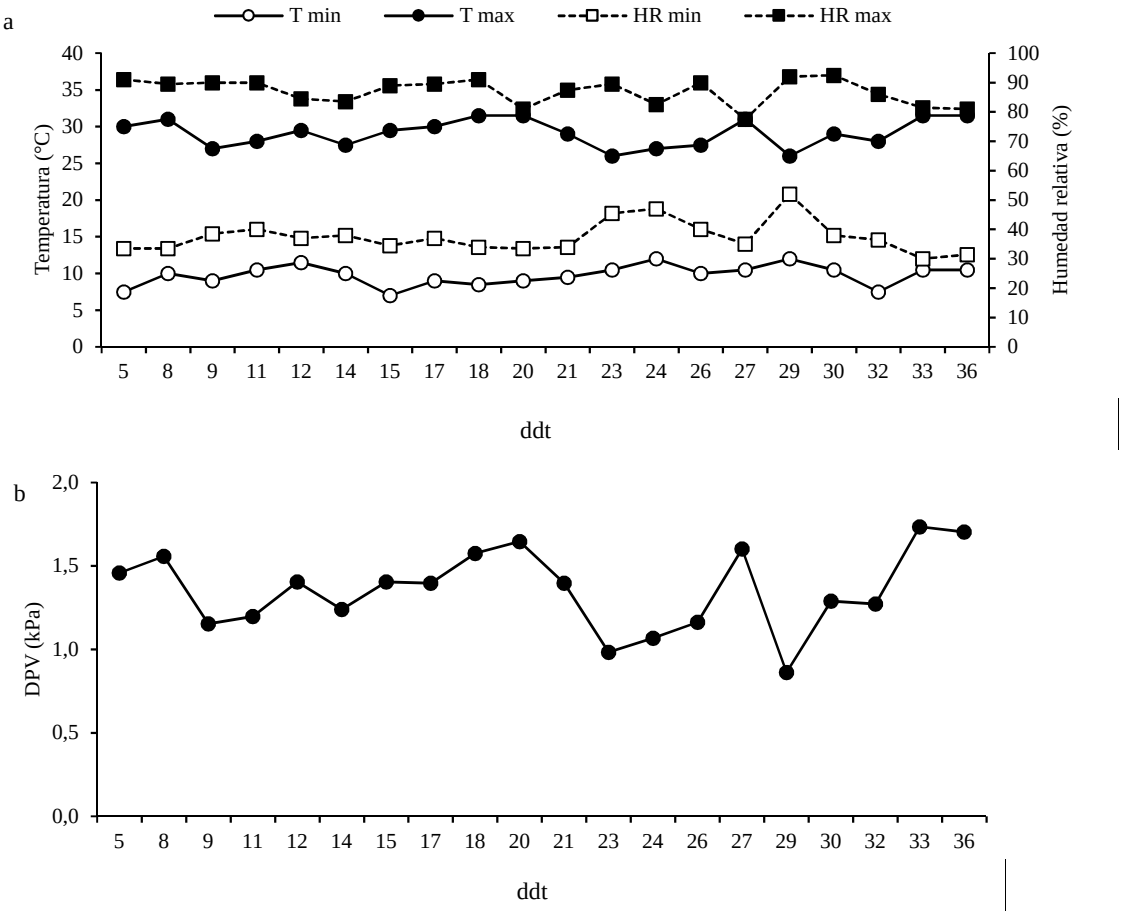


Figura 1. Parámetros climáticos en el invernadero durante el periodo de déficit hidrico en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) fueron sometidas a déficit hídrico y recuperación a). Temperatura mínima (T min) y máxima (T max) en grados centígrados (°C), y humedad relativa mínima (HR min) y máxima (HR max) en porcentaje (%). b). Déficit de presión de vapor (DPV) en kilopascales (kPa). Días de tratamiento (ddt).

Contenido de agua en el suelo

El CVAS se mantuvo cerca al 30% en las plantas WW durante todo el ciclo de cultivo. En las plantas WD a los 5 ddt el CVAS disminuyó significativamente al 12% después de lo cual se observó un descenso gradual hasta alcanzar un CVAS del 4.6% a los 32 ddt (Fig. 2). Después de 4 ddr todas las plantas alcanzaron un CVAS del 30% (datos no mostrados). Los valores observados aquí para las plantas WW son similares a los reportados por diferentes autores para plantas bien regadas en condiciones semicontroladas (Banik *et al*., 2016). Para las plantas WD se observó una alta disminución del CVAS en un periodo corto de tiempo (5ddt) con una reducción entre el 60% y 84% en la disponibilidad de agua hasta los 32 ddt. Esta reducción en el contenido de agua, abajo del nivel crítico de 50% en el suelo indica que las plantas estuvieron sometidas a estrés hídrico (Banik *et al*., 2016). Estos cambios drásticos en la disponibilidad de agua pueden resultar en alteraciones a nivel fisiológico y bioquímico que afectan negativamente el crecimiento y el rendimiento de las plantas (Dalla Costa *et al*., 2013).

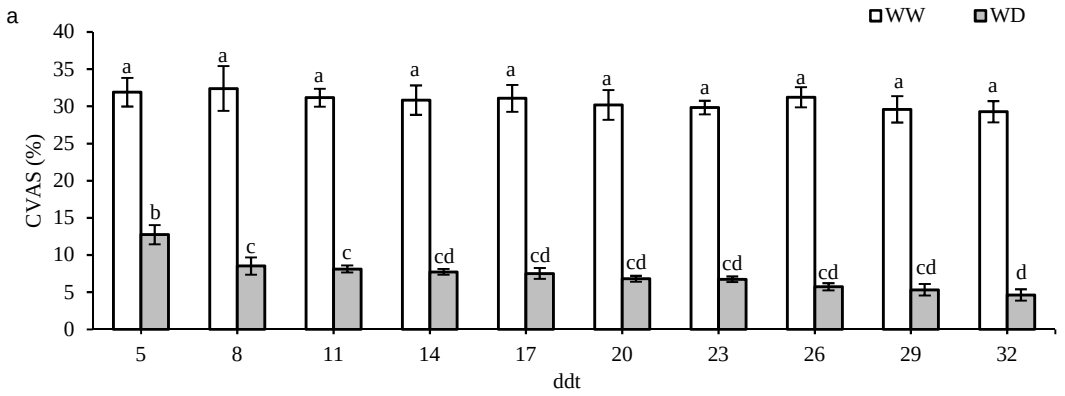


Figura 2.Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Colombia en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Contenido relativo de agua

El CRA es una medida del estado hídrico de la planta en términos fisiológicos y por tanto del déficit hídrico a nivel celular (Hsiao, 1973; Van Loon, 1981; Kalina *et al*., 2016). Durante todo el periodo de evaluación el tratamiento WD presentó un CRA significativamente menor (80% - 39%) con respecto a las plantas WW (89% - 96%). En las plantas WD a los 5 ddt el CRA disminuyó a 80%, mientras que a los 8 ddt disminuyó a 72% y a los 11 ddt a 66%, alcanzando un valor de 39% a los 32 ddt (Fig. 3a). En las plantas WD de 5, 8 y 11 ddt, después de 4 ddr se observó que el CRA alcanzó los valores de las plantas WW (91-95%), mientras que para el déficit hídrico impuesto por más de 14 ddt las plantas presentaron un CRA menor a 90% pero mayor al 80% (Fig 3b), lo cual indica que aunque el valor es menor a las plantas WW no hay presencia de estrés hídrico (Hsiao, 1973).

Los resultados con base en el CRA sugieren que a los 5 ddt las plantas presentaron un estrés leve, a los 8 ddt un estrés moderado y a partir de los 11 ddt un estrés severo (Hsiao, 1973). Aunque hubo una disminución significativa del CVAS a los 5ddt (80%) solo a los 11 ddt las plantas presentan un estrés severo, esto sugiere que las plantas desarrollaron de manera temprana mecanismos para tomar agua o retener al agua presente en la planta. Una disminución en el CRA indica disminución en el contenido hídrico foliar lo que puede afectar parámetros como la conductancia estomática (Lawlor y Cornic, 2002; Anjum *et al*., 2011) y el crecimiento de las plantas (Yactayo *et al*., 2013). Según autores como Lawlor y Cornic (2002), un CRA superior al 75% no causa cambios significativos en la fotosíntesis, mientras que una disminución en el CRA a valores inferiores al 75% puede inhibir drásticamente la fotosíntesis. De otro lado, la rápida recuperación del CRA en las plantas WD a valores superiores al 80% observada aquí es semejante a lo encontrado en varios estudios en papa donde se reporta que las plantas sometidas a déficit hídrico presentan una recuperación rápida en el contenido de agua (Tourneux *et al*., 2003; Basu *et al*., 2008).

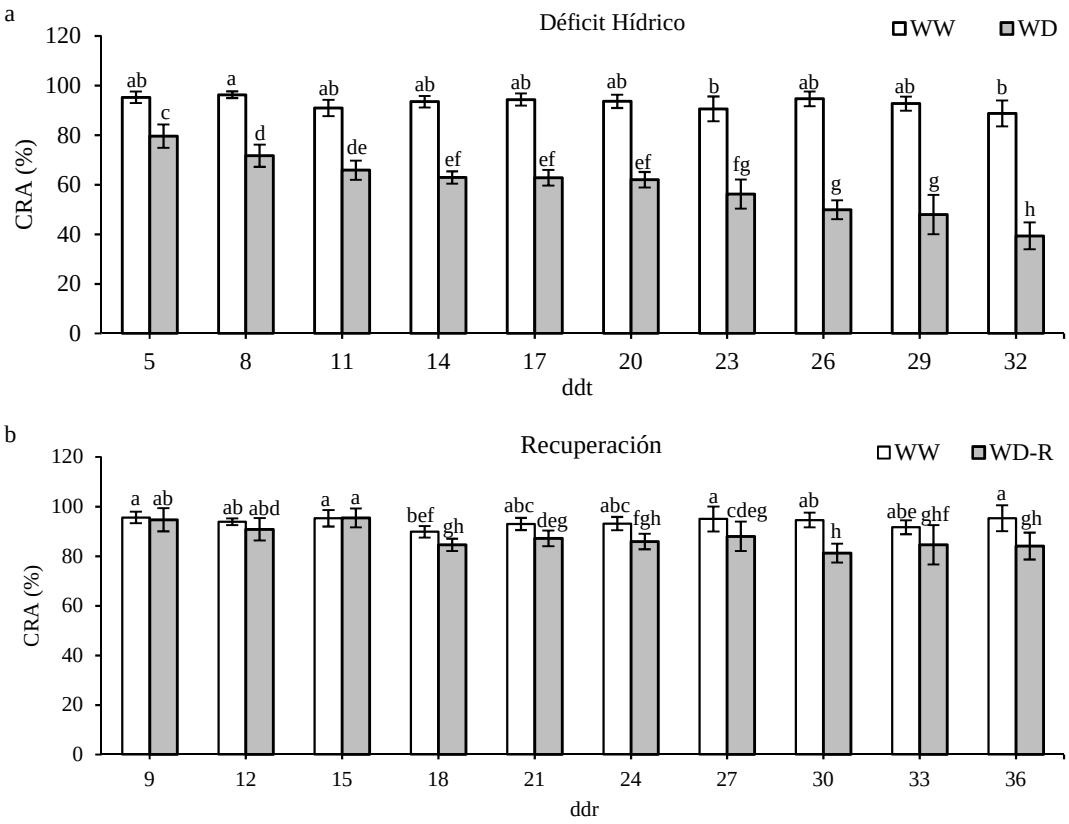


Figura 3.Contenido relativo de agua foliar (CRA) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en: (a) condiciones de riego (WW), déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). (b) Recuperación (WD-R). Días de recuperación: ddr. Los datos muestran promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Potencial hídrico foliar

El Ψh es un indicador del estado hídrico de la planta y por tanto de la habilidad de la planta para tomar agua o retener la que tiene (Hsiao, 1973). El Ψh en las plantas WD fue significativamente menor (-0.93 MPa - -2.05 MPa) que en las plantas WW (-0.18 MPa - -0.33 MPa) (Fig. 4a). En las plantas WD la mayor reducción del Ψh con respecto a las plantas WW fue a los 5 ddt (-0.93 MPa) lo que se debe a la alta disminución en el CVAS que se presentó en este punto (13%) y que también disminuyó el CRA a valores asociados con un estrés leve (80%). A partir de los 5 ddt y hasta los 20 ddt las plantas WD presentaron una disminución gradual del Ψh (-0.93 MPa - -1.81 MPa), sin embargo no se presentaron diferencias en el Ψh entre los 20 ddt, 23 ddt y 29 ddt mientras que a los 32 ddt hubo nuevamente una disminución significativa en el Ψh (-2.05 MPa). En las plantas WD de 5, 8, 11, 14, 17 y 20 ddt, después de 4 ddr se observó que el Ψh alcanzó los valores de las plantas WW (-0.18 MPa - -0.25 MPa). Para el déficit hídrico impuesto por más de 23 ddt las plantas presentaron un Ψh menor a las plantas WW, indicando que en este tiempo no hubo recuperación completa del estado hídrico (Fig. 4b).

Los valores de Ψh presentados en las plantas WW en este estudio son semejantes a los reportados en plantas de papa bien regadas e indican un estado hídrico óptimo (Campbell *et al*, 1976; Vos y Groenwold 1989; Basu *et al*., 1998). En condiciones de déficit hídrico aquí, al igual que en estudios previos en plantas de papa, se observó una estrecha relación entre el Ψh y el CRA, ya que estos parámetros disminuyeron con la misma tendencia (Levi, 1983; Vos y Groenwold 1988; Liu *et al*., 2005). A los 5 ddt se observó una alta reducción en el Ψh en las plantas, que al igual que la disminución observada en el CRA en este punto, se puede asociar a la alta disminución que se presentó en el CVAS. Sin embargo, al igual que el CRA a partir de los 5 ddt no se observó una relación directa entre los valores de Ψh y el CVAS, lo cual sugiere que las plantas pueden tener mecanismos para mantener el estado hídrico aún en condiciones de poca agua en el suelo. En plantas de papa se ha encontrado que una disminución del Ψh a valores inferiores a -0.5 MPa y -1.0 MPa, puede inhibir por completo la expansión foliar y el crecimiento de los tubérculos (Gandar y Tanner, 1976; Jefferies, 1995). Esta inhibición en el crecimiento probablemente está asociada a la disminución en la conductancia estomática y en la tasa fotosintética con reducciones del Ψh en un rango de -0.6 a -1.1 MPa reportada por otros autores (Vos y Oyarzún, 1987). En este estudio no se observó una recuperación del Ψh de las plantas WD a partir de los 23 ddt probablemente debido a la severidad del estrés ya que en plantas de papa se ha observado una recuperación rápida en el Ψh después de la rehidratación (Basu *et al*., 1998; Tourneux *et al*., 2003).

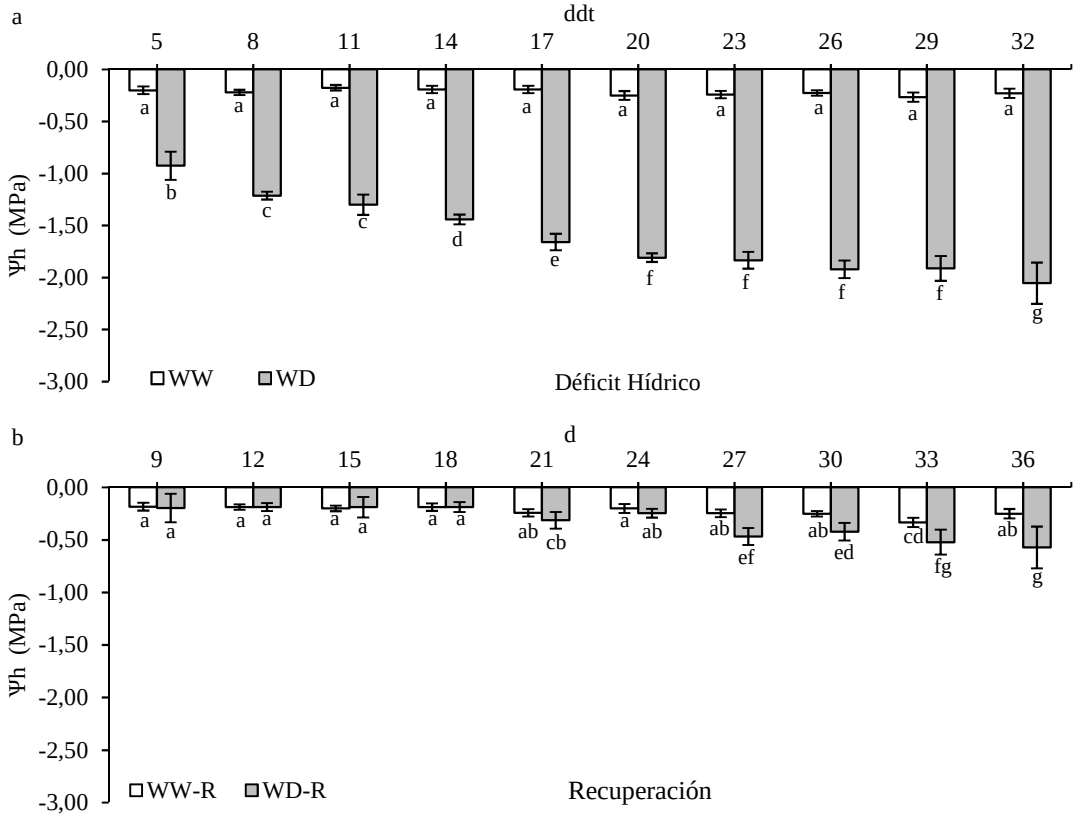


Figura 4.Potencial hídrico foliar (Ψh) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en: (a) Condiciones de riego (WW), déficit hídrico a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). (b) Recuperación (WD-R). Días de recuperación: ddr. Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Conductancia estomática

Las plantas de papa cierran los estomas como una respuesta temprana a la disminución en la disponibilidad de agua en el suelo (Vos y Oyarzún, 1986; Levy *et al*., 2013). La gs en las plantas WD fue significativamente menor (0.012 mol $m^{-2}s^{-1}$ - 0.074 mol $m^{-2}s^{-1}$) en comparación con las plantas WW (0.256 mol $m^{-2}s^{-1}$ - 0.526 mol $m^{-2}s^{-1}$). En las plantas WD se presentó una disminución muy marcada en la gs a los 5 ddt (0.074 mol $m^{-2}s^{-1}$), mientras que a los 8 ddt y hasta los 32 ddt la gs alcanzó valores de 0.012 mol $m^{-2}s^{-1}$ a 0.024 mol $m^{-2}s^{-1}$ (Fig. 5). Los valores bajos de gs observados en WW a los 8 ddt, 17d dt, 29 ddt y 32 ddt se deben a la disminución del DVP que se presentó en estos días (Fig 1). Las plantas WD, después de 4 ddr alcanzaron una gs semejante a las plantas WW, sin diferencias significadas (datos no mostrados).

Los valores de conductancia encontrados aquí en las plantas WW son semejantes a los reportados en papa en estado hídrico óptimo a capacidad de campo (Liu *et al*., 2006b). La rápida y marcada disminución de la gs que se registró en los primeros días de suspensión del riego en las plantas WD sugiere que la gs en esta variedad es altamente sensible al déficit hídrico (Farquhar y Sharkey, 1982; Martínez y Moreno, 1992; Liu *et al*., 2005). Igualmente la rápida disminución de la gs observada aquí puede explicar la disminución gradual en los valores de CRA y Ψh ya que la planta disminuyó la pérdida de agua por transpiración. En papa se ha observado que se presenta un cierre estomático con potenciales hídricos foliares de -0.3 MPa a -0.4 MPa o aun cuando ni siquiera se ha percibido la condición de estrés a nivel de la parte aérea (Obidiegwu *et al*., 2015). La rápida disminución en la gs observada también sugiere que esta planta es isohídrica usando como estrategia el cierre estomático temprano para reducir la perdida de agua (Obidiegwu *et al*., 2015). Esta rápida disminución en la gs sugiere una limitación estomática temprana de la fotosíntesis, como ha sido observado en plantas de papa en condiciones de estrés hídrico (Martínez y Moreno, 1992). Sin embargo, se ha reportado que en plantas de papa la conductancia estomática y la fotosíntesis no disminuyen en la misma proporción, debido principalmente al alto uso eficiente del agua en esta especie (Liu *et al.*, 2005; Miyashita *et al*., 2005; Edwards *et al.*, 2012). Se ha reportado que valores de gs inferiores a 0.1 mol $m^{-2}s^{-1}$ y 0.05 mol $m^{-2}s^{-1}$ en condiciones de saturación de luz pueden conducir a un daño metabólico con alteraciones a nivel fotoquímico y bioquímico (Flexas *et al*., 2006a). Igualmente se ha determinado que el cierre estomático en papa en condiciones de estrés hídrico se debe a la rápida señalización inducida por la disminución de potencial hídrico en la raíz que genera un aumento en las concentraciones de la hormona ABA (Liu *et al*., 2005). La rápida recuperación gs en las plantas WS a valores de las plantas WW observada aquí es consistente con lo reportado para papa (Martínez y Moreno, 1992; Tourneux *et al.*, 2003).

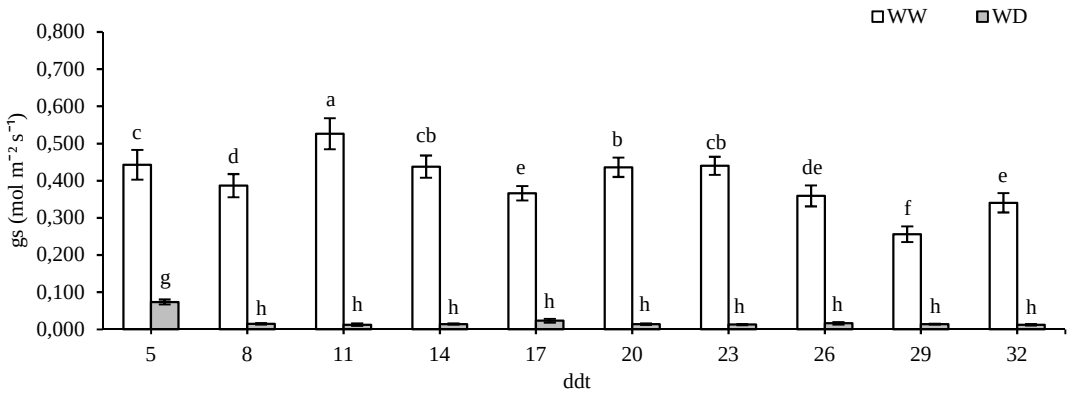


Figura 5. Conductancia estomática (gs) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Eficiencia cuántica del fotosistema II

Un indicador de la funcionalidad del fotosistema II (PSII) es la eficiencia cuántica del fotosistema II determinada a través de la relación Fv/Fm (Nordenkampf *et al*., 1989). En este estudio las plantas WW presentaron valores de Fv/Fm superiores a 0.75 durante todo el experimento, así como en el periodo de recuperación (Fig. 6a, 6b). En las plantas WD se observó una disminución en la relación Fv/Fm con respecto a las plantas WW desde los 17 ddt hasta los 32 ddt (0.77 – 0.74) (Fig 6a).

Valores entre 0.75 y 0.85 en la relación Fv/Fm indican ausencia de daño en el PSII, mientras que valores inferiores a 0.75 indican una disminución en el potencial fotosintético de la planta debido a un daño por fotoinhibición causado por una condición de estrés (Nordenkampf *et al*., 1989; Ranalli *et al*., 1997; Maxwell y Johnson, 2000). Sin embargo otros autores plantean que valores inferiores a 0.80 son indicadores de daño en el PSII (Mane et a., 2008). Aquí se observó una pequeña disminución en Fv/Fm en condiciones de déficit hídrico cuando los valores de CRA presentan una reducción mayor al 30% con respecto a las plantas bien regadas, sin embargo los valores no fueron inferiores a 0.74. Estos datos sugieren que no hubo daño en el PSII durante el tratamiento de déficit hídrico ya que las plantas WD tuvieron un rendimiento del cuantum similar a las plantas WW (Nordenkampf *et al*., 1989).

Se ha reportado que las plantas pueden disminuir el estrés oxidativo aumentando la respuesta antioxidante y la producción de osmolitos compatibles minimizando así el daño tanto de macromoléculas como de estructuras (Shi *et al*., 2015). Estudios realizados en diferentes genotipos de papa sometidos a estrés hídrico severo han mostrado que disminuciones pequeñas en la relación Fv/Fm no inferiores a 0.70, pueden asociarse con la tolerancia a la sequía (Van der Mescht *et al*., 1999; Mani y Hannachi, 2015). Los resultados presentados aquí sugieren que las plantas de *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia presentaron una limitación estomática temprana de la fotosíntesis y que las plantas desarrollaron mecanismos para proteger el PSII del desbalance causado

entre la captura de luz y su utilización, manteniendo así su funcionalidad (Ahmad *et al*., 2008; Mane et a., 2008).

