



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Respuesta fisiológica y bioquímica de cuatro variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* L. Grupo Phureja) a condiciones de sequía

Darwin Leonel Moreno Echeverry

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Escuela de Posgrados

Bogotá, Colombia

2017

Respuesta fisiológica y bioquímica de cuatro variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* L. grupo phureja) a condiciones de sequía

Darwin Leonel Moreno Echeverry

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. Carlos Eduardo Núñez

Línea de Investigación

Fisiología de Cultivos

Grupo de Investigación

Horticultura

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Escuela de Posgrados

Bogotá, Colombia

2017

Dedicatoria

A mis padres (Leonel y Clara), mi hermana (Yessika) y mi sobrina (Verónica), por su apoyo incondicional en todas las etapas de mi vida. Son testigos de mi formación académica y de mi sueño en ser un gran investigador, para poder contribuir a la ciencia y al desarrollo de la humanidad.

Agradecimientos

A los jurados de tesis, el Doctor Helber Balaguera y el Doctor Julio Acevedo por la revisión de este manuscrito y sus valiosos aportes.

A la Doctora Liz Patricia Moreno directora de tesis por su dedicación y asesoría en la elaboración de esta investigación y la escritura del documento.

Al Doctor Carlos Eduardo Núñez, codirector de tesis por su asesoría en la elaboración de esta investigación.

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 los estudiantes Wilmar Ariza 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.

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

La papa es un cultivo cuyo rendimiento se ve significativamente afectado en condiciones de sequía por lo que es importante caracterizar los materiales genéticos en cuanto a su tolerancia y determinar la base de dicha tolerancia. El objeto de este estudio fue determinar las respuestas a nivel fisiológico, bioquímico y de rendimiento de cuatro genotipos de *S. tuberosum* Grupo Phureja en condiciones de déficit hídrico. Plantas de las variedades Colombia, Milagros, Paola y Violeta fueron sometidas a dos tratamientos de suministro hídrico, déficit hídrico aplicado en inicio de tuberización durante 16 días (WD) y riego continuo (WW). Todas las variedades en WD a partir de los 4 días de tratamiento (ddt) presentaron una disminución significativa en el contenido volumétrico del agua en el suelo, el potencial hídrico foliar, el contenido relativo de agua y la conductancia estomática. En rendimiento cuántico máximo del PSII disminuyó desde los 4 ddt para la variedad Colombia y partir de los 12 ddt para todas las variedades. El contenido de clorofilas aumentó significativamente en todas las variedades en WD, mientras que el contenido de carotenoides solo aumentó en la variedad Colombia ($0.21 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 0.41 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$). El aumento de las clorofilas se asocia a la disminución en el crecimiento observada y determinada a partir del área foliar específica. En la pérdida de electrolitos se presentó un aumento en las plantas WD a partir de los 8 ddt para las variedades Colombia, Milagros y Violeta y a partir de los 12 ddt para todas las variedades, siendo mayor en la variedad Colombia (45.2 %). El contenido de prolina aumentó significativamente para todas las variedades WD desde los 4 ddt, siendo a los 4 ddt y 8 ddt mayor para Milagros ($1965 \text{ } \mu\text{g g}^{-1} \text{ FM}$) y Violeta ($1438 \text{ } \mu\text{g g}^{-1} \text{ FM}$). La variedad que presentó

menor acumulación de prolina fue Colombia ($638 \mu\text{g g}^{-1}$ FM) y Paola ($270 \mu\text{g g}^{-1}$ FM). En el contenido de proteína en WD se observó a los 4 ddt y 8 ddt una disminución en Paola (3.09 mg g^{-1} FM – 2.83 mg g^{-1} FM) y a los 12 ddt un aumento en violeta (2.43 mg g^{-1} FM – 2.70 mg g^{-1} FM). En la variedad Colombia el contenido de proteína disminuyó desde los 4 ddt mientras que en la variedad milagros no hubo diferencias con las plantas WW. El contenido de azúcares fue mayor en las variedades Colombia, Milagros y Paola desde los 8 ddt. La actividad de la enzima antioxidante CAT aumentó significativamente para todas las variedades WD a partir de los 4 ddt siendo mayor en milagros ($37.8 \text{ UA}_{\text{CAT}}$ – $220.9 \text{ UA}_{\text{CAT}}$) y menor en Colombia ($23.5 \text{ UA}_{\text{CAT}}$ – $81.8 \text{ UA}_{\text{CAT}}$). En el rendimiento la variedad Milagros WD (180.6 g/planta) no presentó diferencias significativas con las WW, mientras que en las demás variedades WD hubo una disminución significativa, la cual fue mayor para Colombia (47.2 %), seguida de Paola (27.0 %) y Violeta (19.4 %). El índice de susceptibilidad fue mayor para Colombia (1.58) y menor para Milagros (0.26). Los datos sugieren que la variedad Milagros es la más tolerante lo que se atribuye al aumento temprano en el contenido de prolina que le permitió hacer ajuste osmótico y tomar más agua y así disminuir de forma gradual la conductancia estomática. Igualmente al presentar una mayor respuesta antioxidante presentó menos daño a nivel de las membranas y del metabolismo celular.

Palabras clave: Tolerancia, sequía, fluorescencia de la clorofila a, prolina, papa diploide, conductancia estomática.

Abstract

Potato is a crop whose yield is affected by drought conditions, so it is important to characterize the genetic material as to its tolerance and to determine the basis of such tolerance. The objective of this study was the responses to a physiological, biochemical and yield level of four genotypes of *S. tuberosum* group Phureja under conditions of water deficit. Plants of the varied. Colombia, Milagros, Paola and Violeta were submitted to two treatments of water supply, water deficit applied at the beginning of the tuberization for 16 days (WD) and continuous irrigation (WW). All WD varieties from 4 days of treatment (ddt) showed a significant decrease in the volumetric content of water in the soil, water potential, relative water content and stomatal conductance. In the maximum possible yield of PSII decreased from 4 ddt for the Colombia variety and from 12 ddt for all varieties. Chlorophyll content increased significantly in all varieties in WD, while carotene content increased only in the Colombia variety (0.21 mg g⁻¹ FM - 0.41 mg g⁻¹ FM). The increase of the chlorophylls is associated to the decrease in the observed growth and determined from the specific leaf area. In the loss of electrolytes, an increase in WD plants was observed from 8 ddt for the varieties Colombia, Milagros and Violeta and from 12 ddt for all varieties, being higher in the Colombia variety (45.2%). Proline content increased significantly for all WD varieties from 4 ddt, with 4 dt and 8 ddt higher for Milagros (1965 µg g⁻¹ FM) and Violet (1438 µg g⁻¹ FM). The variety with the lowest accumulation of proline was Colombia (638 µg g⁻¹ FM) and Paola (270 µg g⁻¹ FM). In the WD protein content at 4 ddt and 8 ddt, a decrease in Paola (3.09 mg g⁻¹ FM - 2.83 mg g⁻¹ FM) was observed at 12 dt and an increase in violet (2.43 mg g⁻¹ FM 2.70 mg g⁻¹ FM). In

the Colombia variety the protein content decreased from the 4 ddt while in the variety miracles there were no differences with the WW plants. The sugar content was higher in the varieties Colombia, Milagros and Paola from the 8 ddt. The activity of the antioxidant enzyme CAT increased significantly for all WD varieties from the 4 ddt being higher in miracles (37.8 UACAT - 220.9 UACAT) and lowest in Colombia (23.5 UACAT - 81.8 UACAT). In the yield the Milagros WD variance (180.6 g / plant) did not present significant differences with the WW, while in the other WD varieties there was a significant decrease, which was higher for Colombia (47.2%), followed by Paola (27.0%) and Violet (19.4%). The susceptibility index was higher for Colombia (1.58) and lower for Milagros (0.26). The data suggest that the Milagros variety is the most tolerant which is attributed to the early increase in proline content that allowed it to do osmotic adjustment and take more water and thus gradually decrease stomatal conductance. Likewise presenting a higher antioxidant response presented less damage to the membranes and cellular metabolism.

Keywords: Stress tolerance, drought, fluorescence of chlorophyll a, proline, diploid potato, stomatal conductance.