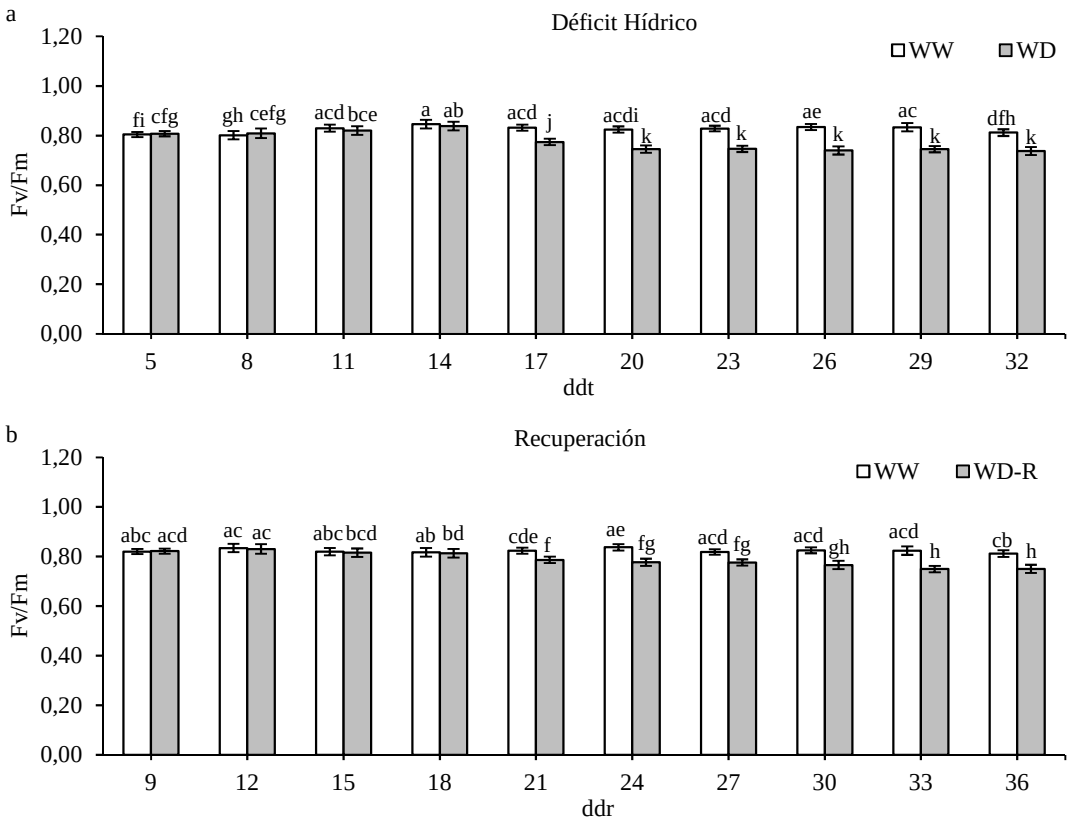


Figura 6 Eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en: (a) Condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). (b) Recuperación (WD-R). Días de recuperación: ddr. Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no representan diferencias estadísticas de acuerdo a la prueba de Tukey (P<5%).

Contenido relativo de clorofilas y contenido de carotenoides

Otro factor que afecta la capacidad fotosintética de las plantas es el contenido de clorofilas ya que son compuestos esenciales en la conversión de energía física en química en el proceso de fotosíntesis (Anjum et al., 2011; Mahmud et al., 2015). Las plantas WD presentan un aumento significativo en el CRC (45 - 59 unidades SPAD) respecto a las plantas WW (36 - 44 unidades SPAD) durante el periodo de aplicación de los tratamientos (Fig. 7a). En las plantas WD de 26, 29 y 32 ddt, después de 4 ddr el CRC fue menor (30 - 38 unidades SPAD) que en las plantas WW (36 - 41 unidades SPAD) (Fig. 7b). Los carotenoides son pigmentos de gran importancia en las plantas en condiciones de estrés debido a su capacidad de disipar energía en forma de calor lo que contribuye a la protección del aparato fotosintético de la fotoinhibición (Bartley y Scolnik, 1995). Aquí se observó a los 11, 17, 23 y 29 ddt un aumento en el contenido de carotenoides en las plantas WD (0.23 mg g^{-1} PF - 0.36 mg g^{-1} PF) en comparación con las plantas WW (0.21 mg g^{-1} PF - 0.23 mg g^{-1} PF) (Fig. 7c)**.**

El aumento en el CRC se presentó de manera temprana en las plantas WD a los 5 ddt, cuando presentaban un estrés considerado leve con base en el CRA (79%). En este estudio fue evidente además la presencia de un color verde más intenso en las hojas a partir de los 5 ddt en las plantas sometidas al déficit hídrico. Para genotipos diploides se había reportado por Anithakumari *et al*., (2012) una disminución en el contenido clorofilas en condiciones de estrés hídrico, sin embargo aquí se encontró un aumento como ha sido observado en variedades tetraploides de papa por Yactayo *et al*., (2013), Teixeira y Pereira, (2007), Ramírez *et al*., (2015), Rolando *et al*., (2015) y Hirut *et al*., (2017). El aumento en el contenido de clorofilas durante condiciones de estrés puede explicarse tanto por la pérdida de turgor como por la reducción del crecimiento de la hoja lo que produce una mayor concentración de clorofilas, como ha sido encontrado en papa (Teixeira *et al*., 2007; Rolando *et al*., 2015; Rudack *et al*., 2017). Los resultados mostrados aquí, además de las observaciones directas realizadas en las plantas, sugieren un aumento en el contenido de clorofilas debido inicialmente más a la pérdida de turgencia y posteriormente a la disminución en el crecimiento además de la perdida de turgor (Fig. 11). De esta manera el aumento en el contenido de clorofilas podría estar asociado a la susceptibilidad de la variedad Colombia al estrés. Contrario a lo encontrado aquí, varios autores han reportado en muchas plantas en condiciones de estrés hídrico una disminución en el contenido de clorofilas como resultado de la degradación de estos pigmentos (Zaefizadeh *et al*., 2009). De esta manera el aumento en el contenido de clorofilas no asociado a disminución del crecimiento se relaciona con la tolerancia al déficit hídrico (Van der Mescht *et al*., 2009; Mahmud *et al*., 2014).

La disminución observada en el CRC durante la recuperación a los 26, 29 y 32 ddt, sugiere que hay degradación de clorofilas después de la rehidratación lo que podría ser una estrategia para disminuir la entrada de luz a los fotosistemas y así evitar fotoinhibición. En algunas plantas en condiciones de estrés se ha reportado el desarrollo de estrategias para proteger el aparato fotosintético desensamblando antenas y reduciendo el contenido de clorofilas (Pastenes *et al*., 2004).

El aumento en los carotenoides observado en este estudio a los 11, 17, 23 y 29 ddt, aunque es bajo, podría ser parte de los mecanismos usados por las plantas de papa *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia para contender con el estrés hídrico. Se ha reportado que los carotenoides son compuestos antioxidantes no enzimáticos que contribuyen a la detoxificación de las ROS en las plantas (Farooq *et al*., 2008). En plantas como maíz el incremento de carotenoides está asociado a la tolerancia al estrés hídrico, debido a que contribuye a la protección de las clorofilas del daño oxidativo (Mohammadkhani y Heidari, 2007).

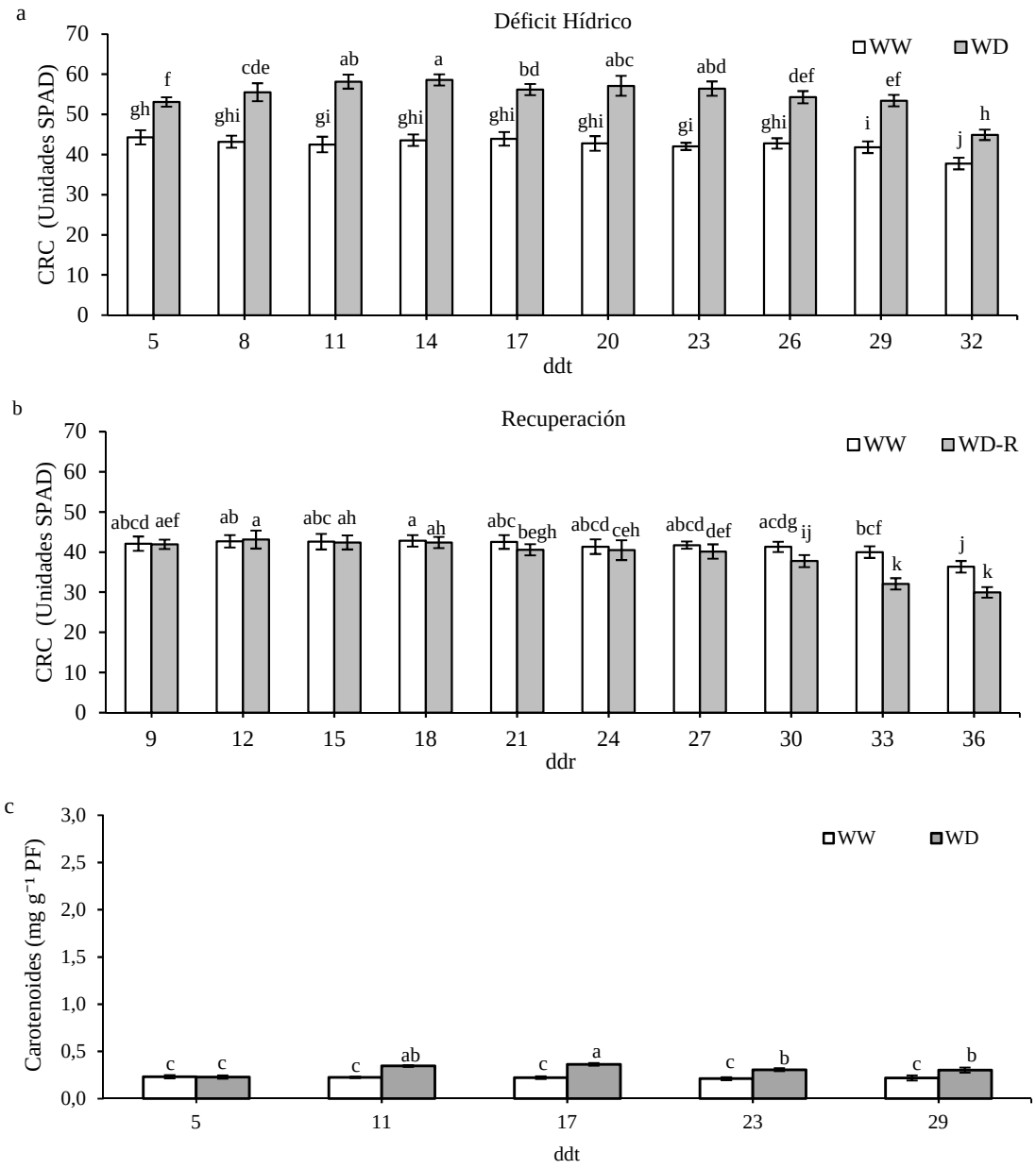


Figura 7. Contenido relativo de clorofilas (CRC (unidades SPAD)) y de carotenoides en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt).(a) CRC durante el periodo de déficit hídrico. (b) Recuperación (WD-R). (c) Contenido de carotenoides durante el periodo de déficit hídrico. Días de recuperación: ddr. Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadística de acuerdo con la prueba Tukey (P<5%)

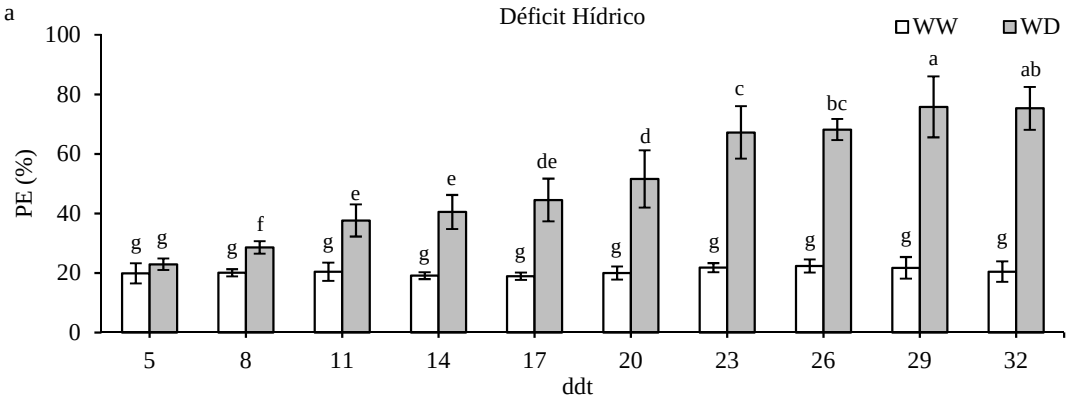
Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido

En condiciones de déficit hídrico debido al desbalance en las dos fases de la fotosíntesis, causado por el cierre estomático, se aumenta la producción de ROS que alteran la estabilidad de las membranas y aumentan la producción de MDA debido a la peroxidación lipídica (Lima *et al*., 2002Shi *et al*., 2015;

Li *et al*., 2015). La PE en plantas WD a partir de los 8 ddt fue mayor (29% - 76%) en comparación con las plantas WW (19% - 23%). En plantas WD se presentó un aumento gradual en la PE desde los 8 ddt hasta el final del tratamiento de déficit hídrico, los mayores valores de PE se presentaron a los 29 ddt (76%) y 32 ddt (75%) (Fig 8a). Las plantas WD de 26, 29 y 32 ddt, después de 4 ddr la PE no alcanzaron los valores de las plantas WW (Fig. 8b). El contenido de MDA mostró un comportamiento semejante a la PE aumentando desde los 5 ddt (1.4 μmol g^{-1} PF) y alcanzando los máximos valores a los 23 ddt (4.1 μmol g^{-1} PF) y 29 ddt (4.0 μmol g^{-1} PF) (Fig. 8c).

El aumento en la PE en las plantas WD sugiere que hubo un aumento en las ROS debido al desbalance de las fases de la fotosíntesis por el cierre estomático temprano que se presentó en esta variedad (Dubey, 1999). El aumento de ROS fue proporcional a la intensidad del estrés hídrico, como se ha reportado en otras plantas (Ctaowdhury y Chondhuri, 1985), observándose el mayor daño a nivel de las membranas cuando el CRA disminuyó a valores de 66% a 39%, indicadores de un estrés severo. No obstante el alto daño a nivel de membranas los valores de Fv/Fm no fueron inferiores a 0.74 en ningún periodo de estrés lo que sugiere que las plantas tienen un mecanismo muy eficiente de protección del PSII para mantener su funcionalidad. El incremento de MDA y la perdida de electrolitos en condiciones de estrés ha sido observado en papa y es considerado como un indicador de la pérdida de estabilidad de las membranas debido al incremento de las ROS (Ahmad *et al*., 2008; Li *et al*., 2015; Szalonek *et al*., 2015).

La PE en las plantas WD en recuperación no alcanzó los valores de las plantas WW lo que indica que a partir de los 26 ddt las plantas presentan una menor respuesta antioxidante para detoxificar las ROS, probablemente debido a la severidad del estrés relacionada con la mayor disminución en el CRA (50% a 39%) y la limitación estomática de la fotosíntesis. Masoumi *et al*., (2010) en plantas de Kochia sometidas a estrés hídrico y posteriormente rehidratadas observó una disminución en la pérdida de electrolitos en función de la recuperación del CRA a nivel de las plantas control.



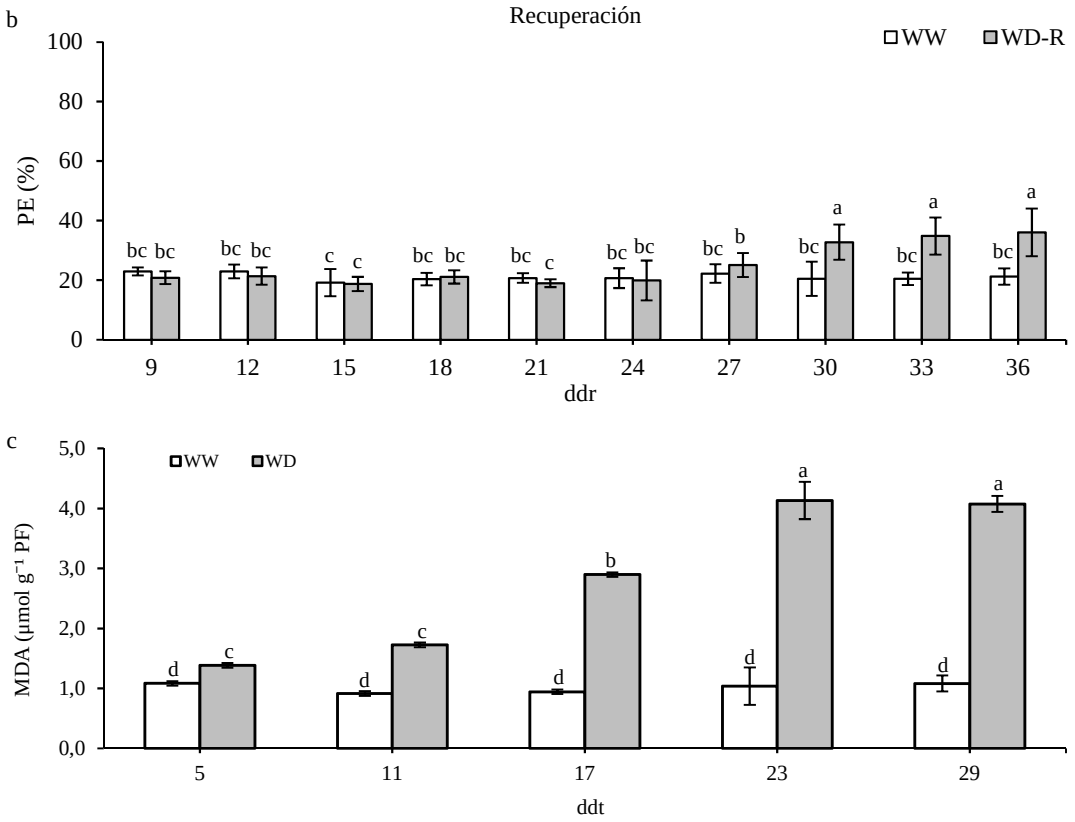


Figura 8. Estabilidad de las membranas en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días después de tratamiento (ddt). (a) Pérdida de electrolitos (PE) durante el periodo de déficit hídrico. (b) Pérdida de electrolitos (PE) en recuperación (WD-R). Días de recuperación: ddr. (c) Contenido de malondialdehido (MDA) durante el periodo de déficit hídrico. Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadística de acuerdo con la prueba Tukey (P<5%).

Contenido de prolina y proteína

Una de las primeras respuestas de la planta ante el déficit hídrico es la síntesis de osmolitos como la prolina que además de hacer ajuste osmótico funcionan como antioxidantes y moléculas protectores (Mane *et al*., 2008; Mahmud *et al*., 2015b). En las plantas WD se observó un aumento significativo en el contenido de prolina (811 - 3675 µg g^{-1} FW) desde los 5 ddt respecto a las plantas WW (16 - 21 µg g^{-1} FW) (Fig. 9a). El aumento de prolina en las plantas WD fue gradual en el tiempo presentándose los mayores valores a los 23 ddt (2988 µg g^{-1} FW) y los 29 ddt (3675 µg g^{-1} FW) cuando las plantas presentaron los menores valores de CRA y por tanto el estrés más severo (Fig. 9a). El contenido de proteína en las plantas WD presentó una disminución significativa a los 5, 11, 17 y 23 ddt (2.8 - 1.7 mg g^{-1} PF) en comparación con las plantas WW (3.1 - 3.0 mg g^{-1} FW) (Fig. 9b).

El incremento en el contenido de prolina a medida que disminuye el Ψh que sugiere que probablemente las plantas hicieron ajuste osmótico a través de la síntesis de prolina y de esta

manera pudieron mantener valores de CRA entre 79% y 39% durante el periodo de déficit hídrico, no obstante la drástica y temprana disminución observada en el CVAS en las plantas WD (60% - 84%) respecto a las plantas WW. Singh *et al*., (2000) plantean que una mayor concentración de solutos en el simplasto puede contribuir a mantener el turgor a bajos potenciales hídricos, permitiendo que la planta pueda continuar tomando agua aunque el contenido de agua en el suelo sea bajo. De otro lado, los datos también sugieren que el contenido de prolina también puede haber reducido el daño causado por las ROS a nivel de las membranas y el PSII debido a que, siendo un osmolito compatible y un compuesto antioxidante, protege estructuras y moléculas del daño oxidativo (Mane *et al*., 2008). De esta manera la síntesis de prolina es un mecanismo de respuesta al estrés hídrico importante en estas variedades que es reportado aquí por primera vez para variedades diploides y puede explicar en parte la usencia de daño observada en el fotosistema II (Fig. 6a). Igualmente la prolina funciona como una molécula de almacenamiento de esqueletos carbonados y N, y una vez terminado el estrés contribuye a una activación rápida del metabolismo celular (Barnett y Naylor 1966; Singh *et al*., 1973; Martinez y Moreno 1992; Sing *et al*., 2000).

En las plantas WD la disminución en el contenido de proteína fue gradual, presentando los menores valores a los 23 ddt. En estrés hídrico se ha reportado una reducción en el contenido de proteína con el aumento en el contenido de prolina (Teixeira *et al*., 2007). Debido a que durante el estrés los esqueletos carbonados son limitados y la planta prioriza los mecanismos de defensa, estos son destinados a la formación de prolina y proteínas de defensa reduciéndose la síntesis total de proteínas (Barnett y Naylor 1966; Kala y Godara, 2011). De otro lado debido al aumento de las ROS como resultado del déficit hídrico puede presentarse degradación de proteínas y esto, junto con la disminución en su síntesis, contribuye a la disminución observada (Sharma *et al*., 2012). Según Dubey *et al*., (1999) la disminución en el contenido de proteínas en plantas en estrés hídrico se debe a un incremento en la actividad de proteasas que puede conducir a la acumulación de aminoácidos libres para mantener el balance osmótico entre el citoplasma y la vacuola. Sin embargo la síntesis de proteínas específicas relacionadas con señalización y protección se aumentan en condiciones de estrés hídrico (Mane *et al*., 2008; Masa *et al*., 2013).

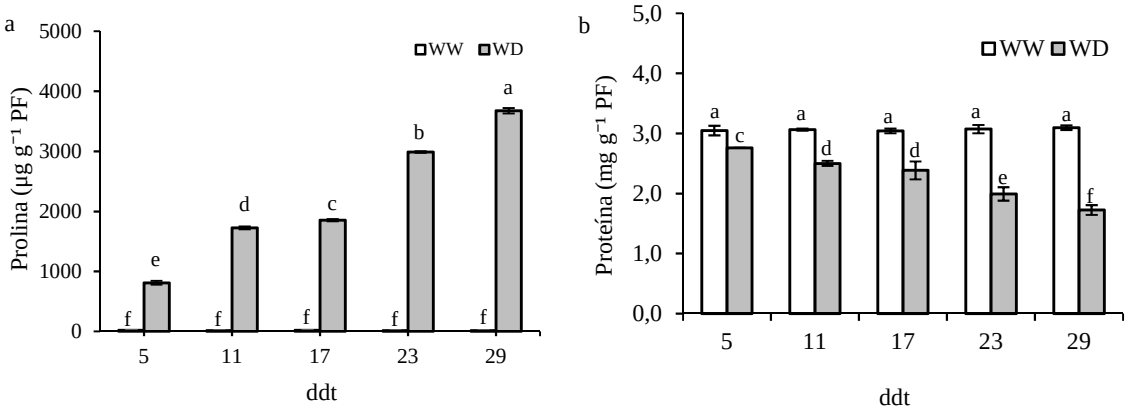


Figura 9. Contenido de prolina (a) y proteína (b) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadística de acuerdo con la prueba Tukey (P<5%).

Acumulación y distribución de masa seca

Se sabe que el déficit hídrico afecta negativamente el crecimiento de las plantas debido a que se reduce la división celular y la presión de turgencia requerida para los procesos de crecimiento (Levy, 1983; Lahlou *et al*., 2003; Obidiegwu *et al*., 2015). Aquí las plantas WD presentaron una disminución significativa en la MS total (73 g - 43 g) respecto a las plantas WW (79 g - 176 g) (Fig. 10a). En cuanto a la distribución de MS se observó un comportamiento diferencial en su distribución desde los 5 ddt donde las plantas WD presentan más MS en las raíces (31% - 46%) mientras que las plantas WW tienen más MS en los tubérculos (18% - 64%) (Fig. 10b). En las plantas WW se observa desde los 5 ddt un aumento gradual en la MS de los tubérculos debido a un cambio en la partición de fotoasimilados, comportamiento típico en plantas de papa después del inicio de tuberización (Jefferies y Mackerron, 1989; Nústez *et al*., 2009; Santos *et al*., 2010). Debido a la mayor acumulación de MS en las raíces las plantas WD presentaron un aumento en la relación R/S (0.4 - 0.8) respecto a las plantas WW (0.1 – 0.3) (Fig. 10c).