Contenido

Resumen	VIII
Abstract	X
Lista de figuras	XV
Lista de tablas	XVI
Lista de Símbolos y abreviaturas	XVII
Introducción	1
Objetivo general	5
Objetivos específicos	5
1. Marco teórico	6
Cambio climático y disponibilidad hídrica	6
Estrés hídrico y rendimiento de los cultivos	8
Efecto del déficit hídrico en plantas	9
Efectos a nivel fisiológico	9
Efectos en el crecimiento y desarrollo	11
Producción de ROS.....	12
Respuestas de las plantas al déficit hídrico	13
Cambios en la síntesis de hormonas	14
Ajuste osmótico	15
Síntesis de antioxidantes.....	16
Expresión de proteínas con diferentes funciones.....	16
<i>Solanum tuberosum</i> L. Grupo Phureja: origen, distribución e importancia nutricional	17
Diferentes estreses limitan el rendimiento de la papa	18
2. Materiales y métodos	22
Material vegetal y diseño del experimento	22
Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar	23
Conductancia estomática	23
Fluorescencia de la clorofila a	24

Contenido de pigmentos foliares.....	24
Área foliar específica.....	24
Pérdida de electrolitos.....	25
Contenido de prolina y proteína total.....	25
Contenido de azúcares totales.....	26
Actividad enzimática de la catalasa.....	26
Rendimiento.....	26
Índice de susceptibilidad a la sequía.....	27
Análisis de datos.....	27
3. Resultados.....	28
Parámetros climáticos.....	28
Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar.....	29
Conductancia estomática.....	31
Fluorescencia de la clorofila a.....	32
Contenido de clorofilas y carotenoides.....	33
Área foliar específica.....	35
Pérdida de electrolitos.....	37
Contenido de prolina y proteína total.....	38
Contenido de azúcares totales.....	39
Actividad antioxidante.....	¡Error! Marcador no definido.
Rendimiento e índice de susceptibilidad a la sequía.....	42
4. Discusión.....	44
5. Conclusiones.....	55
Bibliografía.....	57

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. Parámetros climáticos en el invernadero durante el periodo de evaluación. Promedio de la temperatura, humedad relativa y déficit de presión de vapor.	26
Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	27
Figura 3. Potencial hídrico foliar (Ψ_w) en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	28
Figura 4. Contenido relativo de agua (CRA) en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	29
Figura 5. Conductancia estomática (gs) en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	30
Figura 6. Rendimiento cuántico máximo del PSII (Fv/Fm) en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	31
Figura 7. Pérdida de electrolitos en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	35
Figura 8. Contenido de prolina (a) y de proteína (b), en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	37
Figura 9. Contenido de azúcares totales en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	38
Figura 10. Actividad enzimática de la enzima catalasa en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	39

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1. Concentración de clorofila a (Chl a), clorifla b (Chl b), clorofila total (Ch t), relación de clorofilas (Chl a / Chl b), contenido de carotenoides (Car) y área foliar específica (AFE), en cuatro variedades (V) de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	34
Tabla 2. Rendimiento, disminución del rendimiento e índice de susceptibilidad a sequía (SSI) en cuatro variedades de <i>S. tuberosum</i> L. grupo Phureja.	41

Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviaturas y símbolos	Término	Unidad
Ψ_w	Potencial hídrico	MPa
CRA	Contenido relativo de agua	%
PE	Pérdida de electrolitos	%
AFE	Área foliar específica	$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$
ddt	Días después de tratamiento	Días
dds	Días después de siembra	Días
gs	Conductancia estomática	$\text{mol H}_2\text{O m}^2 \text{s}^{-1}$
Chl a	Clorofila a	mg g^{-1} tejido
Chl b	Clorofila b	mg g^{-1} tejido
Chl t	Clorofila total	mg g^{-1} tejido
Car	Carotenoides	mg g^{-1} tejido
Prolina	Prolina	$\mu\text{g g}^{-1}$ tejido
Azúcares totales	Azúcares totales	$\mu\text{g mg}^{-1}$ tejido
Proteína total	Proteína total	$\mu\text{g mg}^{-1}$ tejido
T	Temperatura	$^{\circ}\text{C}$
HR	Humedad relativa	%
Fv/fm	Rendimiento cuántico máxima fotoquímico del PSII	

Introducción

El calentamiento global está generando fluctuaciones en la distribución de las lluvias, incrementando el riesgo de escasez de agua con impactos potencialmente negativos en el rendimiento y la calidad de los cultivos (Verslues *et al.*, 2006; Riadh *et al.*, 2010; Skansi *et al.*, 2013). Uno de los principales retos que debe afrontar la agricultura en la actualidad, es la escasez de agua, ya que las prácticas agrícolas usan más del 70% de agua dulce del mundo (Doll, 2009). Se ha reportado que la sequía entre otros tipos de estrés, generan una disminución en el rendimiento de diferentes cultivos (Banik *et al.*, 2016; Kadaja y Saue, 2016; Zhao *et al.*, 2016; Waals *et al.*, 2016), siendo el déficit hídrico un factor adverso común para el crecimiento de las plantas en campo (Li *et al.*, 2017).

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el tercer cultivo alimenticio más importante en términos de consumo humano, siendo un alimento básico con alta calidad nutricional, el cual garantiza la seguridad alimentaria de muchas regiones del mundo (André *et al.*, 2009a; Gastelo *et al.*, 2014), su producción anual estimada excede los 382 millones de toneladas por año (FAOSTAT, 2014). La demanda de papa está aumentando principalmente en los países en desarrollo, los cuales tienen rendimientos bajos comparados con los obtenidos en países de primer mundo, por lo tanto, mejorar la tolerancia a condiciones de estrés tanto biótico como abiótico, podría incrementar los rendimientos (Schafleitner, 2009).

De acuerdo a lo reportado por el Centro Internacional de la Papa (CIP), el estrés abiótico más importante en el cultivo de la papa es la sequía, debido a que afecta severamente la productividad (Gastelo *et al.*, 2014). La papa ha sido reportada

como una especie susceptible a la sequía porque tiene una alta demanda de agua y es muy sensible a bajos potenciales hídricos del suelo (Lynch *et al.*, 1995; Fleisher *et al.*, 2015; Kessime *et al.*, 2016). Los estados fenológicos de inicio de tuberización y llenado de tubérculos son los más susceptibles al déficit hídrico, resultando en una disminución tanto de la producción, como de la calidad de los tubérculos (Deblonde y Ledent, 2001; Karam *et al.*, 2005; Shock *et al.*, 2007; Ali, 2014). La baja tolerancia que tiene la papa a condiciones de déficit hídrico ha sido asociada al sistema radical de la planta, el cual es superficial y limitado encontrándose principalmente en la capa de arado (Alva, 2008; Iwama, 2008; Bai *et al.*, 2016). Estudios anteriores han demostrado que las respuestas de la papa al déficit hídrico varían entre los genotipos, presentando respuestas diferenciales a nivel fisiológico, morfológico y molecular (Topbjerg *et al.*, 2014).

El déficit hídrico tiene diferentes efectos en las plantas dependiendo de la especie, del genotipo, del estado de desarrollo de la planta, así como de la severidad y duración del estrés (Shi *et al.*, 2015). Se ha identificado que uno de los primeros efectos de la sequía en plantas, es la reducción del potencial hídrico de la raíz, el cual genera acumulación y transporte de ácido abscísico (ABA) a través del xilema, a la parte aérea de la planta (Liu *et al.*, 2006). Esta acumulación de ABA principalmente en las células oclusivas de los estomas, genera cierre estomático y, por lo tanto, altera la conductancia estomática y el estado hídrico de la planta (Monclus *et al.*, 2006; Tomás *et al.*, 2013).

El cierre estomático disminuye la pérdida de agua y limita el flujo de CO₂ al interior de los estomas, causando una limitación estomática que genera un desacople en las fases foto y síntesis de la fotosíntesis (Chandra y Dubey, 2008; Hassanpanah, 2010). Esta alteración en los procesos fotosintéticos, aumenta la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y por lo tanto, se presenta daño a nivel de macromoléculas, membranas celulares y daño en los fotosistemas causando una limitación no estomática de la fotosíntesis (Plauborg *et al.*, 2010; Feller, 2016). La disminución en las tasas fotosintéticas genera menor producción, rendimiento y calidad de los cultivos al presentarse menor

cantidad de fotoasimilados (Tourneux *et al.*, 2003; Ma *et al.*, 2015; Daryanto *et al.*, 2016).