Los datos indican que las plantas WD dejaron de crecer a partir de los 5 ddt (73 g), respecto a las WW, esto se debe la alta disminución en la gs que se presentó a los 5 ddt y que a los 8 ddt disminuyó aún más manteniéndose durante todo el periodo de déficit hídrico (Fig. 10a). Esta disminución en la gs causó una limitación estomática de la fotosíntesis disminuyendo de manera importante la entrada de CO_2 a niveles que no son suficientes para mantener los procesos de división celular. Se ha planteado que la reducción en el crecimiento en las plantas sometidas a déficit hídrico puede estar asociada con la baja absorción y disponibilidad de agua por bajos potenciales hídrico en el suelo, que causan cierre estomático (Jefferies, 1993; Puértolas *et al*., 2008). Igualmente la producción de moléculas asociadas con mecanismos de defensa como la prolina, que en este estudio se aumentó de manera significativa (811 $\mu g\ g^{-1}$ PF - 3675 $\mu g\ g^{-1}$ PF) y otros compuestos como antioxidantes y proteínas compiten con la producción de fotoasimilados para el crecimiento. De otro lado los altos niveles de ABA presentes en condiciones de estrés hídrico se pueden relacionar con la inhibición de la división debido a su antagonismo con otras hormonas promotoras del crecimiento (Farooq *et al*., 2009), mientras que el bajo contenido de agua en la planta que no es suficiente para mantener la turgencia celular limita los procesos de elongación celular (Rolando *et al*., 2015).

En plantas WD desde los 5 ddt se observó un cambio en la partición de fotoasimilados siendo estos dirigidos en mayor proporción hacia las raíces lo que se ve reflejado en el aumento de su peso seco. Se ha reportado, en la mayoría de las plantas en condiciones de estrés hídrico, un aumento en la elongación de las raíces como una respuesta para aumentar la exploración del suelo y así obtener agua (Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003). En papa se ha reportado que el estrés hídrico inducido en etapas tempranas altera la partición de biomasa a órganos como las raíces disminuyendo la partición a los tubérculos (Jefferies, 1993). El aumento en la relación R/S, no obstante ser un mecanismo de defensa, es considerado como un indicador de susceptibilidad al estrés ya que una mayor partición de fotoasimilados hacia las raíces disminuye la partición a otros órganos de la planta, en especial a los vertederos de interés comercial como se observó e este estudio (Jefferies, 1993).

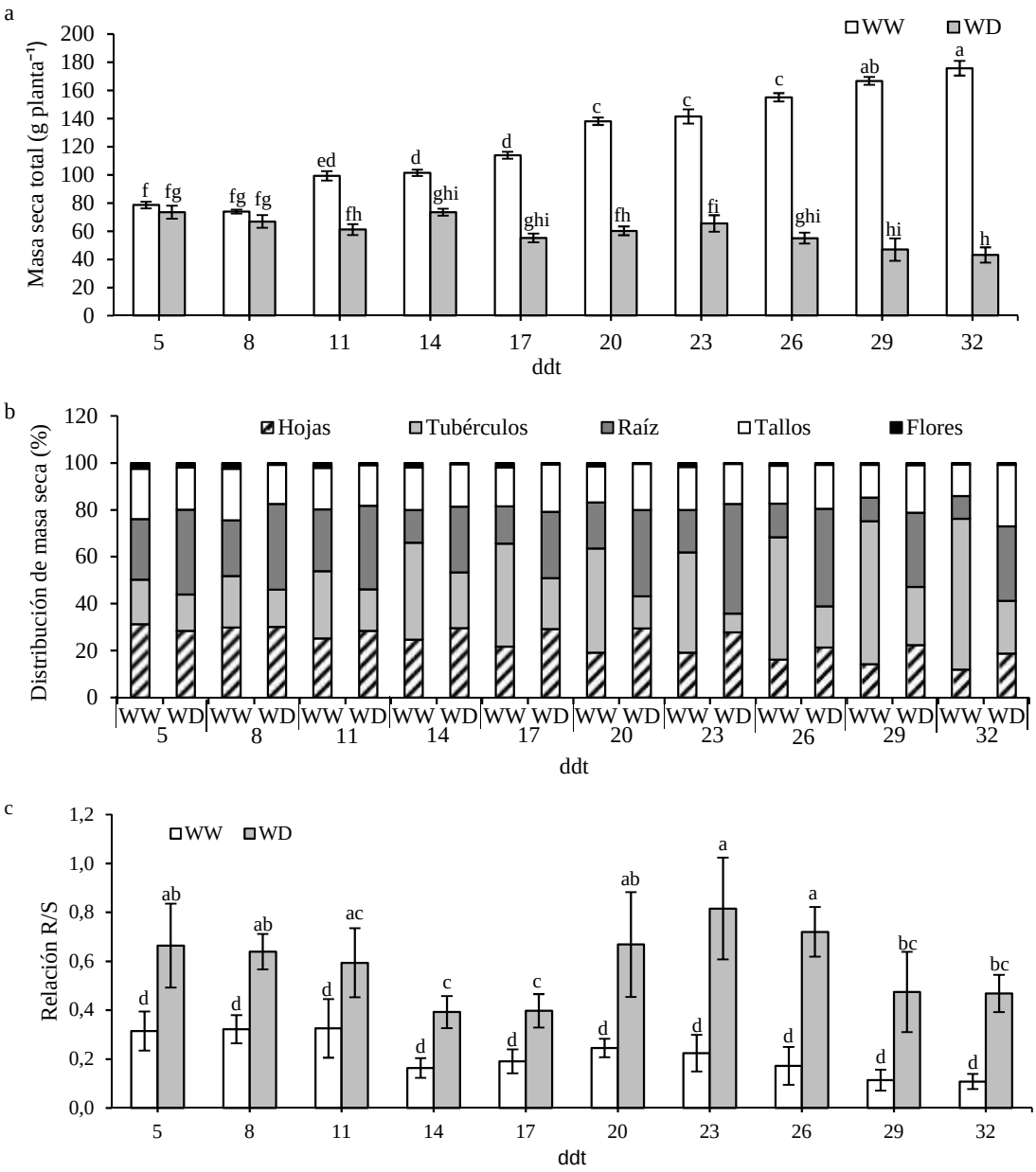


Figura 10. Parámetros de crecimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedad Colombia en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días después de tratamiento (ddt). (a) Masa seca total. (c) Distribución de masa seca. (b) Relación raíz/Parte aérea (R/S). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Rendimiento

En las plantas cultivadas en condiciones de estrés el rendimiento ha sido en muchos casos asociado a tolerancia (Tourneux *et al*., 2003). Se sabe que la planta de papa es sensible al estrés por déficit hídrico de manera que la disponibilidad de agua en el suelo no debe reducirse más del 50% para alcanzar rendimientos óptimos (Van Loon *et al*., 1981; Obidiegwu *et al*., 2015). Aquí en las plantas WD la

disminución en el rendimiento fue proporcional a la duración del déficit hídrico y por tanto a su severidad (Tabla 1). En las plantas con estrés leve (5 ddt) y estrés moderado (8 ddt) se presentó una disminución del 8 % y 12 % respectivamente pero sin diferencias significativas con las plantas WW. En las plantas WD con estrés severo se presentó una disminución significativa del rendimiento desde los 11 ddt (20%) hasta los 32 ddt (85%)(Tabla 1).

En papa se ha observado que el efecto del estrés hídrico en el rendimiento y el grado de tolerancia de las plantas depende de la etapa fenológica, duración y severidad en que se presente el estrés (Banik *et al*., 2016). En genotipos tetraploides de papa se ha reportado que la etapa más susceptible al estrés hídrico es el inicio de tuberización debido a la demanda de fotoasimilados para la formación y desarrollo de los tubérculos (Mackerron y Jeffeies, 1986; Dalla Costa *et al*., 1997; Anithakumari *et al*., 2012; Banik *et al*., 2016). Los datos sugieren que las plantas de *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia son muy sensibles al déficit hídrico severo, definido como una reducción mayor a 20% en el CRA, aplicado en etapa de inicio de tuberización ya que causa una marcada disminución en el rendimiento (20% a 85%). Estos datos son semejantes a los reportados por otros autores para genotipos tetraploides, sin embargo hasta ahora no se había realizado ningún estudio en genotipos diploides al que pertenece *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia.

La disminución en el rendimiento encontrada en este estudio está asociada a la marcada disminución temprana de la gs y a la limitación estomática de la fotosíntesis que ésta genera (Moorby *et al*., 1975). Igualmente la disminución en el rendimiento a partir de los 11 ddt está asociada a que, debido a la severidad del estrés, la planta aumentó los mecanismos de defensa al estrés hídrico como la partición de asimilados hacia las raíces y el aumento del osmolito compatible prolina (Martínez y Moreno, 1992; Jefferies, 1993; Evers *et al*., 2010). La generación de mecanismos de defensa representa para la planta un costo energético que en condiciones de una reducida toma de CO_2 conduce a la reducción del rendimiento por limitación en la disponibilidad de fotoasimilados para el crecimiento de los diferentes vertederos (Herms y Mattson, 1992). Una alta síntesis de prolina en condiciones de estrés ha sido considerada como un rasgo de susceptibilidad al estrés debido al alto consumo de esqueletos carbonados y N que se genera (Levy, 1983; Bansal y Nagarajan, 1986; Rudack *et al*., 2017).

Tabla 1.Rendimiento y disminución del rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los a los 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadística de acuerdo con la prueba Tukey (P<5%).

ddt	Rendimiento (g planta ^{1})	Disminución del rendimiento (%)
0	597 ± 34 **a**	
5	547 ± 34 **ab**	8
8	524 ± 44 **ab**	12
11	479 ± 22 **b**	20
14	379 ± 30 **d**	37
17	330 ± 43 **de**	45
20	265 ± 29 **ef**	56
23	218 ± 32 **fh**	63
26	156 ± 14 **h**	74
29	90 ± 42 **h**	85
32	90 ± 39 **h**	85

Conclusión

El déficit hídrico en *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia causó modificaciones a nivel fisiológico y bioquímico que afectaron el crecimiento y el rendimiento. Los datos de rendimiento sugieren que esta variedad es susceptible a un estrés hídrico severo pero tolerante a un estrés leve y moderado donde el CRA no disminuye más del 20% respecto a las plantas bien regadas. El estrés leve a moderado se presenta con una alta frecuencia en zonas productoras de papa que no tienen acceso a riego y dependen de la precipitación para el suministro hídrico. Sin embargo en condiciones de cambio climático los eventos de estrés severo pueden ser más frecuentes disminuyendo de esta manera de manera significativa el rendimiento en *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia, como se observó en este estudio. La tolerancia al estrés hídrico leve y moderado observada aquí podría estar asociada al cierre estomático temprano y a la rápida acumulación de prolina que le permitió a la planta mantener un CRA superior al 70%. De otro lado en papa se ha reportado que la transpiración es más sensible a la disminución de la conductancia estomática que la fotosíntesis lo que le permitiría mantener una tasa de asimilación de CO_2 aún con bajas conductancias. A partir de los 8 ddt la disminución de gs fue mayor y las plantas presentaron una limitación estomática marcada de la fotosíntesis hasta los 32 ddt. Esta limitación causa un desbalance entre las fases de la fotosíntesis lo que genera la producción de ROS que causa daño en las membranas lo cual se observó aquí a través del aumento de la PE y el MDA. Otro blanco de las ROS es el PSII lo que causa fotoinhibición sin embargo aquí no se observó perdida de funcionalidad del PSII durante el estrés ni en la recuperación. Estos datos sugieren que uno de los mecanismos de defensa ante el estrés

hídrico en *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia es la protección de moléculas y estructuras con osmolitos compatibles como la prolina para mantener su funcionalidad. Esta estrategia le permite a la planta después de la recuperación alcanzar rápidamente una homeostasis metabólica y de esta manera se reducen las perdidas en el rendimiento. Los resultados de este estudio sugieren una alta sensibilidad de *S. tuberosum* grupo Phureja variedad Colombia al déficit hídrico medida a través del rendimiento, sin embargo la planta desarrolla mecanismo de defensa que le permite sobrevivir a condiciones de estrés severo con un daño mínimo en el macromoléculas y estructuras.

Literatura citada

- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D., Smith, M. (1998) Crop evapotranspiration —guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and drainage paper 56. Food and Agriculture Organization, Rome.
- Anithakumari, A. M., Dolstra, O., Vosman, B., Visser, R. G. F., & van der Linden, C. G. (2011). In vitro screening and QTL analysis for drought tolerance in diploid potato. *Euphytica*, *181*(3), 357-369. https://doi.org/10.1007/s10681-011-0446-6
- Anithakumari, A. M., Nataraja, K. N., Visser, R. G. F., & van der Linden, C. G. (2012). Genetic dissection of drought tolerance and recovery potential by quantitative trait locus mapping of a diploid potato population. *Molecular Breeding*, *30*(3), 1413-1429. https://doi.org/10.1007/s11032-012-9728-5
- Anjum, S., Xie, X., & Wang, L. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, *6*(9), 2026-2032. https://doi.org/10.5897/AJAR10.027
- Banik, P., Zeng, W., Tai, H., Bizimungu, B., & Tanino, K. (2016). Effects of drought acclimation on drought stress resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, *126*, 76-89. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.008
- BANSAL NAGARAJAN, S., K. C. (1986). Leaf Water Content, Stomatal Conductance and Priline Accumulation in Leaves of Potato (*Solanum tuberosum* L.) in Response To Water Stress. *Indian.J.Plant Physiol*, *24*(4), 397-404.
- Barnett, N. M., & Naylor, A. W. (1966). Amino Acid and Protein Metabolism in Bermuda Grass During Water Stress. *PLANT PHYSIOLOGY*, *41*(7), 1222-1230. https://doi.org/10.1104/pp.41.7.1222
- Bartley, G. E. (1995). Plant Carotenoids: Pigments for Photoprotection, Visual Attraction, and Human Health. *THE PLANT CELL ONLINE*, *7*(7), 1027-1038. https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1027
- Basu, P. S., Sharma, A., & Sukumaran, N. P. (1998). Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica*, *35*(1), 13-19. https://doi.org/10.1023/A:1006801311105
- Bates, L. S. (1973). SHORT COMMUNICATION Rapid determination of free proline for water - stress studies. *Plant and Soil*, *39*, 205-207.
- Bradford, M. M., Dong, Y., Xu, L., Liu, S., Bai, X., Bradford, M., … Cao, Y. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, *72*(1-2). https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3
- Cabello, R., De Mendiburu, F., Bonierbale, M., Monneveux, P., Roca, W., & Chujoy, E. (2012). Large-Scale Evaluation of Potato Improved Varieties, Genetic Stocks and Landraces for Drought Tolerance. *American Journal of Potato Research*, *89*(5), 400-410. https://doi.org/10.1007/s12230-012-9260-5
- Cabello, R., Monneveux, P., De Mendiburu, F., & Bonierbale, M. (2013). Comparison of yield based drought tolerance indices in improved varieties, genetic stocks and landraces of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Euphytica*, *193*(2), 147-156. https://doi.org/10.1007/s10681-013-0887-1
- Campbell, M. D., Campbell, G. S., Kunkel, R., & Papendick, R. I. (1976). A model describing soil-plant-water relations for potatoes. *American Potato Journal*, *53*(12), 431-442. https://doi.org/10.1007/BF02852657
- Carvalho, C. De. (2008). Drought stress and reactive oxygen species. *plant Signaling & Behavior*, *3*(3), 156-165.
- Cheng, Y.-J., Deng, X.-P., Kwak, S.-S., Chen, W., & Eneji, A. E. (2013). Enhanced tolerance of transgenic potato plants expressing choline oxidase in chloroplasts against water stress. *Botanical Studies*, *54*(1), 30. https://doi.org/10.1186/1999-3110-54-30
- Chowdhury, S. R., & Choudhuri, M. A. (1985). Hydrogen peroxide metabolism as an index of water stress tolerance in jute. *Physiologia Plantarum*, *65*(4), 476-480. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1985.tb08676.x
- Dalla Costa, L., Delle Vedove, G., Gianquinto, G., Giovanardi, R., & Peressotti, A. (1997). Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: influence of drought stress. *Potato Research*, *40*(1), 19-34. https://doi.org/10.1007/BF02407559
- Darwish, T. M., Atallah, T. W., Hajhasan, S., & Haidar, A. (2006). Nitrogen and water use efficiency of fertigated processing potato. *Agricultural Water Management*, *85*(1-2), 95-104. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2006.03.012

- Devaux, A., Kromann, P., & Ortiz, O. (2014). Potatoes for Sustainable Global Food Security. *Potato Research*, *57*(3-4), 185-199. https://doi.org/10.1007/s11540-014-9265-1
- Dubey, R. (1999). Protein Synthesis by Plants Under Stressful Conditions. En M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress, Second Edition* (pp. 365-397). CRC Press. https://doi.org/10.1201/9780824746728.ch16
- Edwards, C.E., Ewers, B.E., McClung, C.R., Lou, P., Weinig, C., 2012. Quantitative variation in water-use efficiency across water regimes and its relationship with circadian, vegetative, reproductive, and leaf gas-exchange traits. Mol. Plant, 1–16.
- Estrada, R. N. (1996). Recursos geneticos en el mejoramiento de la papa en los países andinos. In Papas colombianas: con el mejor entorno ambiental (pp. 1e14). Bogotá, Colombia: Comunicaciones y asociados publisching.
- Evers, D., Lefèvre, I., Legay, S., Lamoureux, D., Hausman, J.-F., Rosales, R. O. G., … Schafleitner, R. (2010). Identification of drought-responsive compounds in potato through a combined transcriptomic and targeted metabolite approach. *Journal of Experimental Botany*, *61*(9), 2327-2343. https://doi.org/10.1093/jxb/erq060
- FAO. (2017). Statistical databases FAOSTAT. http:// http://www.fao.org/faostat/en/#data/BC / Acceso Agosto 4 2017.
- Farhad, Masoudi Sadaghiani; Babak, Abdollahi Mandoulakani; Zardoshti, Mohammad Reza; Hassan, Rasouli-Sadaghiani Mir; Tavakoli, A. (2011). Proline, Soluble Sugars, Photosynthetic Pigments and Antioxidant Enzymes in Potato (*Solanum tuberosum* L.) to Different Irrigation Regimes in Greenhouse Condition. *Australian Journal of Crop Science*, *5*(1), 55-60.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Sustainable Agriculture*. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, *33*(1), 317-345. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, *127*(3), 343-352. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x
- Gallé, A., Haldimann, P., & Feller, U. (2007). Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (Quercus pubescens) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist*, *174*(4), 799-810. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02047.x
- Gandar, P. W., Tanner, C. B., & Tanner, C. B. (1976). Potato leaf and tuber water potential measurements with a pressure chamber. *American Potato Journal*, *53*(1), 1-14. https://doi.org/10.1007/BF02854086
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R. J., & Spooner, D. M. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theoretical and Applied Genetics*, *113*(8), 1515-1527. https://doi.org/10.1007/s00122-006-0399-7
- Harold, Lidman. Analysis of Variance in Experimental Design. (1992). IX, 531. Springer-Verlag New York.
- Herms, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*, *67*(3), 283-335. https://doi.org/10.1086/417659
- Hsiao, T. C. (1973). Plant Responses To Water Stress. *Plant Physiol*, *24*, 519-570.
- HUAMAN. Z AND D.M.SPOONER. (2002). RECLASSIFICATION OF LANDRACE POPULATIONS OF CULTIVATED POTATOES (SOLANUM SECT. PETOTA). *American Journal of Botany*, *89*(6), 947-965.
- Jefferies, R. A. (1995). Physiology of crop response to drought. En *Modelling of Crops Under Conditions Limiting …* (pp. 61-74). https://doi.org/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- JEFFERIES, R. A. (1993). Cultivar responses to water stress in potato: effects of shoot and roots. *New Phytologist*, *123*(3), 491-498. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03761.x
- Jefferies, R. A., & Mackerron, D. K. L. (1989). Radiation interception and growth of irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum*). *Field Crops Research*, *22*(2), 101-112. https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90061-0
- Kala, S., & Godara, a K. (2011). Effect of Moisture Stress on Leaf Total Proteins , Proline and Free Amino Acid Content in Commercial Cultivars of Ziziphus. *Stress: The International Journal on the Biology of Stress*, *55*, 65-69.
- Kalina Soltys, D., Plich, J., Strzelczyk-Żyta, D., Śliwka, J., & Marczewski, W. (2016). The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'-derived potato cultivars. *Breeding Science*, *66*(2), 328-331. https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.328
- Khalil, A., & Grace, J. (1992). Acclimation to drought in Acer pseudoplatanus L.(Sycamore) seedlings. *Journal of Experimental Botany*, *43*(257), 1591-1602. Recuperado a partir de http://jxb.oxfordjournals.org/content/43/12/1591.short
- LAHLOU Ouiam, OUATTAR Said, L. J.-F. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie*, *23*(3), 257-268. https://doi.org/10.1051/agro
- Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, *25*(2), 275-294. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
- Levy, D. (1983). Varietal differences in the response of potatoes to repeated short periods of water stress in hot

climates. 1. Turgor maintenance and stomatal behaviour. *Potato Research*, *26*(4), 303-313. https://doi.org/10.1007/BF02356152

- Levy, D., Coleman, W. K., & Veilleux, R. E. (2013). Adaptation of Potato to Water Shortage: Irrigation Management and Enhancement of Tolerance to Drought and Salinity. *American Journal of Potato Research*, *90*(2), 186-206. https://doi.org/10.1007/s12230-012-9291-y
- Li, J., Cang, Z., Jiao, F., Bai, X., Zhang, D., & Zhai, R. (2015). Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, *16*(1), 82-88. https://doi.org/10.1016/j.jssas.2015.03.001
- Lichtenthaler, H. K. (1987). [34] Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. En *Methods in Enzymology* (Vol. 148, pp. 350-382). https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1
- Lima, A. L. S., DaMatta, F. M., Pinheiro, H. A., Totola, M. R., & Loureiro, M. E. (2002). Photochemical responses and oxidative stress in two clones of Coffea canephora under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany*, *47*(3), 239-247. https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00130-7
- Littell, R. C., Henry, P. R., & Ammerman, C. B. (1998). Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *Journal of Animal Science*, *76*(4), 1216. https://doi.org/10.2527/1998.7641216x
- Liu, F., Jensen, C. R., Shahanzari, A., Andersen, M. N., & Jacobsen, S.-E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*, *168*(3), 831-836. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.10.016
- Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M. N., Jacobsen, S.-E., & Jensen, C. R. (2006). Physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to partial root-zone drying: ABA signalling, leaf gas exchange, and water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, *57*(14), 3727-3735. https://doi.org/10.1093/jxb/erl131
- MacKerron, D. K. L., & Jefferies, R. A. (1986). The influence of early soil moisture stress on tuber numbers in potato. *Potato Research*, *29*(3), 299-312. https://doi.org/10.1007/BF02359959
- Mahmud, Mohammad Hossain, Md. Mahfuz Bazzaz, Md. Shawquat Ali Khan, M. A. H. & M. S. K. (2014). Tuber Yield , Tuber Quality and Plant Water Status of Potato under Drought and Well Watered Condition Tuber Yield , Tuber Quality and Plant Water Status of Potato under Drought and Well Watered Condition TuberYieldTuberQualityandPlantWaterStatusofPotatoun. *Global Journals Inc.*, *14*, 101-107.
- Mane, S. P., Robinet, C. V., Ulanov, A., Schafleitner, R., Tincopa, L., Gaudin, A., … Grene, R. (2008). Molecular and physiological adaptation to prolonged drought stress in the leaves of two Andean potato genotypes. *Functional Plant Biology*, *35*(8), 669. https://doi.org/10.1071/FP07293
- Mani F, and H. (2015). Genomic Advances in Potato Drought Tolerance. *Journal of Chemical, Biological and Physical Sciences*, *5*(2), 1677-1699.
- Martinez, C., & Moreno, U. (1992). Expresiones fisiologicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estres hidrico en condiciones de campo. *Bras. Fisiol. Veg*, *4*(1), 33-38. Recuperado a partir de http://www.cnpdia.embrapa.br/rbfv/pdfs/v4n1p33.pdf
- Masoumi, A., Kafi, M., Khazaei, H., & Davari, K. (2010). Effect of drought stress on water status, elecrolyte leakage and enzymatic antioxidants of Kochia (Kochia scoparia) under saline condition. *Pakistan Journal of Botany*, *42*(5), 3517-3524.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659-668. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. (2009). Agenda prospectiva de investigación y desarrollo tecnológico para la cadena productiva de la papa en Colombia con énfasis en papa criolla. En: https://sioc.minagricultura.gov.co/Pages/SIOC.aspx, consultado en octubre de 2017.
- MIYASHITA, K., TANAKAMARU, S., MAITANI, T., & KIMURA, K. (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, *53*(2), 205-214. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.03.015
- Miller, D.E., and M.S. Martin. 1985. Effect of water stress during tuber information on subsequent growth and internal defects in Russet Burbank potatoes. American Potato Journal 62:83–89.
- Mohammadkhani Nayer, R. H. (2007). Effects of Water Stress on Respiration, Photosynthetic Pigments and Water Content in Two Maize Cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, *10*(22), 4022-4028. https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.4022.4028
- Moorby, J., Rana Munns, A. A., & Walcott, J. A. (1975). Effect of Water Deficit on Photosynthesis and Tuber Metabolism in Potatoes ucrose and its. *J. Plant Physiol*, *2*(Moorby 1968), 323-33.
- Munns, R., & Pearson, C. (1974). Effect of Water Deficit on Translocation of Carbohydrate in *Solanum tuberosum*. *Australian Journal of Plant Physiology*, *1*(4), 529-537. https://doi.org/10.1071/PP9740529
- Muthoni, J., & Kabira, J. N. (2016). Potato Production under Drought Conditions: Identification of Adaptive Traits. *International Journal of Horticulture*, *6*(12), 1-9. https://doi.org/10.5376/ijh.2016.06.0012
- Nordenkampf - Bolhar, H. R., Long, S. P., Baker, N. R., Oquist, G., Schreiber, U., & Lechner, E. G. (1989). Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation. *Functional Ecology*, *3*(4), 497-514. https://doi.org/10.2307/2389624
- Ñústes, C. E. L., Castellanos, M. S., & Abril, M. S. (2009). Acumulación y distribución de materia seca de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en Zipaquirá, Cundinamarca (Colombia). *Rev. Fac. Nal. Agr.*