Se ha evidenciado que los genotipos tolerantes al déficit hídrico emplean varias respuestas simultáneas, como una estrategia para sobrevivir bajo condiciones de agua limitada y producir mayores rendimientos, que los cultivares susceptibles (Osakabe *et al.*, 2014; Shi *et al.*, 2015). Entre las respuestas más importantes que se presentan bajo condiciones de déficit hídrico en papa, se encuentra la acumulación de osmolitos compatibles como los azúcares reductores y la prolina, el aumento en la actividad de enzimas antioxidantes como catalasa, peroxidasa, superóxido dismutasa, glutatión reductasa, entre otras; y la síntesis de proteínas con diferentes funciones como factores de transcripción, señalizadores y protectoras (Pan *et al.*, 2016; Yooyongwech *et al.*, 2016; Frolov *et al.*, 2017; Georgieva *et al.*, 2017; Per *et al.*, 2017; Puente-Garza *et al.*, 2017).

Si bien las especies tetraploides de papa son las más cultivadas en todo el mundo, los programas de fitomejoramiento para producir materiales con tolerancia al déficit hídrico han sido poco exitosos, debido a la baja heredabilidad de los rasgos de tolerancia, los cuales presentan control poligenético y epístasis (Schafleitner, 2009). Sin embargo, se ha encontrado alta heredabilidad en papas de tipo diploide para algunos rasgos de crecimiento en respuesta a condiciones de sequía (Anithakumuari *et al.*, 2011).

S. tuberosum grupo phureja, es un material diploide con gran importancia económica en Colombia, país con la mayor producción del mundo y su mayor exportador. Esta planta se considera muy valiosa para el fitomejoramiento y desarrollo de nuevas variedades, ya que adicionalmente tiene características culinarias atractivas y alta calidad nutricional (Ghislain *et al.*, 2006; Bonilla *et al.*, 2009; Rodríguez *et al.*, 2009; Duarte-Delgado *et al.*, 2015; Peña *et al.*, 2015). En Colombia, se han obtenido por selección cultivares con niveles altos de tolerancia a dos patógenos que son limitantes en la producción, como son *Spongospora subterránea* y *Phytophthora infestans*. Estos materiales han mostrado una ventaja importante en condiciones en campo frente a otras variedades, como

consecuencia de la menor disminución en el rendimiento bajo la presión de estos patógenos. Debido a que existe un “cross talk” entre el estrés biótico y el abiótico (Van den Ende and El-ESawe, 2014; Shi *et al.*, 2015), estos cultivares podrían ser potencialmente tolerantes a otros estreses abióticos como la sequía, sin embargo no han sido caracterizados bajo estas condiciones.

El objetivo de la presente investigación fue evaluar las respuestas a nivel fisiológico, bioquímico y de rendimiento, de cuatro genotipos de *S. tuberosum* grupo Phureja, tres tolerantes a los patógenos *Spongospora subterranea* y *Phytophthora infestans* (Milagros, Paola y Violeta) y uno susceptible (Criolla Colombia), con el fin de identificar los materiales tolerantes a déficit hídrico y comprender los mecanismos que promueven dicha tolerancia.

Objetivo general

- Evaluar la respuesta fisiológica y bioquímica de cuatro variedades de papa criolla (*Solanum tuberosum* L. grupo phureja) a condiciones de déficit hídrico.

Objetivos específicos

- Determinar el estado hídrico foliar y la conductancia estomática en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. en condiciones de déficit hídrico.
- Determinar el contenido de pigmentos fotosintéticos y el área foliar específica en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. en condiciones de déficit hídrico.
- Determinar la estabilidad de las membranas celulares y el estado del aparato fotosintético a nivel del PSII en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. en condiciones de déficit hídrico.
- Determinar la acumulación de osmolitos y la respuesta antioxidante en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. en condiciones de déficit hídrico.
- Determinar el rendimiento y el índice de susceptibilidad en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. en condiciones de déficit hídrico.

1. Marco teórico

Cambio climático y disponibilidad hídrica

El cambio climático y el crecimiento poblacional influirá de forma significativa en la agricultura y en los recursos naturales, poniendo en riesgo la seguridad alimentaria a nivel mundial (Calzadilla *et al.*, 2014; Bellprat *et al.*, 2015; Bárcena, 2015; Jat *et al.*, 2016). En la actualidad, la agricultura utiliza más del 70% del agua dulce del mundo, por lo tanto, una disminución en la disponibilidad de este recurso afecta directamente la producción y el rendimiento de los cultivos (Doll, 2009). Los efectos del calentamiento global generan fluctuaciones con respecto a la distribución de las lluvias (Miyashita *et al.*, 2005; Mohammed, 2005; Skansi *et al.*, 2013), y por lo tanto, se incrementa el riesgo de generarse escases de agua con impactos negativos en la agricultura mundial (Marengo *et al.*, 2009; Riadh *et al.*, 2010; Miranda *et al.*, 2011).

Las dos regiones del mundo que son más vulnerables al cambio climático son Asia Meridional y América Latina, debido a la fuerte dependencia de la agricultura en sus economías y al gran porcentaje de migración poblacional en estas regiones (Bárcena, 2015; Thiede *et al.*, 2016). Lo anterior, debido a los pocos desarrollos con respecto a los mecanismos de adaptación para enfrentar los desafíos del cambio climático, con impactos actuales negativos en diferentes cultivos de importancia en la seguridad alimentaria (Jat *et al.*, 2016).

En la actualidad, se ha reportado un aumento considerable de las concentraciones atmosféricas de diferentes gases de efecto invernadero durante los últimos dos siglos, como resultado de la actividad antrópica (Jat *et al.*, 2016). Como consecuencia del calentamiento global se están generando cambios tanto en la cantidad como en el patrón de distribución de las lluvias, lo que genera un aumento en la sequía en regiones como América Latina (Garlati, 2013; Skansi *et al.*, 2013; Zarch *et al.*, 2015). Debido a la importancia de la sequía, como una de las consecuencias del calentamiento global, se han desarrollado estudios en diferentes partes del mundo, principalmente en África, Norte de Europa, Estados Unidos y América Latina, donde se han identificando los riesgos, las amenazas y la vulnerabilidad que afrontan diferentes tipos de cultivos (Calzadilla *et al.*, 2014; Bellprat *et al.*, 2015; Pulatov *et al.*, 2015; Vashisht *et al.*, 2015; van der Waals *et al.*, 2016).

Varios grupos de investigación están participando en la elaboración de estrategias de adaptación para enfrentar el cambio climático desde la agricultura en regiones como América Latina (Lee *et al.*, 2014), siendo uno de los mecanismos más importantes para la adaptación de los sistemas de cultivos al calentamiento global, el fitomejoramiento (Jat *et al.*, 2016). Sin embargo, estos programas deben ser incentivados por los diferentes gobiernos para la liberación y difusión de las nuevas variedades, reemplazando las variedades obsoletas que fueron desarrolladas en un clima diferente al actual y que por lo tanto, ponen en riesgo a los agricultores y a la seguridad alimentaria (Atlin *et al.*, 2017).

A pesar de los efectos positivos que propicia un incremento del CO₂ atmosférico en el crecimiento y producción de los cultivos de plantas con metabolismo C3, no ocurre lo mismo con el aumento de la temperatura y la alteración en los patrones de lluvias, los cuales pueden acortar los estados fenológicos de las plantas, aumentar las tasas de respiración, afectar la distribución de las poblaciones de plagas y aumentar la evapotranspiración (Pulatov *et al.*, 2015; Jat *et al.*, 2016). Esto último, acentuando las limitaciones hídricas de los cultivos, propiciando una mayor probabilidad de condiciones de estrés por sequía (Jat *et al.*, 2016).

Estrés hídrico y rendimiento de los cultivos

La agricultura presenta una grave amenaza con respecto a la producción de alimentos y materias primas, como consecuencia de los efectos generados por el calentamiento global (Fischer *et al.*, 2016). Conforme a los métodos estadísticos propuestos por Wang *et al.* (2014), las zonas de agricultura más propensas a la sequía se encuentran en el sur de Europa, Asia Meridional y Sur América.

Según Wallace (2000), la población mundial se duplicará para el año 2050. Por lo tanto, es necesario aumentar la producción mundial de alimentos por encima del 70%. De esta forma, se evitaría poner en riesgo la seguridad alimentaria de los países (Bruinsma, 2009).