Medellín, *62*(113), 4823-4834. Recuperado a partir de http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/24881/25413

- Obidiegwu, J. E. (2015). Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*, *6*(July), 1-23. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542
- Pastenes, C., Pimentel, P., & Lillo, J. (2005). Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. Journal of Experimental Botany, 56(411), 425-433. https://doi.org/10.1093/jxb/eri061
- Pilon, C., Soratto, R. P., Broetto, F., & Fernandes, A. M. (2014). Foliar or Soil Applications of Silicon Alleviate Water-Deficit Stress of Potato Plants. Agronomy Journal, 106(6), 2325. https://doi.org/10.2134/agronj14.0176
- Pino, M.T. 2016. Estrés hídrico y térmico en papas, avances y protocolos. Santiago, Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Boletín INIA Nº 331. 148p.
- Puértolas, J., Ballester, C., Elphinstone, E. D., & Dodd, I. C. (2014). Two potato (*Solanum tuberosum*) varieties differ in drought tolerance due to differences in root growth at depth. *Functional Plant Biology*, *41*(11), 1107. https://doi.org/10.1071/FP14105
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Rens, L. R., Rolando, J. L., Palacios, S., De Mendiburu, F., … Quiroz, R. (2016). Defining biological thresholds associated to plant water status for monitoring water restriction effects: Stomatal conductance and photosynthesis recovery as key indicators in potato. *Agricultural Water Management*, *177*, 369-378. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.028
- Ranalli, P., Di Candilo, M., & Bagatta, M. (1997). Drought tolerance screening for potato improvement. *Plant Breeding*, *116*, 290-292. Recuperado a partir de http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0030815938&partnerID=40&md5=6a613afa9687ceb6bb85ee0c403d170d
- Rodríguez, L., Ñustez, C., & Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana*, *27*(3), 289-303.
- Rolando, J. L., Ramírez, D. A., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, *110*, 27-35. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.006
- Santos., C.(2009). EVALUACIÓN DEL CRECIMIENTO, DESARROLLO Y COMPONENTES DE RENDIMIENTO DE CUATRO CULTIVARES DE PAPA CRIOLLA EN DOS LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia.
- Schafleitner, R., Gutierrez Rosales, R. O., Gaudin, A., Alvarado Aliaga, C. A., Martinez, G. N., Tincopa Marca, L. R., … Bonierbale, M. (2007). Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *45*(9), 673-690. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.06.003
- Sharma, P., Jha, A. B., Dubey, R. S., & Pessarakli, M. (2012). Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, *2012*, 1-26. https://doi.org/10.1155/2012/217037
- Shi, S., Fan, M., Iwama, K., Li, F., Zhang, Z., & Jia, L. (2015). Physiological basis of drought tolerance in potato grown under long-term water deficiency. *International Journal of Plant Production*, *9*(2), 305-320.
- SINGH, D. K., SALE, P. W. G., PALLAGHY, C. K., & SINGH, V. (2000). Role of proline and leaf expansion rate in the recovery of stressed white clover leaves with increased phosphorus concentration. *New Phytologist*, *146*(2), 261-269. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00643.x
- Singh, H. C. P., Rao, N. K. S., & Shivashankara, K. S. (2013). *Climate-Resilient Horticulture: Adaptation and Mitigation Strategies*. (H. C. P. Singh, N. K. S. Rao, & K. S. Shivashankar, Eds.), *Climate-Resilient Horticulture: Adaptation and Mitigation Strategies*. India: Springer India. https://doi.org/10.1007/978-81-322-0974-4
- Szalonek, M., Sierpien, B., Rymaszewski, W., Gieczewska, K., Garstka, M., Lichocka, M., … Konopka-Postupolska, D. (2015). Potato Annexin STANN1 Promotes Drought Tolerance and Mitigates Light Stress in Transgenic *Solanum tuberosum* L. Plants. *PLOS ONE*, *10*(7), 1-38. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132683
- Teixeira, J., & Pereira, S. (2007). High salinity and drought act on an organ-dependent manner on potato glutamine synthetase expression and accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, *60*(1), 121-126. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.09.003
- Topbjerg, H. B., Kaminski, K. P., Markussen, B., Kørup, K., Nielsen, K. L., Kirk, H. G., … Liu, F. (2014). Physiological factors affecting intrinsic water use efficiency of potato clones within a dihaploid mapping population under well-watered and drought-stressed conditions. *Scientia Horticulturae*, *178*, 61-69. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.08.006
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003a). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie*, *23*(2), 181-190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003b). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie*, *23*(2), 181-190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Van der Mescht, A., de Rondea, J.A., Rossouw, F.T., 1999. Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato. S. Afr. J. Sci. 95, 407–412.

- Valentovic, P., Luxova, M., Kolarovic, L., & Gasparikova, O. (2006). Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant Soil and Environment*, *52*(4), 186-191.
- van Loon, C. D. (1981). The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *American Potato Journal*, *58*(1), 51-69. https://doi.org/10.1007/BF02855380
- VOS, J., & GROENWOLD, J. (1988). Water Relations of Potato Leaves, I. Diurnal Changes, Gradients in the Canopy, and Effects of Leaf-insertion Number, Cultivar and Drought. *Annals of Botany*, *62*(4), 363-371. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087668
- Vos, J., & Oyarzún, P. J. (1987). Photosynthesis and stomatal conductance of potato leaves?effects of leaf age, irradiance, and leaf water potential. *Photosynthesis Research*, *11*(3), 253-264. https://doi.org/10.1007/BF00055065
- Wang. (2013). RETRACTED: ANALYSIS OF INTERFERING SUBSTANCES IN THE MEASUREMENT OF MALONDIALDEHYDE CONTENT IN PLANT LEAVES. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, *9*(3), 235-242. https://doi.org/10.3844/ajbbsp.2013.235.242
- Watkinson, J. I., Hendricks, L., Sioson, A. A., Vasquez-Robinet, C., Stromberg, V., Heath, L. S., … Grene, R. (2006). Accessions of *Solanum tuberosum* ssp. andigena show differences in photosynthetic recovery after drought stress as reflected in gene expression profiles. *Plant Science*, *171*(6), 745-758. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.07.010
- Weisz, R., Kaminski, J., & Smilowitz, Z. (1994). Water deficit effects on potato leaf growth and transpiration: Utilizing fraction extractable soil water for comparison with other crops. *American Potato Journal*, *71*(12), 829-840. https://doi.org/10.1007/BF02849378
- Yactayo, W., Ramírez, D. A., Gutiérrez, R., Mares, V., Posadas, A., & Quiroz, R. (2013). Effect of partial root-zone drying irrigation timing on potato tuber yield and water use efficiency. *Agricultural Water Management*, *123*, 65-70. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2013.03.009
- Zaefyzadeh, M., Quliyev, R. A., Babayeva, S. M., & Abbasov, M. A. (2009). The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turkish Journal of Biology*, *33*(1), 1-7. https://doi.org/10.3906/biy-0801-12

2. Capítulo

Efecto del estrés hídrico en parámetros fisiológicos, bioquímicos y rendimiento en papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Criolla Colombia, Criolla Dorada y Criolla Ocarina

Resumen

El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto del estrés hídrico en parámetros fisiológicos, bioquímicos y rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Criolla Colombia (Colombia), Criolla Dorada (Dorada) y Criolla Ocarina (Ocarina). Plantas en inicio de tuberización fueron sometidas a dos tratamientos de disponibilidad hídrica, riego a capacidad de matera (WW) y déficit hídrico por suspensión del riego durante 17 ddt (WD). Los resultados mostraron en las plantas WD a partir de los 5 ddt una disminución en el contenido volumétrico del suelo (47%) lo que causó una disminución significativa en el contenido relativo de agua, el potencial hídrico foliar y la conductancia estomática. Los valores de Fv/Fm en plantas WD solo fueron inferiores a 0.75 a los 17 ddt, indicando que la principal limitación de la fotosíntesis fue estomática. En las plantas WD también se observó un aumento en el contenido relativo de clorofilas por disminución del crecimiento y un aumento en la pérdida de electrolitos y el contenido de malondialdehido debido a la peroxidación lipídica. Como respuesta al estrés en las plantas WD se incrementó el contenido de prolina. El único parámetro que presentó diferencias entre las variedades fue la pérdida de electrolitos y el potencial hídrico. Las plantas WD de todas las variedades presentaron una disminución en el área foliar y la masa seca total y una mayor partición de masa seca a la raíz lo cual causó una disminución en el rendimiento. De acuerdo a la disminución en el rendimiento observada la variedad más sensible al déficit hídrico impuesto fue Dorada y la menos sensible fue Colombia.

Palabras clave: Variedades, estrés, limitación estomática, contenido relativo de agua, potencial hídrico, rendimiento.

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) a nivel mundial es el cuarto cultivo más importante después del trigo, el maíz y el arroz en área sembrada y el tercer alimento de mayor consumo humano con una gran importancia en la seguridad alimentaria (Devaux *et al*., 2014; De Jong, 2016; FAO, 2017). En muchas regiones del mundo, como Latinoamérica, la papa es cultivada de manera intensiva debido a que es un alimento básico en la seguridad alimentaria (Devaux *et al*., 2014). Sin embargo, este cultivo es susceptible al estrés hídrico, el cual causa disminución tanto en el rendimiento como en la calidad de los tubérculos (Tourneux *et al*., 2003a; Mahmud *et al*., 2015a). La sensibilidad de la papa al estrés hídrico se debe en parte a que un 85 % de la longitud total de la raíz se encuentra en los primeros 0.3 m de suelo, lo que resulta en una baja capacidad de transporte de agua (Gregory y Simmons 1992).

No obstante, el efecto del estrés hídrico en el rendimiento de este cultivo depende del momento en que se presente el estrés, duración y severidad del mismo (Boyer, 1983; Jeffery, 1995). La etapa de inicio de tuberización es una de las más sensibles al estrés hídrico ya que se afecta el desarrollo de la planta disminuyéndose además el suministro de fotoasimilados al tubérculo y por tanto el rendimiento del cultivo (Dalla Costa *et al*., 1997; Anithakumari *et al*., 2012; Banik *et al*., 2016).

El estrés hídrico en plantas de papa de la subespecie *tuberosum* causa modificaciones a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico (Mahmud *et al*., 2015b; Banik *et al*., 2016; Rudack *et al*., 2017). El estrés hídrico modifica el estado hídrico de la planta disminuyendo el contenido de agua de la planta causando alteraciones en el funcionamiento de ésta (Mahmud *et al*., 2014; Drapal *et al*., 2016). El déficit hídrico reduce la conductancia estomática debido al cierre estomático, resultando en una menor tasa fotosintética y en un aumento de las especies reactivas de oxígeno (ROS) generado por el desbalance entre las dos fases de la fotosíntesis (Shi *et al*., 2015; Drapal *et al*., 2016). Las ROS causan la degradación de macromoléculas como clorofilas, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos (Pilon *et al*., 2014; Mahmud *et al*., 2015b). De esta manera el aumento de ROS puede producir fotoinhibición afectando la funcionalidad de los fotosistemas, causando una limitación no estomática de la fotosíntesis, esto se ha observado en papa en condiciones de estrés severo (Stiller *et al*., 2008; Li *et al*., 2015). Otro de los blancos de las ROS son las membranas debido a la peroxidación lipídica que modifica la permeabilidad de éstas alterando el metabolismo celular (Li *et al*., 2015; Mahmud *et al*., 2015b). Las modificaciones ya mencionadas causan una disminución en el crecimiento de la planta ya que los procesos de expansión celular se ven limitados por la disminución en el contenido de agua y la pérdida de turgor (Vos y Groenwold, 1988). De otro lado el aumento de la hormona ácido abscísico (ABA) genera un antagonismo con las hormonas de crecimiento lo que inhibe los procesos de división celular (Farooq *et al*., 2009). Los efectos principales del estrés hídrico sobre el crecimiento en plantas de papa son la disminución en área foliar, la altura de planta, la distribución de fotoasimilados y el número y peso de los tubérculos (Tourneux *et al*., 2003; Barra *et al*., 2013).

La respuesta de las plantas al estrés hídrico depende igualmente de la intensidad, la duración y evolución o gradualidad del estrés y consiste en una combinación de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas (Drapal *et al*., 2016; Rudack *et al*., 2017). Una de las primeras respuestas es el ajuste osmótico por la acumulación de moléculas osmóticamente activas que reduce el potencial osmótico de la célula permitiendo la absorción de agua y el mantenimiento de la turgencia celular (Mahmud *et al*., 2015b). En papa se ha reportado que el incremento en la acumulación de prolina favorece la osmorregulación de la planta en estrés hídrico (Martinez y Moreno., 1992; Pilon *et al*., 2014; Mahmud *et al*., 2015b). Además se ha reportado que la prolina actúa como osmoprotector y detoxificador de ROS evitando daños a nivel celular (Benavides *et al*., 2000). También se ha reportado en estrés hídrico el aumento en la producción de proteínas específicas involucradas en diferentes procesos como señalización, protección de moléculas y estructuras y detoxificación de ROS (Vasquez-Robinet *et al*., 2008).

La papa criolla *Solanum tuberosum* grupo Phureja (Huaman y Spoorner, 2002) es una especie diploide que se cultiva ampliamente en los Andes desde el oeste de Venezuela hasta el centro de Bolivia, con un centro importante de diversidad al sur de Colombia y al norte de Ecuador (Ghislain *et al*., 2006). Colombia es considerado el mayor productor, consumidor y exportador de papa criolla

(Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural., 2009; Rodríguez *et al*., 2009). Investigaciones previas han determinado que algunos genotipos diploides son potencialmente valiosos por su resistencia a condiciones de estrés abiótico por altas temperaturas (Gautney y Haynes, 1983; Levy y Veilleux; 2007) y salinidad (Shaterian *et al*., 2005). Sin embargo se han realizado pocos estudios sobre la respuesta de los genotipos diploides al estrés hídrico, encontrándose que la respuesta de éstos es semejante a la de los genotipos tetraploides o que éstos son más sensibles que los genotipos tetraploides (Coleman, 2008; Cabello *et al*., 2012; Gabriel *et al*., 2013).

Recientemente, en Colombia se han desarrollado genotipos nuevos de papa criolla con altos niveles de tolerancia al patógeno *Phytophtora infestans* así como con mejores características nutricionales respecto a niveles de Hierro, Zinc, Calcio, Magnesio y proteína como Ocarina (UN 64) y Dorada (UN 04), con el fin de aumentar el impacto de este cultivo en la seguridad alimentaria (Peña *et al*., 2015), los cuales no han sido estudiados respecto a su respuesta al déficit hídrico. La sensibilidad de la papa criolla al estrés hídrico limita su distribución a áreas con niveles óptimos de precipitación y disponibilidad de riego, reduciendo el área potencial de cultivo de estos genotipos. En estas condiciones es necesario conocer los niveles de tolerancia de los genotipos con mayor interés agronómico en la región Andina. El objetivo de esta investigación fue determinar el efecto del estrés hídrico en parámetros fisiológicos, bioquímicos y de rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) de las variedades Colombia, variedad de mayor importancia comercial en Colombia y las variedades mejoradas Dorada y Ocarina.

Materiales y métodos

Material vegetal y diseño experimental

La investigación se llevó a cabo durante el año 2016 en condiciones de invernadero en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia, a 2600 metros sobre el nivel del mar (msnm). Los tubérculos de *S. tuberosum* grupo Phureja, variedades Colombia, Dorada y Ocarina se sembraron en bolsas plásticas con siete (7) kg de suelo. Cada planta fue fertilizada con 20 g de fertilizante 10-20-20 (N-P-K) de Abocol®. Las plantas fueron regadas todos los días manteniendo un contenido volumétrico de agua (CVAS) óptimo para el crecimiento y desarrollo de las plantas de 30% (Banik *et al*., 2016). La temperatura y la humedad relativa fueron registradas con una estación climática (EL-USB-2, China). Con base en los registros de temperatura y humedad relativa se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) de acuerdo con el método propuesto por Allen *et al*., (1998).

Las plantas fueron sometidas a dos tratamientos de suministro hídrico en el inicio de la tuberización, déficit por suspensión de riego (WD) a los 48 días después de siembra y riego continuo (WW), manteniendo un CVAS del 30%. El periodo de déficit hídrico fue aplicado por 17 días.

Se utilizó un Diseño Completamente al Azar (DCA) con tres repeticiones y una unidad experimental de 2 plantas para las mediciones fisiológicas y 4 para rendimiento en un arreglo factorial en parcelas divididas (PD), donde la parcela principal correspondió a la condición hídrica y las sub-parcelas a la variedad. Las mediciones se hicieron a los 5 días de tratamiento (ddt), 8 ddt, 11 ddt, 14 ddt y 17 ddt.

Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar

EL CVAS fue medido a las 6.00 h con un reflectómetro de dominio en el tiempo (FIELDSCOUT - TDR 300, Soil Moisture Equipment Corp., USA) a 20 cm de profundidad en el suelo. El contenido relativo de agua (CRA) fue medido de acuerdo a Anithakumari et al. (2012) usando la siguiente ecuación:

$$\text{CRA}\ (\%) = \frac{\text{FW} - \text{DW}}{\text{TW} - \text{DW}} \text{X}100$$

Donde FW = peso fresco de la hoja, TW = peso hidratado de la hoja y DW = peso seco de la hoja.

El potencial hídrico foliar (Ψh) fue medido al amanecer (3.30 h – 5.00 h) en hojas completamente expandidas del tercio superior de la planta, en seis plantas por tratamiento. El Ψh fue medido con una cámara de presión Scholander (PMS Model 615, CA, USA).

Conductancia estomática

La conductancia estomática (gs) fue medida con un porómetro (SC-1, Decagon Device, USA). Las mediciones fueron realizadas sobre el foliolo terminal en una hoja del tercio superior en seis plantas por tratamiento, entre las 9.00 h y 11.30 h.

Eficiencia cuántica del fotosistema II

Las mediciones de la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) se realizaron en condiciones de oscuridad y las moléculas de clorofila fueron excitadas por 0,8 s con 1500 μmol m^{-2} s^{-1} usando luz actínica con un Junior-PAM de fluorescencia modulada (Walz®, GmbH Effeltrich, Alemania). Las mediciones se realizaron sobre el foliolo terminal en una hoja completamente expandidas del tercio superior de la planta en seis plantas por tratamiento.

Contenido de clorofilas

El contenido relativo de clorofilas se determinó con un medidor portátil de clorofilas (Konica Minolta SPAD-502 plus, Japón), sobre el foliolo terminal en una hoja del tercio superior en seis plantas por tratamiento. Se promediaron cinco mediciones por hoja.

Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido

La estabilidad de membranas se determinó a partir de la medición de la pérdida de electrolitos (PE), siguiendo el método propuesto por Valentovic *et al*., (2016) con algunas modificaciones. Se midió sobre el foliolo terminal de una hoja completamente expandida del tercio superior de seis plantas por tratamiento. Se tomaron diez discos de hoja de 2.5 mm de diámetro y se colocaron en un tubo falcón con 10 mL de agua desionizada. La conductividad eléctrica (CE) fue registrada con un conductimetro (HI 9835 Hanna® - ICT, SL) a las seis horas de incubación (CE1), luego las muestras se calentaron en baño de maría a 95°C durante 20 min y al alcanzar temperatura ambiente se midió de nuevo la CE (CE2). La PE se definió con base en la ecuación: PE(%)= (CE1/CE2)x100. El contenido de malondialdehido (MDA) se determinó según la metodología propuesta por Wang *et al*., (2013) sobre muestras de tejido foliar en seis plantas por tratamiento con sus respectivos triplicados técnicos.

Hojas del tercio superior fueron maceradas con nitrógeno líquido y almacenadas a -80 °C hasta el momento de la determinación. 500 mg de tejido foliar fueron mezclados con 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) (10% p/v), posteriormente se centrifugó a 4951 g a 10 °C por 30 minutos. A 1 mL de sobrenadante se le adicionaron 4 mL de ácido tiobarbiturico (TBA) (0,5% p/v, TCA al 10% v/v). La mezcla se calentó a 95 °C por 30 min y se enfrió con agua hielo, centrifugando nuevamente a 5000 rpm por 15 min para obtener el sobrenadante. La absorbancia se determinó a 450 nm, 532 nm y 600 nm en un espectrofotómetro, usando como blanco TCA (10% p/v). El contenido de MDA se calculó mediante la fórmula:

$$\text{cMDA } (\mu\text{mol mL} - 1\ ) = 6{,}45 \text{ x } (\text{A532} - \text{A600}) - \ 0{,}56 \text{ x A450}$$

Donde A 450, A532 y A600 son las absorbancias a 450, 532 y 600 nm, se expresa como micromolas por gramo de tejido fresco (µmol g^{-1} PF).

Contenido de prolina

El contenido de prolina se determinó usando el método descrito por Bates *et al*., (1973), con modificaciones sobre muestras de tejido foliar en seis plantas por tratamiento con sus respectivos triplicados técnicos. Hojas del tercio superior fueron maceradas con nitrógeno líquido y almacenadas a -80°C hasta el momento de la determinación. 400 mg de tejido foliar se mezclaron durante media hora con 5 mL de ácido sulfosalicílico (3% p/v), luego se centrifugó a 4951 g a 10 °C por 30 min. Se tomó 1 mL de sobrenadante y se mezcló con 1 mL de ninhidrina (0,1 N) y 1 mL de ácido acético glacial, se agitó por 20 s y se incubó durante una hora a 97°C. La reacción se detuvo colocando las muestras en agua-hielo. Se agregaron a la mezcla de reacción 3 mL de tolueno, agitando fuertemente por 30 s y dejando en reposo en oscuridad por 30 min. La absorbancia se leyó en un espectrofotómetro a 520 nm. El contenido de prolina se expresó como microgramo por miligramo de peso fresco (µg mg^{-1} PF).

Área foliar

Esta medición se realizó a los 17 ddt y en seis plantas por tratamiento. con un medidor de área foliar (LI-3100C Medidor de Área, USA).

Acumulación y distribución de masa seca

Se determinó la masa seca (MS) de la raíz (MSr), tallo (MSt), hojas (MDh), botones florales (MSb) y tubérculos (MSt) al final del periodo de estrés para cada tratamiento en seis plantas por tratamiento. Con los datos de peso se determinó la relación raíz parte aérea R/S. La determinación se realizó los 17 ddt. Para la obtención de la masa seca el material vegetal se colocó en una incubadora (Termolvne®, USA) a 60 °C hasta obtener peso seco constante.

Rendimiento

Se determinó el peso fresco (PF) de los tubérculos por planta al final del ciclo del cultivo en doce plantas por tratamiento.. Posteriormente, se determinó la disminución del rendimiento en las plantas

sometidas a déficit hídrico (WD) como porcentaje con respecto a las plantas bien regadas (WW) para cada tratamiento.

Análisis de datos

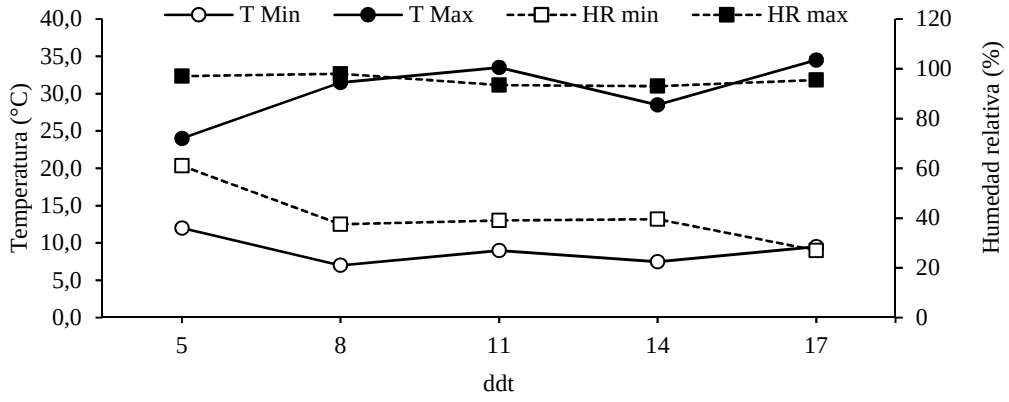
El efecto de los tratamientos sobre las variables fue evaluado a través de un ANOVA con medidas repetidas en el tiempo utilizando como factor entre sujetos los tratamientos de riego (WW y WD) y variedades (Colombia, Dorada, Ocarina) a partir del procedimiento PROC MIXED del software SAS 9.4 (Littell *et al*., 1998). Las medias fueron analizadas con la prueba de rango múltiple de Tukey ($p \leq 0,05$) para medidas repetidas. Previamente se revisaron los supuestos de normalidad de residuos y se probaron diferentes estructuras para la matriz del error, seleccionado finalmente por criterio de información BIC la estructura autoregresiva de primer orden AR (1) (Harold Lindman, 1992).

Resultados y discusión

Parámetros climáticos

Durante los 17 días de evaluación se registró una temperatura mínima de 9.0 ± 1.9 ˚C y máxima de 30.4 ± 4.2˚C, con una humedad relativa entre 40.8 ± 12.4 % y 95.4 ± 2.2 %. La temperatura promedio fue de 19.7°C y la humedad relativa promedio de 68.1%. El déficit de presión de vapor (DPV), a excepción del 5 ddt presentó valores superiores a 1 kPa durante todo el periodo de evaluación. Los valores máximos fueron de 2.0 kPa y los mínimos de 0.6 kPa (Fig.1). Un DPV superior a 1 kPa, indica que hay un gradiente de déficit de presión de vapor alto entre la hoja y el aire, lo que le permite a las plantas mantener la transpiración.

a



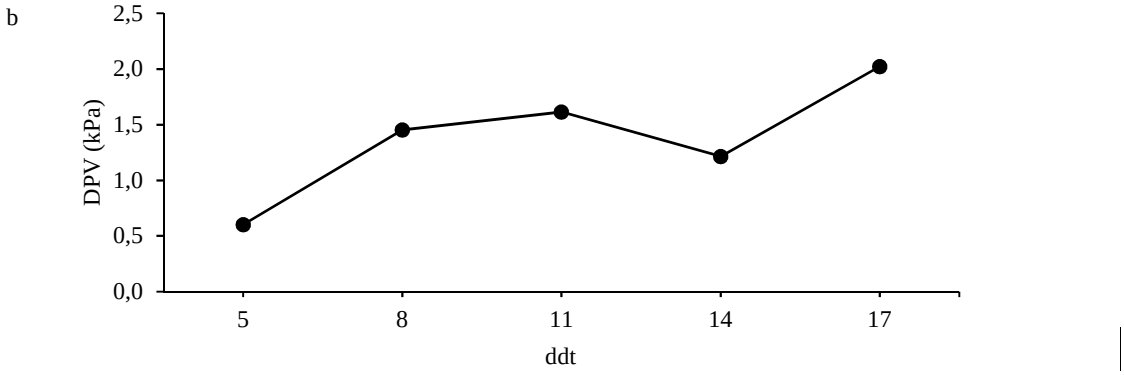


Figura 1.Parámetros climáticos del invernadero para la evaluación de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja), variedades Colombia, Dorada y Ocarina sometidas a déficit hídrico. a). Temperatura mínima (T min) y máxima (T max) en grados centígrados (°C), humedad relativa mínima (HR min) y máxima (HR max) en porcentaje (%). b). Déficit de presión de vapor (DPV) en kilopascales (kPa). Días después de tratamiento (ddt).

Contenido de agua en el suelo

El CVAS se mantuvo cerca al 30% en las plantas WW durante todo el ciclo de cultivo sin diferencias significativas entre variedades. En las plantas WD a los 5 ddt el CVAS disminuyó significativamente un 47% después de cual disminuyó un 72% a los 17 ddt sin diferencias entre variedades (Fig. 2). Los valores para WW en las tres variedades fueron similares a los reportados para plantas bien regadas en condiciones semicontroladas (Banik *et al*., 2016). La reducción en el CVAS en el tratamiento WD indica que las plantas estuvieron sometidas a estrés hídrico. Según Van Loon, (1981) y Obidiegwu *et al*., (2015), para lograr un rendimiento óptimo en papa, la disponibilidad de agua en el suelo no debe ser inferior al 50% de la capacidad de campo. Los cambios observados en la disponibilidad de agua se pueden asociar con alteraciones a nivel fisiológico y bioquímico que afectan negativamente el crecimiento y rendimiento de las plantas (Tourneux *et al*., 2003; Dalla Costa *et al*. 2013).

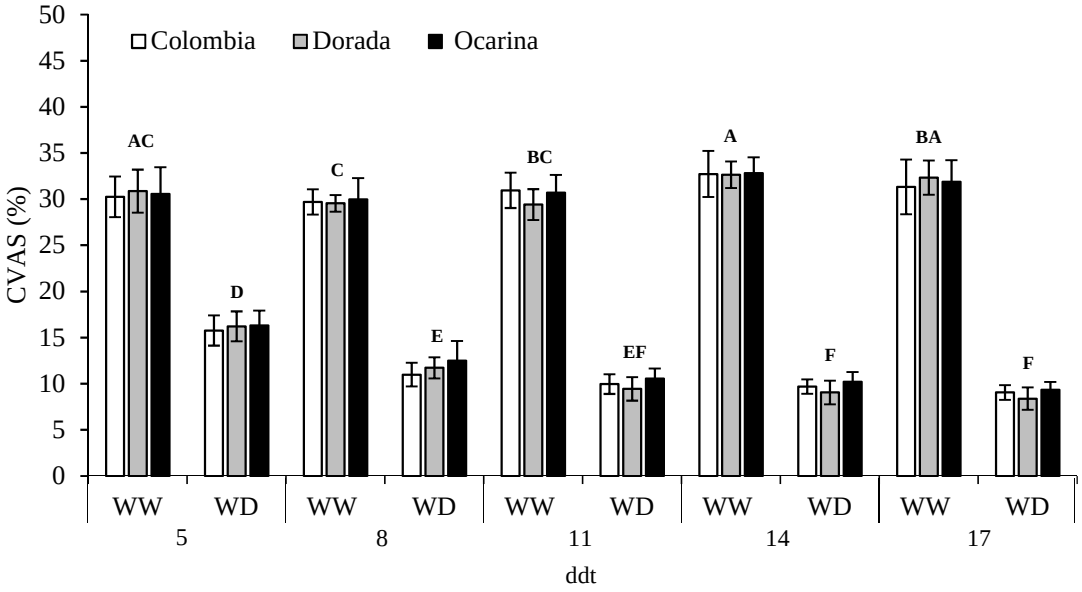


Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%)

Contenido relativo de agua

El CRA es un indicador del estado hídrico de fácil medición y que permite determinar el nivel de estrés hídrico presente en la planta (Hsiao, 1973; Anjum *et al*., 2011; Kalina *et al*., 2016). En las plantas WW el CRA estuvo en promedio en 90% durante el periodo de déficit hídrico, sin diferencias significativas entre variedades. En las plantas WD a los 5 ddt el CRA disminuyó a 81%, a los 8 ddt a 70%, a los 11 ddt a 64% y a los 17 ddt disminuyó un 57% respecto a las plantas WW, esta disminución fue proporcional al aumento en el periodo de déficit hídrico (Fig. 3a).

De acuerdo a Hsiao, (1973), estos resultados sugieren que a los 5 ddt se presentó un estrés leve, a los 8 ddt un estrés moderado y a partir de los 11 ddt el estrés fue severo en las tres variedades. Aunque el CVAS disminuyó drásticamente a los 5 ddt (47%) solo a los 11 ddt las plantas censaron un estrés severo indicado por el CRA, esto sugiere que las variedades desarrollaron de manera temprana mecanismos para retener o absorber agua.

En condiciones de estrés hídrico la disminución en el CRA indica disminución en el contenido hídrico foliar, lo que puede afectar parámetros como la conductancia estomática (Lawlor y Cornic, 2002; Anjum *et al*., 2011), la fotosíntesis (Basu *et al*., 1998) y el crecimiento de las plantas al alterar el potencial de turgor (Yactayo *et al*., 2013). Según Lawlor y Cornic, (2002) un CRA superior al 75% no causa cambios significativos en la fotosíntesis, mientras que un CRA inferior a 75% puede inhibir drásticamente la fotosíntesis debido al incremento de la transferencia de electrones al O_2 y por tanto a la formación de ROS.

Potencial hídrico foliar

El Ψh indica el estado de energía del agua en la planta y determina su movimiento a través del sistema suelo-planta-atmósfera (Vos y Groenwold, 1988; Jones *et al*., 2007). El Ψh en las plantas WD fue significativamente menor (-0.57 a -1.74 MPa) respecto al tratamiento WW (-0.20 a -0.24). En las plantas WD el Ψh de la variedad Colombia fue significativamente menor a los 8 ddt (-0.86 MPa) en comparación con Dorada y Ocarina (0.71 MPa) y a los 11 ddt (-1.31 MPa) con respecto a Dorada (-1.18 MPa) (Fig. 3b). En las plantas WD a los 5 ddt se observó una disminución marcada en el Ψh (0.57 MPa) en las tres variedades debido a la disminución que se presentó en el CVAS (47%) que indica con base en el CRA (81%) un estrés hídrico leve (Fig. 3b). Después de los 5 ddt tanto el CRA y como el Ψh disminuyeron gradualmente con respecto al aumento en el periodo de déficit hídrico.

Los Ψh en las plantas WW presentados en este estudio para las tres variedades son semejantes a los reportados por Munns y Pearson (1974) en plantas de papa bien regadas e indican un estado hídrico óptimo (Campbell *et al*., 1976; Vos y Groenwold 1989; Basu *et al*., 1998). En condiciones de déficit

hídrico aquí se observó que el Ψh y el CRA presentan una tendencia a disminuir con la intensidad del estrés hídrico como ha sido reportado para papa (Levi, 1983; Liu *et al*., 2005). Gandar y Tanner (1976) y Jefferies (1995) reportaron que en plantas de papa se ha encontrado que una disminución del Ψh a valores inferiores a -0.5 MPa y -1.0 MPa, pueden inhibir por completo la expansión foliar y el crecimiento de los tubérculos. La inhibición en el crecimiento está asociada a la disminución de la conductancia estomática, de la tasa fotosintética y de la translocación de fotoasimilados (Munns y Pearson, 1974; Vos y Oyarzún, 1987; Basu *et al*., 1998).

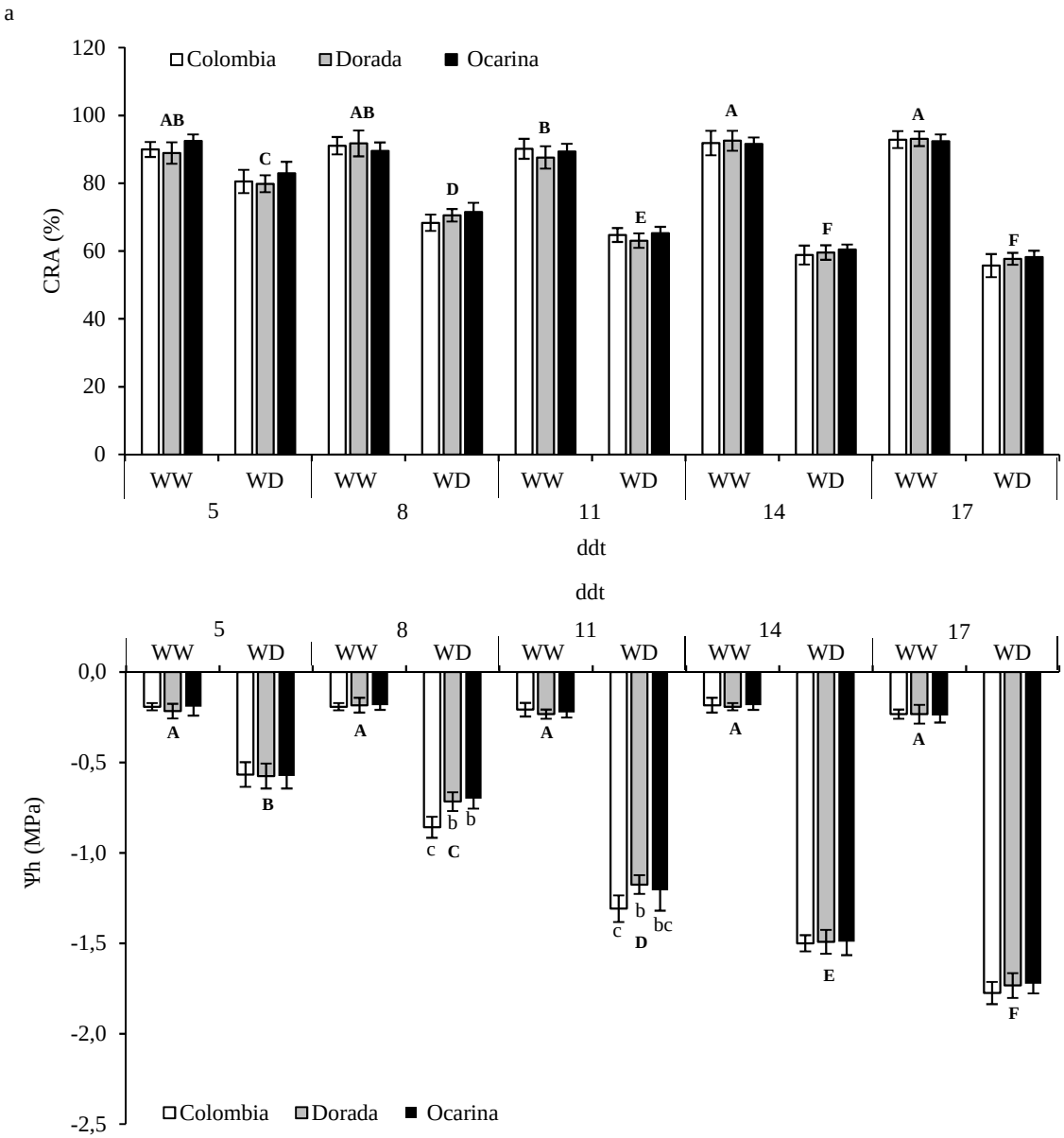


Figura 3. Contenido relativo de agua foliar (CRA) (a) y Potencial hídrico foliar (Ψh) (b) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las

variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Conductancia estomática

El cierre estomático es la respuesta más temprana a la disminución en la disponibilidad de agua en el suelo y es la principal limitación de la fotosíntesis en un estrés hídrico leve y moderado (Flexas y Medrano, 2001; Lawlor y Cornic *et al*., 2002; Levy *et al*., 2013). La gs fue significativamente menor (0.265 a 0.008 mol $m^{-2}s^{-1}$) para las plantas WD respecto a las plantas WW (0,455 a 0,761 mol $m^{-2}s^{-1}$), sin diferencias significativas entre variedades. Aquí se observó una disminución marcada en la gs para las plantas WD tanto a los 5 ddt (0.265 mol $m^{-2}s^{-1}$) como a los 8 ddt (0.012 mol $m^{-2}s^{-1}$). A partir de los 8 ddt la gs no presentó diferencias significativas con respecto al aumento de la reducción en el CRA en el periodo de déficit hídrico (Fig. 4).

Los valores de gs encontrados en condiciones WW fueron semejantes a los reportados por Topbjerg *et al*., (2014) en plantas de papa a capacidad de campo e indican un estado hídrico y metabólico óptimo. La rápida y marcada disminución de la gs que se presentó en los primeros días de déficit hídrico indican que la gs en estas variedades es altamente sensible a la disminución en la disponibilidad hídrica (Farquhar y Sharkey, 1982; Martínez y Moreno, 1992; Liu *et al*., 2005). La rápida disminución de la gs se relaciona con la disminución en el CRA y el Ψh observada aquí. De acuerdo con Liu *et al*. (2005) en papa las raíces actúan como sensores primarios del déficit hídrico, incrementando el contenido de ABA que señaliza el cierre de estomas en la parte aérea.

Según, Dalla Costa *et al*., (1997) y Liu *et al.*, (2005) en papa la pérdida de agua por transpiración es limitada por el cierre estomático a potenciales hídricos relativamente altos en la hoja (-0.4 MPa, -0.6 MPa). El cierre estomático temprano observado para las tres variedades puede relacionarse con un comportamiento isohídrico como estrategia para no perder agua en condiciones de déficit hídrico (Obidiegwu *et al*., 2015). Igualmente el cierre estomático indicado por la rápida disminución de la gs, como el observado aquí, sugiere una limitación estomática temprana de la fotosíntesis (Van Loon, 1981; MacKerron y Jefferies, 1988; Martínez y Moreno, 1992).

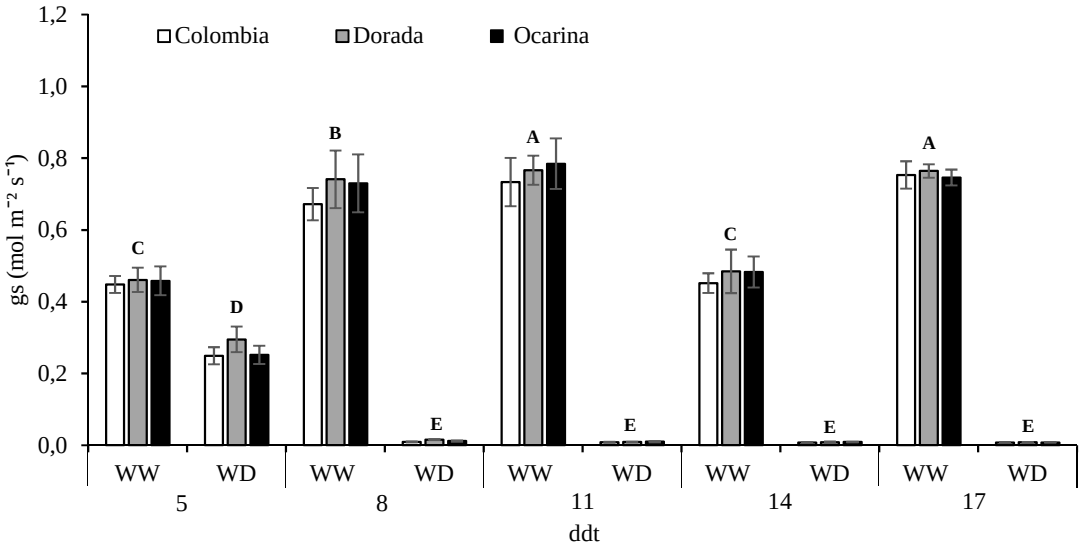


Figura 4. Conductancia estomática (gs) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Eficiencia cuántica del fotosistema II

La medición de la eficiencia cuántica del fotosistema II determinada a través de la relación Fv/Fm es un indicador clave del estado del PSII (Nordenkampf *et al*., 1989). El valor de Fv/Fm en las plantas WW y en las plantas WD hasta los 11 ddt fue superior a 0.80 (Fig. 5). Sin embargo Fv/Fm fue menor de 0.8 en las plantas WD a los días 14 ddt (0.75) y a los 17 ddt (0.70) sin diferencias significativas entre variedades. Estos datos sugieren que solo hubo un daño muy leve a nivel del PSII a los 17 ddt en las plantas WD. Se ha reportado que valores entre 0.75 y 0.85 en la relación Fv/Fm indican ausencia de daño en el PSII, mientras que valores inferiores a 0.75 indican un daño por fotoinhibición causado por una condición de estrés (Nordenkampf *et al*., 1989; Van der Mescht *et al*., 1999; Maxwell y Johnson, 2000). Sin embargo, otros autores como Mane *et al*., (2008) plantean que valores inferiores a 0.80 son indicadores de daño en el PSII. La disminución del Fv/Fm abajo del 0.8 se presentó a partir de los 14 ddt cuando las plantas de las tres variedades presentaron una CRA de 60% o inferior, es decir con un déficit relativo de agua (DRA) cercano al 40% (Fig.3). Estos resultados concuerdan con lo reportado en papa en donde el rendimiento cuántico del fotosistema II es insensible a un DRA inferior al 40 % (Stiller *et al*., 2008; Tourneux *et al*., 1995; Tourneux *et al*., 2003). Igualmente pequeñas disminuciones en Fv/Fm, no inferiores a 0.7, podrían estar asociadas en papa a tolerancia al estrés hídrico como lo reportan algunos autores (Van der Mescht *et al*., 1999 y Mani y Hannachi, 2015). La baja disminución en Fv/Fm observada aquí para las tres variedades evaluadas sugiere que las plantas desarrollan mecanismos tempranos de defensa antioxidante y protección, como se ha reportado en otras plantas (Shi *et al*., 2015). Los datos también sugieren que para las tres variedades la principal limitante de la fotosíntesis fue de tipo estomático, aunque de acuerdo al CRA a partir de

los 11 ddt el estrés impuesto fue severo. En condiciones de estrés hídrico se ha reportado que la baja disponibilidad de CO_2 debida al cierre estomático es la principal limitación en estrés leve y moderado mientras que en estrés severo pueden haber limitaciones no estomáticas causadas por daño en el PSII (Lu y Zhang, 1998; Tourneux *et al*., 2003). Aunque en este estudio las tres variedades presentaron valores de gs inferiores a 0.1 mol $m^{-2}s^{-1}$ a partir de los 11 ddt (Fig 4) aparentemente no estuvieron relacionados con daños a nivel fotoquímico a diferencia de lo descrito por Stiller *et al*., (2008) en papa.

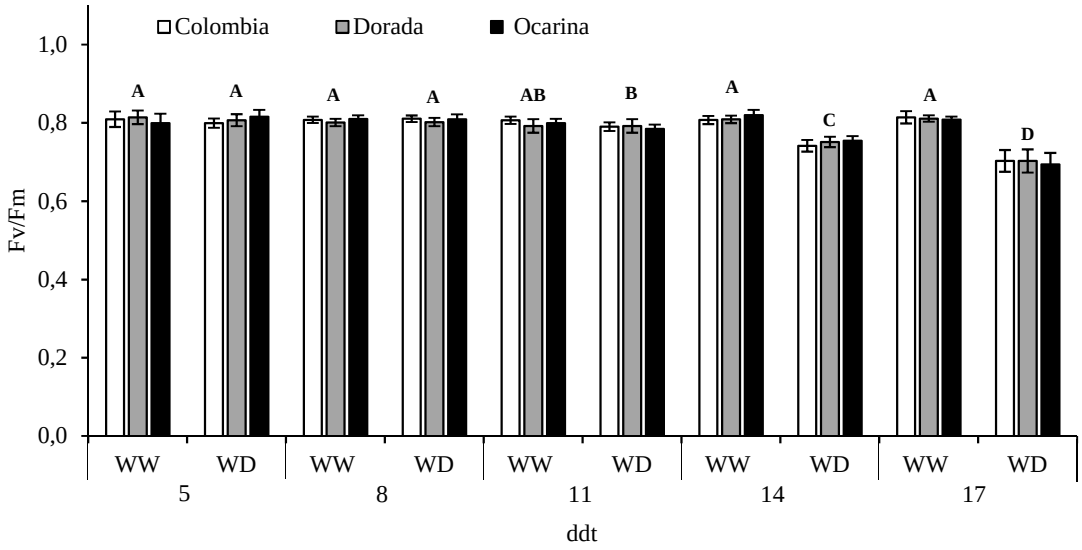


Figura 5. Eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Contenido relativo de clorofilas

Las clorofilas son pigmentos fotosintéticos esenciales en la cosecha de luz y la producción de moléculas con poder reductor como ATP y NADPH en el cloroplasto (Anjum *et al*., 2011; Mahmud *et al*., 2015). Para las plantas WD se presentó un aumento en el CRC (46 - 57 Unidades SPAD) respecto al tratamiento WW (41 a 42 Unidades SPAD), sin presentarse diferencias significativas entre variedades (Fig. 6). El aumento en el CRC en las tres variedades se presentó de manera temprana a los 5 ddt, cuando el CRA disminuyó a valores de 81% que indicaron un estrés leve. A los 8 ddt el contenido de clorofilas en las plantas WD aumentó a 54 Unidades SPAD, mientras que a los 11 ddt, en condiciones de estrés severo, alcanzó valores de 57 Unidades SPAD, manteniéndose sin diferencias hasta los 17 ddt. Este aumento en la CRC incrementó la intensidad de color verde en las hojas, lo cual coincide con lo observado por Rolando *et al*. (2015) en plantas de papa en condiciones de estrés hídrico.

El aumento en el contenido de clorofilas observado aquí para las tres variedades se debe a la disminución en el crecimiento que se presentó (Fig. 8a) lo que causó la concentración de estas moléculas en la hoja. Para genotipos diploides se había reportado por Anithakumari *et al*., (2012) una disminución en el contenido clorofilas en condiciones de estrés hídrico, sin embargo aquí se encontró un aumento. Datos semejantes, a los encontrados aquí han sido reportados en variedades tetraploides de papa (Teixeira *et al*., 2007; Rolando *et al*., 2015; Rudack *et al*., 2017). En estas condiciones el aumento en el contenido de clorofilas puede estar asociado a la susceptibilidad de estas variedades al estrés. La disminución del crecimiento durante el estrés hídrico está relacionada tanto con la perdida de turgor, como con el aumento del ABA, hormona antagonista de las principales hormonas de crecimiento (Vos y Groenwold, 1988; Farooq *et al*., 2009). Por otra parte, en papa también se ha reportado en condiciones de estrés hídrico una disminución en el contenido de clorofilas como resultado de la degradación de estos pigmentos, de esta manera su aumento no asociado a disminución del crecimiento se ha asociado con la tolerancia al déficit hídrico (Van der Mescht *et al*., 2009, Mahmud *et al*., 2014; Mahmud *et al*., 2015).

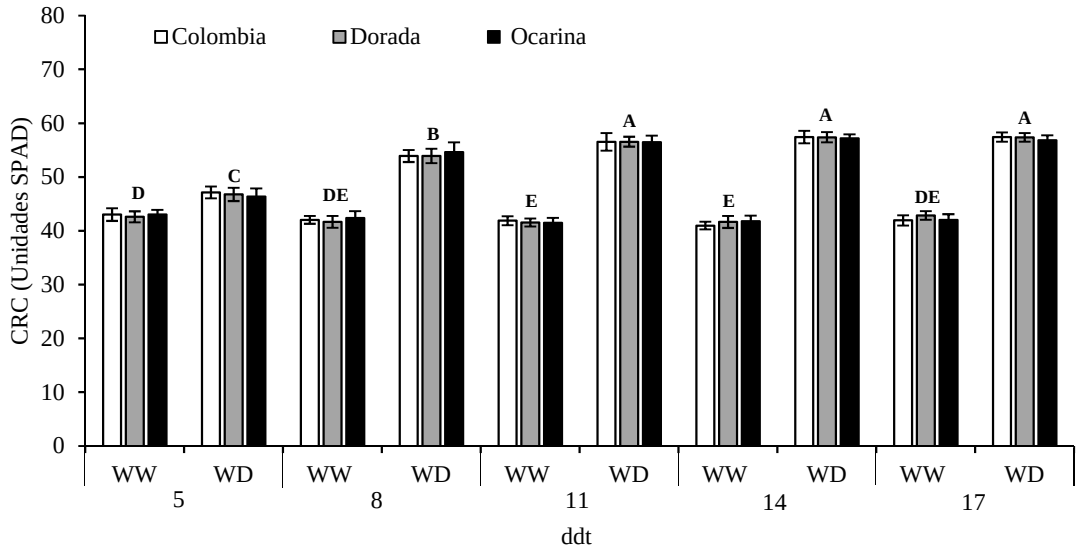


Figura 6. Contenido relativo de clorofilas (CRC) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Perdida de electrolitos y contenido de malondialdehido

El aumento de las ROS, causado por el desbalance entre las fases de la fotosíntesis debido al cierre estomático causa peroxidación lipídica y cambio en la permeabilidad de las membranas, aumentando la perdida de electrolitos y la producción de MDA (Lima *et al*., 2002; Cruz de Carvalho, 2008; Shi *et al*., 2015). La PE en las tres variedades incrementó a partir de los 8 ddt en las plantas WD (26% - 41%) respecto al tratamiento WW (20% – 22%), siendo significativamente mayor para Colombia a

los 11 ddt (35%) respecto a Ocarina (31%) y a los 17 ddt (46%) respecto a Dorada (38%) y Ocarina (40%) (Fig. 7). El contenido de MDA en las tres variedades en el tratamiento WD incrementó significativamente de los 8 ddt (1,32 µmol g^{-1} PF - 1,46 µmol g^{-1} PF) a los 17 ddt (3,05 µmol g^{-1} PF - 3,24 µmol g^{-1} PF) respecto al tratamiento WW (1,03 µmol g^{-1} PF - 1,13 µmol g^{-1} PF) (Tabla 1). Tanto el aumento en la PE como en el contenido de MDA observado en las tres variedades se debe al daño en las membranas causado por el aumento de las ROS generado por el estrés hídrico. En papa el incremento de MDA y la pérdida de electrolitos en condiciones de estrés hídrico se consideran indicadores de la pérdida de estabilidad de membranas causada por el incremento de ROS (Ahmad *et al*., 2008; Li *et al*., 2015; Szalonek *et al*., 2015). Los datos también sugieren que hubo un incremento de ROS acorde a la intensidad del estrés, como ha sido reportado en otras plantas (Ctaowdhury y Chondhuri, 1985). Los mayores niveles de PE encontrados en Colombia pueden estar relacionadas con un aumento diferencial en los mecanismos de defensa antioxidantes y de protección entre las variedades. Los datos observados aquí sugieren que este incremento en las ROS debido al estrés, aunque causó peroxidación lipídica en la membranas, no causó un daño importante a nivel del PSII ya que la relación Fv/Fm no presentó valores inferiores a 0.70 (Fig 5). Esto sugiere que durante el estrés las plantas de las tres variedades generaron mecanismos eficientes de protección del PSII, como aumento del sistema antioxidante y de moléculas protectoras (Mane *et al*., 2008).

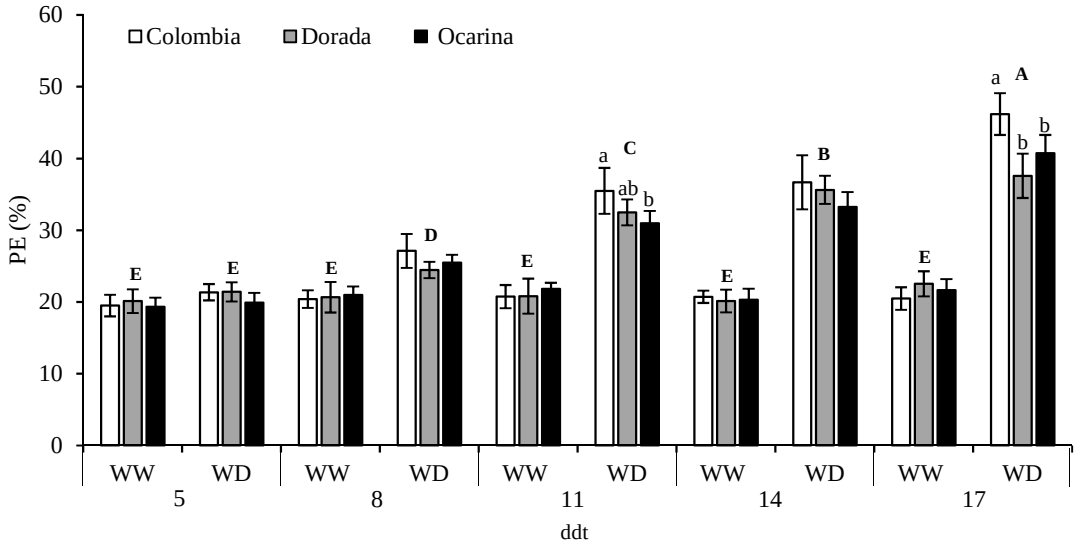


Figura 7. Pérdida de electrolitos (PE %) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 5, 8 11, 14 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Tabla 1.Contenido de malondialdehido (MDA) y Prolina (Pro) en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 8 y 17 días de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 6 repeticiones. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos y solo se colocan cuando hay diferencias entre las variedades. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo.

Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

ddt	Variedad	MDA µmol g ¹ PF		Pro µg g ¹ PF	
8 WW	Colombia	1,06		23,5	
	Dorada	1,13	**C**	22,3	**C**
	Ocarina	1,11		22,4	
8 WD	Colombia	1,46		1181,8	
	Dorada	1,32	**B**	1366,5	**B**
	Ocarina	1,35		1256,1	
17 WW	Colombia	1,03		26,5	
	Dorada	1,09	**C**	23,3	**C**
	Ocarina	1,10		26,5	
17 WD	Colombia	3,09		1830,1	
	Dorada	3,05	**A**	1833,1	**A**
	Ocarina	3,24		1943,4	

Contenido de prolina

Una de las primeras respuestas al estrés hídrico es la acumulación de osmolitos compatibles como la prolina que además de hacer ajuste osmótico funcionan como moléculas protectoras y antioxidantes (Hayat et al., 2014; Mahmud et al., 2015b). El tratamiento WD causó un incremento significativo de prolina equivalente a 55 veces más (1268 µg g^{-1} PF) y 73 veces más (1868 µg g^{-1} PF) que el tratamiento WW (22,7 - 25,4 µg g^{-1} PF) a los 8 ddt y 17 ddt, respectivamente, sin diferencias significativas entre variedades (Tabla 1).

En las plantas WD el incremento de prolina fue directamente proporcional a la disminución del Ψh en las tres variedades, lo que sugiere que posiblemente las plantas hicieron ajuste osmótico, lo que les permitió mantener el CRA entre 64% y 57%, aún en condiciones de estrés severo. De acuerdo con Sing *et al*., (2000) una mayor concentración de solutos en el simplasto puede contribuir a mantener el turgor a bajos potenciales hídricos, permitiéndole a la planta absorber agua aun cuando el contenido de agua en el suelo sea crítico. Por otra parte, el incremento significativo de prolina observado sugiere que prolina pudo contribuir a contrarrestar el daño causado por ROS protegiendo tanto las membranas como el PSII del daño oxidativo (Mane *et al*., 2008). De esta manera la síntesis de prolina es un mecanismo de respuesta al estrés hídrico importante en estas variedades y que es reportado aquí por primera vez. En papa se ha reportado la presencia de osmorregulación por el incremento en la acumulación de prolina en estrés hídrico (Pilon *et al*., 2014; Mahmud *et al*., 2015b). También se ha reportado en papa que la prolina actúa como osmoprotector estabilizando la estructura de las proteínas, además de contribuir a la detoxificación de ROS (Benavides *et al*., 2000; Rudack *et al*., 2017). En papa se ha encontrado que el contenido de prolina en estrés hídrico puede ser 50 veces superior al que se presenta en condiciones de riego (Rudack *et al*., 2017). De otro lado la prolina constituye una reserva de carbono y nitrógeno que contribuye a la recuperación de las plantas una vez

terminado el estrés facilitando la rápida activación de su metabolismo (Barnett y Naylor 1966; Singh *et al*., 1973; Sing *et al*., 2000).

Área foliar, acumulación y distribución de masa seca

El déficit hídrico disminuye tanto la actividad fotosintética como la turgencia en las plantas, lo cual causa una disminución en el crecimiento de éstas (Levy, 1983; Dalla Costa., 1997). En plantas WD a los 17 ddt se presentó una disminución significativa en el área foliar (1426 cm^2) y en la masa seca total (53 g) respecto al tratamiento WW (8826 cm^2; 81 g) sin diferencias significativas entre variedades (Fig. 8a-8b).

La relación R/S fue significativamente menor en las plantas WD (0.81 - 0.69) que en las plantas WW (0.38 – 0.50) pero sin diferencias significativas entre variedades (Fig 8c). La distribución de MS fue diferente en el tratamiento WD respecto al WW. Para las tres variedades en WD hubo una mayor partición de MS hacia la raíz (35% - 40%) y una menor partición hacia hojas (17% - 22%) y tubérculos (13% - 12%) respecto a las WW donde la partición a raíz fue de 22% - 26%, a hojas de 23% - 28% y a tubérculos de 16% - 23% (Fig. 8d).

Tanto la disminución en el área foliar como en la biomasa total en condiciones WD se debe a la disminución significativa observada tanto en el contenido de agua como en la conductancia estomática que se presentó a partir de los 8 ddt. Lo datos sugieren que las tres variedades presentaron de manera temprana una limitación estomática de la fotosíntesis que redujo de manera significativa la producción de fotoasimilados y por tanto la masa seca total de las plantas (Van Loon, 1981; Dalla Costa *et al*., 1997).Según lo reportado por Gandar y Tanner (1976) en papa el crecimiento por elongación en las hojas se disminuye con reducciones del Ψh a valores de -0.4 MPa y se inhibe completamente con valores de Ψh inferiores a - 0.5 MPa. En el tratamiento WD se presentaron valores de Ψh inferiores a -0.5 MPa en las tres variedades a partir de los 5 ddt, junto con una reducción de la gs de un 98% desde los 8 ddt. Estos resultados muestran que en condiciones de WD el déficit hídrico inhibió procesos como la expansión celular y la acumulación de biomasa (Rolando *et al*., 2015; Mahmud *et al*., 2015a). En este estudio también se observó en condiciones WD una alta producción del aminoácido no proteico prolina cuya síntesis requiere tanto esqueletos carbonados como nitrógeno que también son requeridos para el crecimiento de la planta. También se ha reportado que el aumento de ABA durante el estrés hídrico, además de señalizar el cierre estomático y la síntesis de moléculas de defensa, genera antagonismo con otras hormonas como giberelinas y citoquininas, que son indispensables en los procesos de crecimiento por elongación y división celular (Farooq *et al*., 2009). En papa se ha reportado que el déficit hídrico reduce el crecimiento de las plantas y altera la distribución de compuestos de carbono (Jefferies y Mackerron, 1989; Jefferies, 1993).

La mayor partición de MS hacia las raíces en plantas WD de las tres variedades, la cual generó una relación R/S más alta, se debe a un aumento en la MS de las raíces generado por la elongación de éstas como una respuesta para aumentar la exploración del suelo y así obtener agua (Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003). La mayor elongación de las raíces ha sido considerada por muchos autores como un rasgo de sensibilidad al estrés debido a que genera una menor partición de MS tanto a hojas como a tubérculos como se observó en este estudio para las tres variedades (Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003a)

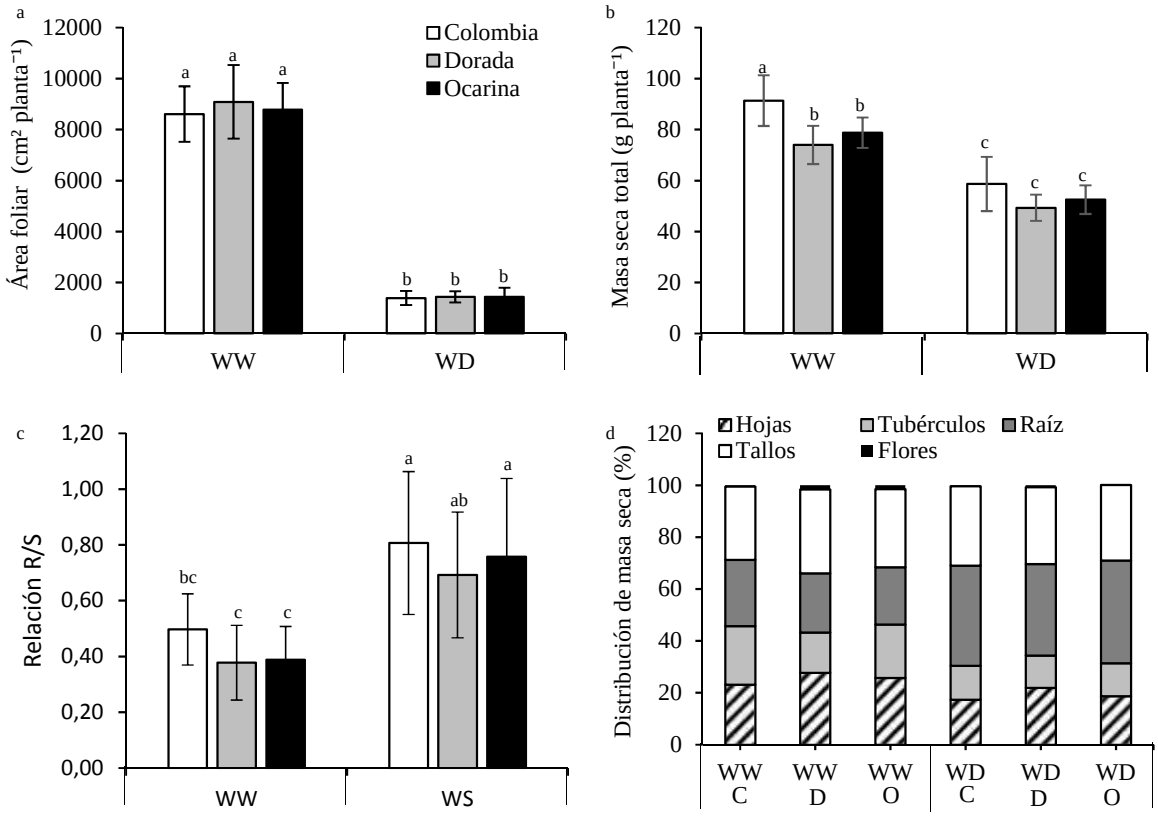


Figura 8. Parámetros de crecimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia (C), Dorada (D)y Ocarina (O) en condiciones de riego (WW) y déficit hídrico (WD) a los 17 días de tratamiento (ddt). (a) Área foliar (cm²). (b) Masa seca total. (c) Relación raíz/Parte aérea (R/S). (d) Distribución de masa seca. Los datos muestran los promedios de 12 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Letras mayúsculas indican diferencias entre tratamientos y días de muestreo. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Rendimiento

El rendimiento en papa ha sido considerado como un indicativo de la tolerancia al estrés hídrico (Tourneux *et al*., 2003). El rendimiento disminuyó de manera significativa en las plantas WD en las tres variedades con respeto al tratamiento WW (Tabla 2). Para la variedad Colombia la disminución en el rendimiento fue del 37%, para la variedad Dorada de 45% y para la variedad Ocarina un 41% (Tabla 2). La disminución en el rendimiento observada aquí se debe a que el estrés impuesto a las plantas fue severo lo que causó una limitación estomática de la fotosíntesis y un cambio en la partición de fotoasimilados. En papa se ha observado que el efecto del estrés hídrico en el rendimiento y el grado de tolerancia de las plantas depende de la etapa fenológica, duración y severidad en que se presente el estrés (Banik *et al*., 2016). En genotipos tetraploides de papa se ha reportado que la etapa más susceptible al estrés hídrico es el inicio de tuberización debido a la demanda de fotoasimilados para la formación y desarrollo de los tubérculos (Mackerron y Jeffeies, 1986; Dalla Costa *et al*., 1997; Anithakumari *et al*., 2012; Banik *et al*., 2016). Igualmente la disminución en el rendimiento observada aquí en las tres variedades está asociada a que, debido a la severidad del estrés, la planta aumentó los mecanismos de defensa al estrés hídrico como la partición de asimilados hacia las raíces y el aumento

del osmolito compatible prolina (Martínez y Moreno, 1992; Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003a). La generación de mecanismos de defensa representa para la planta un costo energético que en condiciones de una reducida toma de CO_2 conduce a la reducción del rendimiento por limitación en la disponibilidad de fotoasimilados para el crecimiento de los diferentes vertederos (Herms y Mattson, 1992). De acuerdo a la disminución en el rendimiento observada en este estudio la variedad más sensible al déficit hídrico impuesto fue Dorada y la menos sensible fue Colombia.

Tabla 2. Rendimiento en plantas de papa criolla (*Solanum tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina en condiciones de riego (WW) y sometidas a déficit hídrico por 17 días (WD). Los datos muestran los promedios de 12 repeticiones. Letras indican diferencias significativas entre tratamientos. Promedios seguidos por la misma letra no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P<5%).

Variedad	g planta ^{1}		Disminución del rendimiento (%)
	WW	WD	
Colombia	600 ± 59 a	378 ± 42 b	37
Dorada	613 ± 53 a	339 ± 32 b	45
Ocarina	624 ± 64 a	366 ± 31 b	41

Conclusión

En papa criolla (*S. tuberosum* grupo Phureja) variedades Colombia, Dorada y Ocarina, el déficit hídrico causó alteraciones a nivel fisiológico y bioquímico que disminuyeron el crecimiento y rendimiento de las plantas. En las tres variedades el tratamiento de déficit hídrico redujo desde los 5 ddt el CVAS causando estrés hídrico en las plantas. Como consecuencia de la disminución en el agua del suelo las plantas de las tres variedades presentaron una disminución gradual en el CRA y el Ψh. De acuerdo a los valores del CRA las plantas presentaron un estrés leve a los 5ddt, moderado a los 8 ddt y severo a partir de los 11 ddt. La disminución en el contenido de agua de la planta generó un cierre estomático temprano como mecanismo para evitar la pérdida excesiva de agua. El cierre estomático causó un desbalance entre las dos fases de la fotosíntesis que incrementó la formación de ROS y por tanto la pérdida de electrolitos y el contenido de MDA. Como respuesta al estrés hídrico las plantas presentaron un incremento significativo en el contenido de prolina que probablemente facilitó la toma de agua por ajuste osmótico y, debido a su función como molécula protectora, redujo el efecto de las ROS evitando la presencia de limitaciones no estomáticas de la fotosíntesis. Las plantas de las tres variedades presentaron una disminución en el área foliar y la masa seca total, así como una mayor partición de masa seca hacia la raíz, como mecanismo de aclimatación. La disminución en el crecimiento causó un aumento en el contenido relativo de clorofilas, considerándose esta disminución como un rasgo de sensibilidad de las tres variedades al estrés. Como resultado de la disminución en el crecimiento las tres variedades presentaron una reducción

significativa en el rendimiento, siendo Colombia la más tolerante y Dorada la más susceptibles al déficit hídrico aplicado.

Literatura citada

- Ahmad, R., Kim, M. D., Back, K. H., Kim, H. S., Lee, H. S., Kwon, S. Y., … Kwak, S. S. (2008). Stress-induced expression of choline oxidase in potato plant chloroplasts confers enhanced tolerance to oxidative, salt, and drought stresses. Plant Cell Reports, 27(4), 687–698. https://doi.org/10.1007/s00299-007-0479-4
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., Smith, M., & Ab, W. (1998). Allen_FAO1998. https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.12.001
- Alva, A. K. (2008). Setpoints for potato irrigation in sandy soils using real-time, continuous monitoring of soil-water content in soil profile. Journal of Crop Improvement, 21(2). https://doi.org/10.1080/15427520701885311
- Alva, A. K. (2008). Water management and water uptake efficiency
- Anithakumari, A. M., Nataraja, K. N., Visser, R. G. F., & van der Linden, C. G. (2012). Genetic dissection of drought tolerance and recovery potential by quantitative trait locus mapping of a diploid potato population. Molecular Breeding, 30(3). https://doi.org/10.1007/s11032-012-9728-5
- Anjum, S., Xie, X., & Wang, L. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. African Journal of Agricultural Research, 6(9). https://doi.org/10.5897/AJAR10.027
- Bajji, M., Kinet, J., & Lutts, S. (2001). The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. Plant Growth Regulation, 0, 1–10. https://doi.org/10.1023/A:1014732714549
- Banika, P., Zengb, W., Taic, H., Bizimunguc, B., & Tanino, K. (2016). Effects of drought acclimation on drought stress resistance in three potato (*Solanum tuberosum* L .) genotypes. Environment, Development and Botany, 126(April). https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.008
- Barnett, N. M., & Naylor, A. W. (1966). Amino acid and protein metabolism in bermuda grass during water stress. Plant Physiology, 11(2), 1222–1230. https://doi.org/10.1104/pp.41.7.1222
- Barra, M., Correa, J., Salazar, E., & Sagredo, B. (2013). Response of potato (*Solanum tuberosum* L.) Germplasm to water stress under in vitro conditions. American Journal of Potato Research, 90(6), 591–606. https://doi.org/10.1007/s12230-013-9333-0
- Basu, P. S., Sharma, A., & Sukumaran, N. P. (1998). Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. Photosynthetica. https://doi.org/10.1023/A:1006801311105
- Bates, L. S. (1973). Rapid determination of free proline for water - stress studies. Plant and Soil, 39, 205–207.
- Benavídes, M. P., Marconi, P. L., Gallego, S. M., Comba, M. E., & Tomaro, M. L. (2000). Relationship between antioxidant defence systems and salt tolerance in *Solanum tuberosum*. Australian Journal of Plant Physiology, 27(6), 645. https://doi.org/10.1071/PP97167
- Boyer, J. S. (1982). Plant Productivity and Environment. Science, 218(4571), 443–448. https://doi.org/10.1126/science.218.4571.443
- Bradford, M. M., Dong, Y., Xu, L., Liu, S., Bai, X., Bradford, M., … Cao, Y. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, 72(1–2). https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3
- Cadena y Naranjo, 2000
- Campbell, M. D., S, C. G., Kunkel, R., & Papendick, R. I. (1976). A MODEL DESCRIBING SOIL-PLANT-WATER RELATIONS FOR POTATOES 1 M. D. Campbell, G. S. Campbell, R. Kunkel, and R. I. Papendick 2, (4335).
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. Functional Plant Biology, 30(3), 239–264. https://doi.org/10.1071/FP02076
- Christ, B. J., Haynes, K. G., & Vinyard, B. T. (2002). Inheritance of early blight resistance from open-pollinated 4x-2x potato hybrids. Amer Journal Potato Research, 79, 403–410.
- Coleman, W. K. (2008). Evaluation of wild Solanum species for drought resistance. 1. Solanum gandarillasii Cardenas. Environmental and Experimental Botany, 62(3). https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.08.007
- Costanzo, S., Christ, B. J., & Haynes, K. G. (2004). Late blight resistance in a diploid full-sib potato family. Plant Breeding, 123(4), 377–381. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00999.x
- Cruz de Carvalho, M. H. (2008). Drought stress and reactive oxygen species. Plant Signaling & Behavior, 3(3), 156–165.
- Ctaowdhury, S. R., & Chondhuri, M. A. (1985). Hydrogen peroxide metabolism as an index of water stress tolerance in jute.
- Dalla Costa *et al*., 2013
- Dalla Costa, L., Delle Vedove, G., Gianquinto, G., Giovanardi, R., & Peressotti, A. (1997). Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: influence of drought stress. Potato Research, 40(1).
- Davis y Zhang *et al*., 1981

- Drapal, M., Farfan-Vignolo, E. R., Gutierrez, O. R., Bonierbale, M., Mihovilovich, E., & Fraser, P. D. (2016). Identification of metabolites associated with water stress responses in *Solanum tuberosum* L. clones. Phytochemistry, 135. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.12.003
- Estrada, R. N. (1996). Recursos genéticos en el mejoramiento de la papa en los países andinos. En papas colombianas: con el mejor entorno ambiental. Bogotá, Colombia: Comunicaciones y asociados editorial.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. Sustainable Agriculture. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 33(1). https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533
- Flexas, J., & Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. Annals of Botany, 89(2). https://doi.org/10.1093/aob/mcf027
- Gabriel J, Porco P, Angulo A, Magne J, La Torre J, Mamani P. Resistencia genética a estrés hídrico en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo invernadero. Revista Latinoamericana de la Papa. 2011a, 16(2):173-208.
- Gabriel, J. A. Porco, J. Angulo, J. Magne, J. La Torre y P.Mamani.(2011).Resistencia genética a estrés hídrico por sequía en variedades de campo (*Solanum tuberosum* L.) bajo condiciones de invernadero. Revista Latino Americana de la papa. 16(2) 175-208.
- Gabriel, J. S. Veramendi, A. Angulo, y J.Magne. (2013). Respuesta de cultivares nativos de papa (*Solanum tuberosum* L.) al estrés hídrico por sequía. Revista Latinoamericana de la papa, vol 17(2)1-18
- Gandar, P. W., Tanner, C. B., & Tanner, C. B. (1976). Potato leaf and tuber water potential measurements with a pressure chamber. American Potato Journal, 53(1). https://doi.org/10.1007/BF02854086
- Gautney, T. L., & Haynes, F. L. (1983). Recurrent selection for heat tolerance in diploid potatoes (*Solanum tuberosum* subsp. Phureja and stenotomum). American Journal of Potato Research, 60, 537–542.
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R. J., & Spooner, D. M. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. Theoretical and Applied Genetics, 113(8), 1515–1527. https://doi.org/10.1007/s00122-006-0399-7
- Gregory PJ, Simmonds LP (1992) Water relations and growth of potatoes. In: Harris PM (ed) The potato crop—the scientific basis for improvement, 2nd edn. Chapman and Hall, London,pp 214–246
- Hirut, B., Shimelis, H., Fentahun, M., Bonierbale, M., Gastelo, M., & Asfaw, A. (2017). Combining ability of highland tropic adapted potato for tuber yield and yield components under drought. PLoS ONE, 12(7). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181541
- Hsiao, T. C. (1973). Plant Responses To water stress.
- Huamán, Z., & Spooner, D. M. (2002). Reclassification of Landrace Populations of Cultivated Potatoes (Solanum sect, Petota). American Journal of Botany, 89(6), 947–965.
- Jefferies y Mackerron, 1989
- Jefferies, R. (1995). Physiology of crop response to drought. … and Modelling of Crops Under Conditions Limiting …. Retrieved from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- Jefferies, R. (1995). Physiology of crop response to drought. Scottish Crop Research Instiute, 61–74. Retrieved from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- Jefferies, R. A. (1989). Water-stress and leaf growth in field-grown crops of potato (*Solanum tuberosum* L.). Journal of Experimental Botany, 40(12). https://doi.org/10.1093/jxb/40.12.1375
- JEFFERIES, R. A. (1993). Cultivar responses to water stress in potato: effects of shoot and roots. New Phytologist, 123(3). https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03761.x
- Jones, H. G. (2007). Monitoring plant and soil water status: Established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. Journal of Experimental Botany, 58(2). https://doi.org/10.1093/jxb/erl118
- Kalina, S. D., Plich, J., Strzelczyk-Żyta, D., Śliwka, J., & Marczewski, W. (2016). The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of "Katahdin"-derived potato cultivars. Breeding Science, 66(2), 328–331. https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.328
- Kesiime, V. E., Tusiime, G., Kashaija, I. N., Edema, R., Gibson, P., Namugga, P., & Kakuhenzire, R. (2016). Characterization and Evaluation of Potato Genotypes (*Solanum tuberosum* L) for Tolerance to Drought in Uganda. American Journal of Potato Research, 93(6), 543–551. https://doi.org/10.1007/s12230-016-9533-5
- King,(2013).
- Lahlou, O., Ouattar, S., & Ledent, J.-F. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. Agronomie, 23(3), 257–268. https://doi.org/10.1051/agro:2002089
- Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated PHOTOSYNTHESIS UNDER. Regulation, 44(Evans 1998). https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
- Levy, D. (1983). Varietal differences in the response of potatoes to repeated short periods of water stress in hot climates. 1. Turgor maintenance and stomatal behaviour. Potato Research, 26(4), 303–313. https://doi.org/10.1007/BF02356152
- Levy, D. (1983). Varietal differences in the response of potatoes to repeated short periods of water stress in hot climates. 1. Turgor maintenance and stomatal behaviour. Potato Research, 26(4). https://doi.org/10.1007/BF02356152

- Levy, D., & Veilleux, R. E. (2007). Adaptation of Potato to High Temperatures and Salinity A Review. Amer J of Potato Res, 84. https://doi.org/10.1007/BF02987885
- Levy, D., Coleman, W. K., & Veilleux, R. E. (2013). Adaptation of Potato to Water Shortage: Irrigation Management and Enhancement of Tolerance to Drought and Salinity. American Journal of Potato Research, 90(2). https://doi.org/10.1007/s12230-012-9291-y
- Li *et al*., 2015 Li, J., Cang, Z., Feng, J., Bai, X., Zhang, D., & Zhai, R. (2015). Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 16(1), 82–88. https://doi.org/10.1016/j.jssas.2015.03.001
- Lima, A. L. S., DaMatta, F. M., Pinheiro, H. A., Totola, M. R., & Loureiro, M. E. (2002). Photochemical responses and oxidative stress in two clones of Coffea canephora under water deficit conditions. Environmental and Experimental Botany, 47(3). https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00130-7
- Littell, R. C., Henry, P. R., & Ammerman, C. B. (1997). Statistical Analysis of Repeated Measures Data Using SAS Procedures 1 , 2. Societyt, (July 1996), 1216–1231.
- Liu, F., Jensen, C. R., Shahanzari, A., Andersen, M. N., & Jacobsen, S. E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. Plant Science, 168(3). https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.10.016
- Lu, C., & Zhang, J. (1998). Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. Australian Journal of Plant Physiology, 25(6), 883–892. https://doi.org/10.1071/PP97167
- MacKerron & Jefferies, 1988
- Mahmud, A. A. (2014). Plant Canopy, Tuber Yield and Growth Analysis of Potato under Moderate and Severe Drought Condition. Journal of Plant Sciences (Science Publishing Group), 2(5). https://doi.org/10.11648/j.jps.20140205.18
- Mahmud, A. A., Hossain, M. M., Zakaria, M., Mian, M. A. K., & Karim, M. A. (2015). Effects of water stress on plant canopy, yield attributes and yield of potato. Kasetsart Journal - Natural Science, 49(4).
- Mahmud, A. Al, Hossain, M., Kadian, M. S., & Hoque, M. A. (2015). Physiological and biochemical changes in potato under water stress condition. Indian Journal of Plant Physiology, 20(4). https://doi.org/10.1007/s40502-015-0173-4
- Maine, M. J. De, Carroll, C. P., Stewart, H. E., Solomon, R. M., & Wastie, R. L. (1993). Disease resistance in Solanum Phureja and diploid and tetraploid S. tuberosum ?? S. Phureja hybrids. Potato Research, 36(1), 21–28. https://doi.org/10.1007/BF02359830
- Mane, S. P., Robinet, C. V., Ulanov, A., Schafleitner, R., Tincopa, L., Gaudin, A., … Grene, R. (2008). Molecular and physiological adaptation to prolonged drought stress in the leaves of two Andean potato genotypes. Functional Plant Biology, 35(8), 669–688. https://doi.org/10.1071/FP07293
- Mani, F., & Hannachi, C. (2015). Genomic Advances in Potato Drought Tolerance. Biological and Physical Sciences, 5(2), 1677–1699.
- Martinez, C., & Moreno, U. (1992). Expresiones fisiologicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estres hidrico en condiciones de campo. Bras. Fisiol. Veg, 4(1). Retrieved from http://www.cnpdia.embrapa.br/rbfv/pdfs/v4n1p33.pdf
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence--a practical guide. Journal of Experimental Botany, 51(345). https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural., 2009
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. TRENDS in Plant Science, 7(9), 405–410. https://doi.org/DOI: 10.1016/B978-044482650-3/50031-6
- Moreno F, L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Agronomía Colombiana, 27(2).
- Munns, R., & Pearson, C. J. (1974). Effect of Water Deficit on Translocation of Carbohydrate in *Solanum tuberosum*. Functional Plant Biology, 1(4). https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/PP9740529
- Nordenkampf, H. R., Long, S. P., Baker, N. R., Oquist, G., Schreiber, U., & Lechner, E. G. (1989). Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation. Functional Ecology, 3(4), 497. https://doi.org/10.2307/2389624
- Ñústez López, C. E., Santos Castellanos, M., & Segura Abril, M. (2009). Acumulación y distribución de materia seca de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.). Revista Facultad Nacional de Agronomía, 62.
- Obidiegwu, J. E., Bryan, G. J., Jones, H. G., & Prashar, A. (2015). Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. Frontiers in Plant Science, 6(July). https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542
- Passioura, J. (2007). The drought environment: Physical, biological and agricultural perspectives. Journal of Experimental Botany, 58(2), 113–117. https://doi.org/10.1093/jxb/erl212
- Pilon, C., Peres Soratto, R., Broetto, F., & Fernandes, A. M. (2014). Foliar or soil applications of silicon alleviate water-deficit stress of potato plants. Agronomy Journal, 106(6), 2325–2334. https://doi.org/10.2134/agronj14.0176
- Ramírez, D. A., Rolando, J. L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V., & Quiroz, R. (2015). Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. Plant Science : An International Journal of Experimental Plant Biology, 238. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.016

- Ramírez, D. A., Rolando, J. L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V., & Quiroz, R. (2015). Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. Plant Science : An International Journal of Experimental Plant Biology, 238. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.016
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Gutiérrez, R., Mares, V., De Mendiburu, F., Posadas, A., & Quiroz, R. (2014). Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. Scientia Horticulturae, 168. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.036
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Rens, L. R., Rolando, J. L., Palacios, S., De Mendiburu, F., … Quiroz, R. (2016). Defining biological thresholds associated to plant water status for monitoring water restriction effects: Stomatal conductance and photosynthesis recovery as key indicators in potato. Agricultural Water Management, 177. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.028
- Ranalli, P., Di Candilo, M., & Bagatta, M. (1997). Drought tolerance screening for potato improvement. Plant Breeding, 116. Retrieved from http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0030815938&partnerID=40&md5=6a613afa9687ceb6bb85ee0c403d170d
- Rodríguez, L., Ñustez, C., & Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). Agronomía Colombiana, 27(3), 289–303.
- Rolando, J. L., Ramírez, D. A., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). Environmental and Experimental Botany, 110, 27–35. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.006
- Rudack *et al*., 2017
- Santos *et al*., 2010
- Schafleitner, R., Gaudin, A., Gutierrez Rosales, R. O., Alvarado Aliaga, C. A., & Bonierbale, M. (2007). Proline accumulation and real time PCR expression analysis of genes encoding enzymes of proline metabolism in relation to drought tolerance in Andean potato. Acta Physiologiae Plantarum, 29(1). https://doi.org/10.1007/s11738-006-0003-4
- Schafleitner, R., Gutierrez Rosales, R. O., Gaudin, A., Alvarado Aliaga, C. A., Martinez, G. N., Tincopa Marca, L. R., … Bonierbale, M. (2007). Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress. Plant Physiology and Biochemistry, 45(9). https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.06.003
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Espino, R., Gaudin, A., Pérez, J., Martínez, M., … Bonierbale, M. (2007). Field screening for variation of drought tolerance in *Solanum tuberosum* L. by agronomical, physiological and genetic analysis. Potato Research, 50(1). https://doi.org/10.1007/s11540-007-9030-9
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Legay, S., Evers, D., & Bonierbale, M. (2007). Drought stress tolerance traits of potato, (March 2015).
- Shaterian, J., Waterer, D., Jong, H. De, & Tanino, K. K. (2005). Differential stress responses to NaCl salt application in early- and late-maturing diploid potato (Solanum sp.) clones. Environmental and Experimental Botany, 54(3), 202–212. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.07.005
- Shi, S., Fan, M., Iwama, K., Li, F., Zhang, Z., & Jia, L. (2015). Physiological basis of drought tolerance in potato grown under long-term water deficiency. International Journal of Plant Production, 9(2).
- Singh, D. K., Sale, P. W. G., Pallaghy, C. K., & Singh, V. (2000). Role of proline and leaf expansion rate in the recovery of stressed white clover leaves with increased phosphorus concentration. New Phytologist, 146(2). https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00643.x
- Singh, T. N., Paleg, L. G., & Aspinall, D. (1973). Variations in response to water deficit in the barley plant, (August 1972), 65–76. https://doi.org/10.1071/BI9730065
- Souza, R. P., Machado, E. C., Silva, J. A. B., Lagôa, A. M. M. A., & Silveira, J. A. G. (2003). Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (Vigna unguiculata) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany, 51(1). https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00059-5
- Stiller, I., Dulai, S., Kondrák, M., Tarnai, R., Szabó, L., Toldi, O., & Bánfalvi, Z. (2008). Effects of drought on water content and photosynthetic parameters in potato plants expressing the trehalose-6-phosphate synthase gene of Saccharomyces cerevisiae. Planta, 227(2). https://doi.org/10.1007/s00425-007-0617-9
- Szalonek, M., Sierpien, B., Rymaszewski, W., Gieczewska, K., Garstka, M., Lichocka, M., … Konopka-Postupolska, D. (2015). Potato annexin STANN1 promotes drought tolerance and mitigates light stress in transgenic *Solanum tuberosum* L. plants. PLoS ONE, 10(7). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132683
- Teixeira, J., & Pereira, S. (2007). High salinity and drought act on an organ-dependent manner on potato glutamine synthetase expression and accumulation. Environmental and Experimental Botany, 60(1). https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.09.003
- Topbjerg, H. B., Kaminski, K. P., Markussen, B., Kørup, K., Nielsen, K. L., Kirk, H. G., … Liu, F. (2014). Physiological factors affecting intrinsic water use efficiency of potato clones within a dihaploid mapping population under well-watered and drought-stressed conditions. Scientia Horticulturae, 178. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.08.006

- Tourneux, C., & Peltier, G. (1995). Planta Effect of water deficit on photosynthetic oxygen exchange measured using 1802 and mass spectrometry in *Solanum tuberosum* L . leaf discs. Water, (33).
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J. F. (2003a). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. Italian Journal of Agronomy, 23(3), 181–190. https://doi.org/10.1051/agro
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands \nof Bolivia (II): water relations, physiological parameters. Agronomie, 23(2). https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands \nof Bolivia (II): water relations, physiological parameters. Agronomie, 23(2). https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003b). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands \nof Bolivia (II): water relations, physiological parameters, growth and yield. Agronomie, 23(2), 181–190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Valentovic,(2016).
- Vallejo, R. L., Collins, W. W., Schiavone, R. D., Lommel, S. A., & Young, J. B. (1994). Extreme resistance to infection by potato virus y and potato virus x in an advanced hybrid solanum Phureja- s. stenotomumdiploid potato population, (919).
- Van der Mescht, A., de Ronde, J. A., & Rossouw, R. T. (1999). Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato. South African Journal of Science, 8(2), 407–412. https://doi.org/10.1097/01.aids.0000076325.42412.a1
- van Loon, C. D. (1981). The effect of water stress on potato growth, development, and yield. American Journal of Potato Research, 58(1). https://doi.org/10.1007/BF02855380
- Vargas, 2010
- Vos y Groenwold, 1998
- Vos, J., & Groenwold, J. (1988). Water relations of potato leaves, I. Diurnal changes, gradients in the canopy, and effects of leaf-insertion number, cultivar and drought. Annals of Botany, 62. Retrieved from http://aob.oxfordjournals.org/content/62/4/363.short
- Vos, J., & Groenwold, J. (1989). Characteristics of photosynthesis and conductance of potato canopies and the effects of cultivars and transient drought. Field Crops Research, 20(4). https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90068-3
- Vos, J., & Oyarzún, P. J. (1986). Photosynthesis and stomatai conductance of potato leaves - - effects of leaf age , irradiance , and leaf water potential. Photosynthesis Research, 264, 253–264.
- Vos, J., & Oyarzún, P. J. (1987). Photosynthesis and stomatai conductance of potato leaves effects of leaf age , irradiance , and leaf water potential, 264.
- Wang, Y. S., Ding, M. Di, Pang, Y., Gu, X. G., Gao, L. P., & Xia, T. (2013). Analysis of interfering substances in the measurement of malondialdehyde content in plant leaves. Asian Journal of Chemistry, 25(11). https://doi.org/10.3844/ajbbsp.2013.235.242
- Yactayo, W., Ramírez, D. A., Gutiérrez, R., Mares, V., Posadas, A., & Quiroz, R. (2013). Effect of partial root-zone drying irrigation timing on potato tuber yield and water use efficiency. Agricultural Water Management, 123. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2013.03.009

Discusión general

El déficit hídrico es uno de los principales estreses abióticos que afectan el crecimiento y el rendimiento de las plantas cultivables (Boyer, 1982; Chaves *et al*., 2003; Monneveux *et al*.,2013). El cambio climático ha cambiado los patrones de precipitación y ha acelerado los procesos de desertificación haciendo que cada vez sea más frecuente la presencia de estrés hídrico en los cultivos (IPCC, 2007). La papa ha sido considerada un cultivo sensible al estrés hídrico ya que un estrés leve causa disminuciones significativas en el rendimiento (Jefferies y MacKerron 1987; Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003a; King *et al*. 2003; Obidiegwu *et al*., 2015). Aunque el efecto del estrés hídrico ha sido caracterizado en numerosas variedades tetraploides del grupo *tuberosum* hasta ahora se han realizado muy pocos estudios sobre el efecto del déficit hídrico en la fisiología y rendimiento de las variedades diploides (Tourneux *et al*., 2003a; Coleman, 2008; Gabriel *et al*., 2011; Anithakumari *et al*., 2012; Gabriel *et al*., 2012; Gabriel *et al*., 2013; Wishart *et al*., 2013).

En este trabajo se presentan los resultados de dos experimentos realizados en diferentes épocas en los que se evalúa el efecto del estrés hídrico en variables fisiológicas, bioquímicas y en el rendimiento de papa criolla (*S. tuberosum* grupo Phureja) de las variedades Colombia, Dorada y Ocarina. El objetivo del primer experimento fue determinar en la variedad Colombia un periodo de estrés hídrico que modificara la fisiología de la planta sin reducir el rendimiento en más de un 50%, con el fin de usar este periodo de estrés en el segundo experimento para comparar tres variedades, Colombia, Ocarina y Dorada y determinar su nivel de tolerancia o susceptibilidad al estrés hídrico y la base fisiológica de éste. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que las plantas de papa criolla (*S. tuberosum* grupo Phureja) de las variedades Colombia, Dorada y Ocarina en déficit hídrico presentan modificaciones a nivel fisiológico, bioquímico y morfológico que causan una disminución del rendimiento. En los dos experimentos en respuesta a una disminución significativa del CVAS se presentó una disminución en el CRA en las 3 variedades evaluadas, Colombia, Dorada y Ocarina de forma proporcional a la intensidad del estrés a valores del 80% (5ddt) asociado a un estrés leve, 70% (8ddt) a un estrés moderado y 65% (11ddt) a un estrés severo (Hsiao 1973). En condiciones de estrés severo el CRA se redujo a 39% a los 32 ddt para la variedad Colombia. Un estrés leve no está asociado con cambios significativos en la fotosíntesis mientras que una disminución del CRA a valores inferiores al 75% disminuye la tasa de fotosíntesis debido inicialmente a la disminución de la conductancia estomática y posteriormente debido a limitaciones no estomáticas, que han sido asociadas al estrés severo (Lawlor y Cornic 2002).

El Ψh, al igual que el CRA en las 3 variedades evaluadas, Colombia, Dorada y Ocarina se redujo de forma gradual y proporcional a la intensidad del estrés. Los cambios observados en el Ψh están asociados con el estado hídrico de las plantas y se relacionan con su capacidad para absorber y retener el agua en los tejidos (Hsiao, 1973). En condiciones de estrés leve a moderado el potencial hídrico disminuyó en un rango de -0.6 MPa a -1.2 MPa y en condiciones de estrés severo fue inferior a -1.2 MPa, alcanzado la máxima reducción al final del estrés a valores de -1.7 MPa para las tres variedades (17 ddt) y de -2.0 MPa para la variedad Colombia (32 ddt). La estrecha relación observada aquí entre el Ψh y CRA ha sido reportada en plantas de papa en condiciones de estrés hídrico (Levi, 1983; Vos y Groenwold 1988; Liu *et al*., 2005). Sin embargo, tanto en el CRA como el Ψh en condiciones de estrés moderado y severo no mostraron una relación directa con el CVAS, lo cual sugiere que las

plantas tienen mecanismos que les permiten disminuir la perdida de agua o tomar agua del suelo aún con un CVAS bajo (70%). Estos mecanismos pueden estar relacionados con el cierre estomático temprano y con el ajuste osmótico.

En este estudio se observó que todas las variedades presentaron una disminución temprana en la conductancia estomática (8 ddt - 17 ddt) que sugiere una limitación estomática de la fotosíntesis. El cierre estomático temprano ha sido reportado en plantas de papa en condiciones de estrés hídrico y es considerado un mecanismo sensible al déficit hídrico ya que previene la pérdida excesiva de agua por traspiración (Davis y Zhang *et al*., 1981; Vos y Oyarzún, 1986; Lawlor y Cornic *et al*., 2002). En condiciones de estrés leve se presentó una disminución menor al 80% de la gs para las tres variedades respecto a las plantas bien regadas, mientras que en condiciones de estrés moderado y severo la gs se redujo más de un 95% (0.015 mol m^2s^{-1}). En papa el cierre estomático en respuesta a la disminución temprana de la humedad en el suelo se debe a la rápida señalización inducida por la disminución del potencial hídrico en la raíz que genera un aumento en las concentraciones de la hormona ABA (Liu *et al*., 2005). Se ha reportado que valores de gs inferiores a 0.1mol $m^{-2}s^{-1}$ y 0.05 mol $m^{-2}s^{-1}$ en condiciones de saturación de luz pueden conducir a un daño metabólico con alteraciones a nivel fotoquímico y bioquímico (Flexas *et al*., 2006a).

Aquí las plantas en déficit hídrico de la variedad Colombia mostraron una alta capacidad de recuperación a los 4 días de iniciado el riego (4ddr). En respuesta al tratamiento de rehidratación en condiciones de estrés leve y moderado las plantas recuperaron tanto el CRA como el Ψh a nivel de las plantas bien regadas, mientras que en condiciones de estrés severo, con un CRA en un rango de 63% a 39%, la recuperación no fue completa aunque el CRA fue superior al 80%, lo cual indica que, aunque los valores fueron inferiores a los de las plantas bien regadas (90%), ya no había estrés hídrico. A diferencia del estado hídrico la gs además de recuperarse en condiciones de estrés leve y moderado, se recuperó completamente a nivel de las plantas control durante todo el periodo de estrés severo. Estos resultados son consistentes con lo reportado por varios autores en papa (Martínez y Moreno, 1992; Tourneux *et al*., 2003; Basu *et al*., 2008).

Como consecuencia del cierre estomático inducido por el déficit hídrico la concentración de CO_2 intercelular disminuye causando un desbalance entre las fases de la fotosíntesis y un aumento en las ROS que conduce a la fotoinhibición (Van der Mescht *et al*., 1999; Li *et al*., 2015). Un indicador de la funcionalidad del aparato fotosintético es la eficiencia cuántica del fotosistema II determinada a través de la relación Fv/Fm (Nordenkampf *et al*., 1989). En condiciones de estrés leve y moderado los valores de Fv/Fm fueron superiores a 0.80 para todas las variedades, los cuales indican ausencia de daño al aparato fotosintético. Mientras que en estrés severo con una disminución del CRA a valores inferiores a 63% y del Ψh a -1.5 MPa la relación Fv/Fm disminuyó a 0.70, este valor podría indicar una diminución leve en la funcionalidad del PSII ya que se ha encontrado que un valor de 0.75 en la relación Fv/Fm indica ausencia de daño en el PSII (Nordenkampf *et al*., 1989; Ranalli *et al*., 1997; Maxwell y Johnson, 2000). La ausencia o daño leve en el PSII puede estar asociada al desarrollo de mecanismos de defensa como antioxidantes y compuesto que protegen las macromoléculas y las estructuras del daño oxidativo (Bartley *et al*., 1995; Havaux, 1998; Farooq *et al*., 2009; Shi *et al*., 2015). Los resultados presentados aquí sugieren que las tres variedades de papa criolla desarrollaron

mecanismos para proteger el PSII del desbalance causado entre la captura de luz y su utilización, manteniendo así su funcionalidad (Ahmad *et al*., 2008; Mane *et al*., 2008).

Otro factor que afecta la capacidad fotosintética de las plantas es el contenido de clorofilas ya que son compuestos esenciales en la conversión de energía física en química en el proceso de fotosíntesis (Anjum *et al*., 2011; Mahmud *et al*., 2015). En condiciones de estrés hídrico el contenido de clorofilas incrementó significativamente durante el estrés leve y se mantuvo durante el estrés moderado y severo en todas las variedades en un rango de CRC de 45 a 59 unidades SPAD. Se observó una relación entre el estado hídrico y el contenido de clorofilas, en condiciones de estrés leve (Ψh, -0.6 MPa) el CRC incrementó a 46 unidades SPAD en la variedad Colombia (experimento I) y con un Ψh de -0.9 MPa el CRC aumentó a 53 Unidades SPAD en las tres variedades (Experimento II). El aumento en el contenido de clorofilas estuvo relacionado a un aumento de la coloración verde en las hojas y se debió tanto a la pérdida de turgor, que fue marcada, como a la reducción del crecimiento de la hoja lo que produjo una mayor concentración de las clorofilas (Teixeira y Pereira, 2007; Rolando *et al*., 2015; Rudack *et al*., 2017). En la recuperación se observó en la variedad Colombia para el estrés leve y moderado que el CRC fue semejante al de las plantas bien regadas, mientras que en estrés severo la recuperación no fue completa. Para genotipos diploides se había reportado por Anithakumari *et al*., (2012) una disminución en el contenido clorofilas en condiciones de estrés hídrico, sin embargo aquí se encontró un aumento como ha sido observado en variedades tetraploides de papa por Yactayo *et al*., (2013), Teixeira y Pereira, (2007), Ramírez *et al*., (2015), Rolando *et al*., (2015) y Hirut *et al*., (2017). Los carotenoides son pigmentos fotosintéticos que disipan la energía en forma de calor y por tanto son un mecanismo de defensa de las plantas para evitar la fotoinhibición (Bartley y Scolnik, 1995; Havaux, 1998; Farooq *et al*., 2009). En la variedad Colombia el contenido de carotenoides incrementó durante el estrés severo. Su incremento ha sido asociado con la tolerancia al estrés hídrico debido a que contribuye a la protección tanto del PSII como de las clorofilas del daño oxidativo (Mohammadkani y Reza, 2007; Xiao *et al*., 2008). Por lo tanto, es posible que el aumento de carotenoides haya contribuido a mantener la funcionalidad del PSII en esta variedad.

Como resultado del cierre temprano, observado en las tres variedades, se produjo un aumento de las ROS, cuyo principal blanco son las membranas (Dat *et al*., 2000). En condiciones de estrés leve no se presentó un aumento significativo en la PE (20% - 23%), mientras que en condiciones de estrés moderado el incremento fue bajo (29%) en comparación con la condición de no estrés (19% – 20%). Sin embargo en estrés severo a los 11 ddt la PE incrementó a valores superiores al 32% en los dos experimentos para las tres variedades, a los 17 ddt aumentó a 41% (Experimento II) y a los 32 ddt incrementó a 75% (Experimento I). Proporcional a este incremento en la PE aumentó el contenido de MDA indicando la presencia de peroxidación lipídica y la pérdida de estabilidad de las membranas. Estos datos sugieren que hubo un aumento en las ROS debido al desbalance de las fases de la fotosíntesis por el cierre estomático temprano (Dubey *et al*., 1999). El aumento de ROS fue proporcional a la intensidad del estrés hídrico, como se ha reportado en otras plantas (Ctaowdhury y Chondhuri, 1985), observándose el mayor daño a nivel de las membranas en condiciones de estrés severo. Esto sugiere que en condiciones de estrés leve y moderado las plantas activaron mecanismos de defensa que pudieron disminuir el daño causado por las ROS.

En cuanto a respuestas de las plantas ante el estrés hídrico una de las primeras es la síntesis de osmolitos con el fin de hacer ajuste osmótico y tomar agua, esto les permite aumentar la conductancia estomática y facilitar el ingreso de CO_2 (Martinez y Moreno., 1992; Mahmud *et al*., 2015). Uno de los osmolitos más comunes que se produce en las plantas, incluyendo papa, es el aminoácido no proteico prolina, que además actúa como molécula protectora y antioxidante detoxificando ROS (Mane *et al*., 2008). Aquí se observó que el contenido de prolina incrementó significativamente de forma gradual en las tres variedades durante los tres niveles de estrés, su acumulación en estrés leve y moderado fue de 39 a 58 veces mayor que en las plantas bien regadas, mientras que en estrés severo fue superior a 73 veces. La disminución del CRA en una menor proporción con relación a la rápida disminución en el CVAS sugiere que las plantas hicieron ajuste osmótico a través de la síntesis de prolina y de esta manera pudieron regular el contenido de agua. Una mayor concentración de solutos en el simplasto puede contribuir a mantener el turgor a bajos potenciales hídricos, permitiendo que la planta pueda continuar tomando agua aunque el contenido de agua en el suelo sea bajo Singh *et al*., (2000). Debido al papel de la prolina como osmolito compatible y por tanto como molécula protectora, es probable que también haya tenido un papel importante en el mantenimiento de la integridad de las membranas, protegiéndolas de la peroxidación lipídica, esto ha sido reportado en varias plantas en condiciones de estrés (Mane *et al*., 2008). Igualmente este aumento observado en el contenido de prolina en las tres variedades, proporcional al aumento del estrés, también puede haber evitado el daño en el PSII ya que la relación Fv/Fm mínima observada aún en condiciones de estrés severo fue de 7.0. De esta manera la síntesis de prolina es un mecanismo de respuesta al estrés hídrico importante en estas variedades que es reportado aquí por primera vez para variedades diploides. En variedades tetraploides de papa (*Solanum tuberosum* L.*)* también se ha reportado la síntesis de prolina como una respuesta a diferentes estreses como el déficit hídrico y la salinidad (Rahnama y Ebrahimzadeh., 2004; Sayari *et al*., 2005; Mane *et al*., 2008). Además la prolina funciona como una molécula de reserva de carbono y nitrógeno lo que puede haber contribuido a la activación rápida del metabolismo celular una vez terminado el estrés (Barnett y Naylor 1966; Singh *et al*., 1973; Martinez y Moreno 1992).

Como consecuencia de la disminución del contenido de agua y de la limitación estomática de la fotosíntesis se inhibieron procesos importantes de crecimiento como elongación y división celular. En papa se ha reportado que valores inferiores a -0.5 MPa y -1.0 MPa en el Ψh pueden inhibir por completo la expansión foliar y el crecimiento de los tubérculos (Gandar y Tanner, 1976; Jefferies, 1995). Aquí se observó que en las tres variedades que tanto el área foliar como la acumulación de masa seca total fueron menores en condiciones de déficit hídrico. La reducción del CRA observada causó una pérdida de turgor por lo cual inhibió los procesos de elongación, mientras que a nivel fotosintético la limitación estomática causada por el incremento de la resistencia a la difusión de CO_2 al interior de la hoja, redujo la producción de los fotoasimilados requeridos para el crecimiento (Gandar y Tanner, 1976; Jefferies, 1995; Levy, 1983; Lahlou *et al*., 2003). Igualmente aquí se observó para las tres variedades una modificación en la partición de fotoasimilados lo que resultó en una mayor masa seca en la raíz en condiciones de estrés hídrico y una disminución principalmente en la masa seca de las hojas y los tubérculo. En la mayoría de las plantas en estrés hídrico se ha encontrado un aumento en la longitud de las raíces como una respuesta de aclimatación para aumentar la exploración del suelo y así obtener agua (Jefferies, 1993; Tourneux *et al*., 2003). En papa se ha reportado que el estrés hídrico inducido en etapas tempranas altera la partición de biomasa a órganos

como las raíces disminuyendo la partición a los tubérculos, tal y como se observó aquí en las tres variedades (Jefferies, 1993). El aumento en la relación R/S observado aquí, no obstante ser un mecanismo de defensa, es considerado como un indicador de susceptibilidad al estrés ya que generalmente una mayor partición de fotoasimilados hacia las raíces disminuye la partición a otros órganos de la planta, en especial a los vertederos de interés comercial como se observó en este estudio (Jefferies, 1993). Igualmente la producción de moléculas asociadas con mecanismos de defensa como la prolina, que en este estudio se aumentó de manera significativa, y otros compuestos como antioxidantes y proteínas compiten con la producción de fotoasimilados para el crecimiento. Además los altos niveles de ABA presentes en condiciones de estrés hídrico se pueden relacionar con la inhibición de la división celular debido a su antagonismo con otras hormonas promotoras del crecimiento (Farooq *et al*., 2009).

Debido a que la papa es una planta sensible al estrés por déficit hídrico se ha reportado que una disponibilidad de agua en el suelo menor al 50% impide alcanzar los rendimientos óptimos (Van Loon *et al*., 1981). En este estudio las plantas estuvieron sometidas a un déficit de humedad en el suelo de 47% a los 5 ddt, de 70% a los 17ddt (Experimento II) y de 84% a los 32 ddt (Experimento I). Para la variedad Colombia sometida a diferentes periodos de estrés se observó a los 17 días una disminución en el rendimiento de 45%, a los 20 días del 56 % y la disminución fue aumentando con la duración del periodo de estrés hasta presentarse una reducción de 85% con un déficit hídrico de 32 días. Igualmente se observó que la variedad Colombia redujo solo un 8% el rendimiento en condiciones de estrés leve y un 12% en condiciones de estrés moderado aunque sin presentar diferencias significativas con las plantas bien regadas. Estos datos sugieren que la variedad Colombia es tolerante a un estrés hídrico leve y moderado como el inducido aquí a los 5 y 8 días de déficit hídrico, respectivamente. La disminución en el rendimiento observada aquí en condiciones de estrés severo fue inferior a la reportada por Anithakumari *et al*., (2012) de 80% para una población diploide en condiciones de déficit hídrico por 17 días. Estas diferencias pueden estar relacionadas con el genotipo y las condiciones experimentales. Con base en los datos obtenidos se determinó como 17 días el periodo de déficit hídrico para el segundo experimento ya que el estrés generado por este periodo de déficit hídrico, no obstante ser severo, no disminuye el rendimiento en más de un 50% y produce modificaciones en la fisiología de la planta. En algunas plantas se ha observado que un estrés muy leve o por el contrario muy severo algunas veces no permite ver diferencias al comparar diferentes variedades o genotipos (Izanloo *et al*., 2008; Mahmud *et al*., 2014; Graca *et al*., 2010). En el segundo experimento, para las tres variedades el rendimiento fue proporcional a la duración del déficit hídrico y por tanto a su severidad. En papa se ha observado que el efecto del estrés hídrico en el rendimiento y el grado de tolerancia de las plantas depende de la etapa fenológica, duración y severidad en que se presente el estrés (Banik *et al*., 2016). Los datos reportados aquí indican que las tres variedades disminuyen el rendimiento al ser sometidas a un déficit hídrico por 17 días en porcentajes muy cercanos (37% - 45%) lo que sugiere que existen pequeñas diferencias en la susceptibilidad al estrés hídrico en estas variedades, siendo Colombia la más tolerante y Dorada la más susceptibles al déficit hídrico aplicado. El comportamiento similar que se presentó entre variedades puede deberse a que la variedad Colombia es parental de las variedades Dorada y Ocarina. Igualmente aunque la variedad Colombia no es tolerante a estrés severo con base en su rendimiento (tolerancia agronómica), tiene una alta capacidad de recuperación y es una planta tolerante al déficit

hídrico desde el punto de vista biológico debido al desarrollo de mecanismos de defensa como la síntesis de prolina y la síntesis de carotenoides (Tourneux *et al*., 2003).

Conclusión general

El déficit hídrico en papa criolla (*S. tuberosum* grupo Phureja) variedad Colombia, Dorada y Ocarina, causó modificaciones a nivel fisiológico, morfológico y bioquímico que afectaron el crecimiento y el rendimiento de las plantas. En respuesta a la disminución de la humedad en el suelo se presentó una disminución gradual de forma proporcional a la intensidad del estrés tanto en el contenido relativo de agua como en el potencial hídrico de la hoja en las tres variedades. Con base en el contenido relativo de agua en la hoja se determinó que las variedades estuvieron expuestas a un estrés hídrico leve a los 5 ddt, moderado a los 8 ddt y severo a partir de los 11 ddt. Como mecanismo para prevenir la pérdida excesiva de agua en condiciones de déficit hídrico se presentó un cierre estomático temprano indicado por la disminución de la conductancia estomática, siendo menor al 80% en condiciones de estrés leve, y mayor al 95% en condiciones de estrés moderado y severo. El cierre estomático pudo haber causado un desbalance entre las fases de la fotosíntesis que condujo al incremento de la formación de especies reactivas de oxígeno causando daño a las membranas, el cual fue reflejado a través del aumento de la pérdida de electrolitos y del contenido de malondialdehido que se presentó durante el periodo de estrés en las tres variedades.

Como respuesta al estrés hídrico las plantas presentaron un incremento significativo en el contenido de prolina que probablemente facilitó la toma de agua por ajuste osmótico, y debido a su función como molécula protectora, redujo el efecto de las ROS evitando la presencia de limitaciones no estomáticas en la fotosíntesis. Esta acumulación de prolina como compuesto de carbono y nitrógeno pudo contribuir a la recuperación de las variables fisiológicas en las plantas de la variedad Colombia a los 4 días de rehidratación en los diferentes periodos de estrés. Debido a la reducción del estado hídrico y a la limitación estomática causada en las plantas por el déficit hídrico se afectaron procesos importantes de crecimiento como elongación celular y división celular, presentándose una disminución en el área foliar y en la masa seca total, así como una mayor partición de masa seca hacia la raíz, como mecanismo de aclimatación. La disminución en el crecimiento causó un aumento en el contenido relativo de clorofilas, considerándose como un rasgo de sensibilidad de las tres variedades al estrés. Con base en el rendimiento se determinó que la variedad Colombia es tolerante a un estrés leve y moderado debido a que en estas condiciones no presento disminución significativa en el rendimiento, mientras que en condiciones de estrés severo al igual que Dorada y Ocarina, redujo el rendimiento significativamente. La disminución del rendimiento en condiciones de estrés severo indica la susceptibilidad de estas variedades a este tipo de estrés, la cual puede atribuirse a la limitación estomática de la fotosíntesis impuesta por la disminución temprana de la conductancia estomática. Igualmente, aunque la variedad Colombia no es tolerante a estrés severo con base en su rendimiento (tolerancia agronómica), tiene una alta capacidad de recuperación y es una planta tolerante al déficit hídrico desde el punto de vista biológico debido al desarrollo de mecanismos de defensa como la síntesis de prolina y la síntesis de carotenoides.

Literatura citada

- Ahmad, R., Kim, M. D., Back, K.-H., Kim, H.-S., Lee, H.-S., Kwon, S.-Y., … Kwak, S.-S. (2008). Stress-induced expression of choline oxidase in potato plant chloroplasts confers enhanced tolerance to oxidative, salt, and drought stresses. *Plant Cell Reports*, *27*(4), 687-698. https://doi.org/10.1007/s00299-007-0479-4
- Anithakumari, A. M., Nataraja, K. N., Visser, R. G. F., & van der Linden, C. G. (2012). Genetic dissection of drought tolerance and recovery potential by quantitative trait locus mapping of a diploid potato population. *Molecular Breeding*, *30*(3), 1413-1429. https://doi.org/10.1007/s11032-012-9728-5
- Anjum, S., Xie, X., & Wang, L. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, *6*(9), 2026-2032. https://doi.org/10.5897/AJAR10.027
- Barnett, N. M., & Naylor, A. W. (1966). Amino Acid and Protein Metabolism in Bermuda Grass During Water Stress. *PLANT PHYSIOLOGY*, *41*(7), 1222-1230. https://doi.org/10.1104/pp.41.7.1222
- Bartley, G. E. (1995). Plant Carotenoids: Pigments for Photoprotection, Visual Attraction, and Human Health. *THE PLANT CELL ONLINE*, *7*(7), 1027-1038. https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1027
- Boyer, J. S. (1982). Plant Productivity and Environment. *Science*, *218*(4571), 443-448. https://doi.org/10.1126/science.218.4571.443
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, *30*(3), 239. https://doi.org/10.1071/FP02076
- Chowdhury, S. R., & Choudhuri, M. A. (1985). Hydrogen peroxide metabolism as an index of water stress tolerance in jute. *Physiologia Plantarum*, *65*(4), 476-480. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1985.tb08676.x
- Coleman, W. K. (2008). Evaluation of wild Solanum species for drought resistance. *Environmental and Experimental Botany*, *62*(3), 221-230. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.08.007
- Darwish, T. M., Atallah, T. W., Hajhasan, S., & Haidar, A. (2006). Nitrogen and water use efficiency of fertigated processing potato. *Agricultural Water Management*, *85*(1-2), 95-104. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2006.03.012
- Dat, J., Vandenabeele, S., Vranov E., Van Montagu, M., Inz*, D., & Van Breusegem, F. (2000). Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. Cellular and Molecular Life Sciences (CMLS), 57(5), 779-795. https://doi.org/10.1007/s000180050041
- Davies, W. J., & Zhang, J. (1991). Root Signals and the Regulation of Growth and Development of Plants in Drying Soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *42*(1), 55-76. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.000415
- Dubey, R. (1999). Protein Synthesis by Plants Under Stressful Conditions. En M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress, Second Edition* (pp. 365-397). CRC Press. https://doi.org/10.1201/9780824746728.ch16
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, *29*(1), 185-212. https://doi.org/10.1051/agro:2008021
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, *127*(3), 343-352. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x
- Graça, J. P. (2010). Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. Braz. J. Plant Physiology, 22(3), 189-197. https://doi.org/00.0000/S00000-000-0000-0
- Gandar, P. W., Tanner, C. B., & Tanner, C. B. (1976). Potato leaf and tuber water potential measurements with a pressure chamber. *American Potato Journal*, *53*(1), 1-14. https://doi.org/10.1007/BF02854086
- Gabriel J, Porco P, Angulo A, Magne J, La Torre J, Mamani P. Resistencia genética a estrés hídrico en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo invernadero. Revista Latinoamericana de la Papa. 2011a, 16(2):173-208.
- Gabriel, J. A. Porco, J. Angulo, J. Magne, J. La Torre y P.Mamani.(2011).Resistencia genética a estrés hídrico por sequía en variedades de campo (*Solanum tuberosum* L.) bajo condiciones de invernadero. Revista Latino Americana de la papa. 16(2) 175-208.
- Gabriel, J. S. Veramendi, A. Angulo, y J.Magne. (2013). Respuesta de cultivares nativos de papa (*Solanum tuberosum*L.) al estrés hídrico por sequía. Revista Latinoamericana de la papa, vol 17(2)1-18
- Havaux, M. (1998). Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science*, *3*(4), 147-151. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01200-X

- Izanloo, A., Condon, A. G., Langridge, P., Tester, M., & Schnurbusch, T. (2008). Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. Journal of Experimental Botany, 59(12), 3327-3346. https://doi.org/10.1093/jxb/ern199
- Hsiao, T. C. (1973). Plant Responses To Water Stress. *Plant Physiol*, *24*, 519-570.
- Jefferies, R. A. (1995). Physiology of crop response to drought. En *Modelling of Crops Under Conditions Limiting …* (pp. 61-74). https://doi.org/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- JEFFERIES, R. A. (1993). Cultivar responses to water stress in potato: effects of shoot and roots. *New Phytologist*, *123*(3), 491-498. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03761.x
- Jefferies, R. A., & Mackerron, D. K. L. (1987). Aspects of the physiological basis of cultivar differences in yield of potato under droughted and irrigated conditions. *Potato Research*, *30*(2), 201-217. https://doi.org/10.1007/BF02357663
- King, B., Stark, J., & Love, S. (2003). Potato Production with Limited Water Supply. *Vasa*, *32*(1), 54-55. https://doi.org/10.1024/0301-1526.32.1.54
- Lahlou, O., Ouattar, S., & Ledent, J.-F. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie*, *23*(3), 257-268. https://doi.org/10.1051/agro:2002089
- Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, *25*(2), 275-294. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
- Levy, D. (1983). Varietal differences in the response of potatoes to repeated short periods of water stress in hot climates. 1. Turgor maintenance and stomatal behaviour. *Potato Research*, *26*(4), 303-313. https://doi.org/10.1007/BF02356152
- Lima, A. L. S., DaMatta, F. M., Pinheiro, H. A., Totola, M. R., & Loureiro, M. E. (2002). Photochemical responses and oxidative stress in two clones of Coffea canephora under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany*, *47*(3), 239-247. https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00130-7
- Liu, F., Jensen, C. R., Shahanzari, A., Andersen, M. N., & Jacobsen, S.-E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*, *168*(3), 831-836. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.10.016
- Li, J., Cang, Z., Jiao, F., Bai, X., Zhang, D., & Zhai, R. (2015). Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, *16*(1), 82-88. https://doi.org/10.1016/j.jssas.2015.03.001
- MacKerron, D. K. L., & Jefferies, R. A. (1986). The influence of early soil moisture stress on tuber numbers in potato. *Potato Research*, *29*(3), 299-312. https://doi.org/10.1007/BF02359959
- Mahmud, Mohammad Hossain, Md. Mahfuz Bazzaz, Md. Shawquat Ali Khan, M. A. H. & M. S. K. (2014). Tuber Yield, Tuber Quality and Plant Water Status of Potato under Drought and Well Watered Condition. Global Journals Inc., 14, 101-107.
- Mahmud, A. Al, Hossain, M., Kadian, M. S., & Hoque, M. A. (2015). Physiological and biochemical changes in potato under water stress condition. *Indian Journal of Plant Physiology*, *20*(4), 297-303. https://doi.org/10.1007/s40502-015-0173-4
- Mane, S. P., Robinet, C. V., Ulanov, A., Schafleitner, R., Tincopa, L., Gaudin, A., … Grene, R. (2008). Molecular and physiological adaptation to prolonged drought stress in the leaves of two Andean potato genotypes. *Functional Plant Biology*, *35*(8), 669-688. https://doi.org/10.1071/FP07293
- Mani F, H. C. (2015). Genomic Advances in Potato Drought Tolerance. *Journal of Chemical, Biological and Physical Sciences*, *5*(2), 1677-1699.
- Martinez, C., & Moreno, U. (1992). Expresiones fisiologicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estres hidrico en condiciones de campo. *Bras. Fisiol. Veg*, *4*(1), 33-38. Recuperado a partir de http://www.cnpdia.embrapa.br/rbfv/pdfs/v4n1p33.pdf
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659-668. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659
- Mohammadkhani, N., & Reza Heidari. (2007). Effects of Water Stress on Respiration, Photosynthetic Pigments and Water Content in Two Maize Cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, *10*(22), 4022-4028. https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.4022.4028
- Monneveux, P., Ramírez, D. A., & Pino, M.-T. (2013). Drought tolerance in potato (S. tuberosum L.) Can we learn from drought tolerance research in cereals? *Plant Science*, *205-206*, 76-86. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.01.011

- Nordenkampf - Bolhar, H. R., Long, S. P., Baker, N. R., Oquist, G., Schreiber, U., & Lechner, E. G. (1989). Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation. *Functional Ecology*, *3*(4), 497-514. https://doi.org/10.2307/2389624
- Obidiegwu, J. E. (2015). Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*, *6*(July), 1-23. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542
- Ranalli, P., Candilo, M. di, & Bagatta, M. (1997). Drought tolerance screening for potato improvement. *Plant Breeding*, *116*(3), 290-292. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1997.tb00999.x
- Rahnama, H., & Ebrahimzadeh, H. (2004). The ef fect of NaCl on proline ac cu mu la tion in po tato seed lings and calli. Acta Physiologiae Plantarum, 26(3), 263-270.
- Rolando, J. L., Ramírez, D. A., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, *110*(October), 27-35. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.006
- Rudack, K., Seddig, S., Sprenger, H., Köhl, K., Uptmoor, R., & Ordon, F. (2017). Drought stress-induced changes in starch yield and physiological traits in potato. *Journal of Agronomy and Crop Science*, (May), 1-12. https://doi.org/10.1111/jac.12224
- Sayari, A., Gargouri-Bouzid, R., Bidani, A., Jaoua, L., Savouré, A., & Jaoua, S. (2005). Overexpression of Δ1-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers salt tolerance in transgenic potato plants. Plant Science, 169(4). https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.05.025
- Shi, S., Fan, M., Iwama, K., Li, F., Zhang, Z., & Jia, L. (2015). Physiological basis of drought tolerance in potato grown under long-term water deficiency. *International Journal of Plant Production*, *9*(2), 305-320.
- SINGH, T.N.; PALEG, L.G. & ASPINALL, D. (1973). Stress Metabolism III.Variations in response to water déficit in the barley plant.Australian Journal of Biolo- gical Science, 26:65 - 76,.
- SINGH, D. K., SALE, P. W. G., PALLAGHY, C. K., & SINGH, V. (2000). Role of proline and leaf expansion rate in the recovery of stressed white clover leaves with increased phosphorus concentration. *New Phytologist*, *146*(2), 261-269. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00643.x
- Teixeira, J., & Pereira, S. (2007). High salinity and drought act on an organ-dependent manner on potato glutamine synthetase expression and accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, *60*(1), 121-126. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.09.003
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie*, *23*(2), 181-190. https://doi.org/10.1051/agro:2002080
- Van der Mescht A, De Ronde J, Rossouw F. Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato. South African Journal of Science. 1999; 95(9):407–12.
- VOS, J., & GROENWOLD, J. (1988). Water Relations of Potato Leaves, I. Diurnal Changes, Gradients in the Canopy, and Effects of Leaf-insertion Number, Cultivar and Drought. *Annals of Botany*, *62*(4), 363-371. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087668
- Vos, J., & Oyarzún, P. J. (1987). Photosynthesis and stomatal conductance of potato leaves?effects of leaf age, irradiance, and leaf water potential. *Photosynthesis Research*, *11*(3), 253-264. https://doi.org/10.1007/BF00055065
- Xiao, X., Xu, X., & Yang, F. (2008). Adaptive responses to progressive drought stress in two Populus cathayana populations. Silva Fennica, 42(5), 705-719.
- Zaefyzadeh, M., Quliyev, R. A., Babayeva, S. M., & Abbasov, M. A. (2009). The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turkish Journal of Biology*, *33*(1), 1-7. https://doi.org/10.3906/biy-0801-12