En la actualidad se ha reportado una disminución del rendimiento en la mayoría de los cultivos establecidos en todas las regiones del mundo, como consecuencia de los efectos del cambio climático (Xiaotang *et al.*, 2015; Guardia *et al.*, 2016; Xiao *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2016a). Aunque los efectos del déficit hídrico en las plantas cultivadas dependen de la especie, del estado fenológico, así como de la duración y de la severidad del estrés, este factor es considerado uno de los más importantes en la disminución del rendimiento de los cultivos (Zhang y Lin, 2016; Daryanto *et al.*, 2017).

El rendimiento de los cultivos está directamente relacionado con la capacidad de las plantas para producir fotoasimilados y transportarlos hasta los diferentes órganos incluyendo los vertederos cosechables (Daryanto *et al.*, 2017). Bajo condiciones de sequía, se ha reportado una reducción en el crecimiento de los órganos de las plantas, evidenciado en una menor área foliar y como consecuencia, se disminuye la interceptación y captación de radiación solar, generando una reducción en las tasas fotosintéticas y por lo tanto, en el rendimiento (Anyia y Herzog, 2004; Liu y Stutzel, 2004).

La reducción en el crecimiento de las plantas bajo condiciones de déficit hídrico se debe principalmente a la restricción en los procesos de elongación, división y diferenciación celular, debida a la reducida presión de turgencia que se genera bajo condiciones de estrés por sequía y a los cambios en las relaciones hormonales de la planta (Bhaskara *et al.*, 2016). Sin embargo, no solo se da una disminución en el crecimiento de algunos órganos de la planta, sino que se puede producir una redistribución de los fotoasimilados, generando estrategias de adaptación a condiciones de sequía (Polaina *et al.*, 2016). Uno de estos mecanismos en plantas, es aumentar el crecimiento de la raíz bajo condiciones de déficit hídrico, con la finalidad de obtener mayor cantidad de agua del suelo y de esta forma evitar una disminución en el rendimiento de los cultivos (Dry *et al.*, 2000; Verslues, 2016). Sin embargo el aumento en el crecimiento de la raíz puede disminuir la asignación de fotoasimilados a los órganos de interés comercial (Wang *et al.*, 2016).

Efecto del déficit hídrico en plantas

El déficit hídrico tiene diferentes efectos en las plantas dependiendo del genotipo, del estado de desarrollo de la planta, así como de la severidad y la duración del estrés (Plauborg *et al.*, 2010).

Efectos a nivel fisiológico

Uno de los primeros eventos que ocurre en las plantas luego de ser sometidas a condiciones de sequía, es la disminución en el potencial hídrico de la raíz, lo que induce el aumento en las concentraciones de ácido abscísico (ABA) en el xilema de las plantas y el posterior cierre estomático que esta acumulación produce (Liu *et al.*, 2005; Ahmadi *et al.*, 2010; Plauborg *et al.*, 2010). El cierre estomático tiene como objetivo mantener el balance hídrico de las plantas, siendo el contenido relativo de agua (CRA) un indicador de este balance (Shi *et al.*, 2015). Se ha

observado que, aunque bajo condiciones de sequía, todas las especies disminuyen el contenido relativo de agua, solo las más susceptibles presentan una mayor disminución en este parámetro, evidenciando la menor capacidad de las plantas para retener el agua en sus hojas (Shi *et al.*, 2015). Sin embargo, otros autores afirman que el CRA y el potencial hídrico foliar (ψ_h) únicamente se ven disminuidos cuando las condiciones de estrés por déficit hídrico son severas, ya que en condiciones leves de sequía, estos parámetros a nivel de la parte aérea no son alterados (Liu *et al.*, 2006).

El cierre estomático también genera una disminución en la toma de CO₂, reduciendo la tasa fotosintética y por ende la producción de fotoasímulados generando así un menor crecimiento de la planta y una menor productividad (Daryanto *et al.*, 2016). A este tipo de limitación se le conoce como limitación estomática de la fotosíntesis, ya que está relacionada con la toma y fijación de CO₂ (Liu *et al.*, 2005; Fleisher *et al.*, 2008).

Se ha reportado que las especies vegetales pueden clasificarse de acuerdo a la sensibilidad en las células guarda para reducir la conductancia estomática como mecanismo de tolerancia a la sequía (Roman *et al.*, 2015). Las plantas isohídricas son aquellas que tienen un alta sensibilidad y por lo tanto, cierran sus estomas al sentir el déficit hídrico. Por otro lado, las plantas anisohídricas, tienen una sensibilidad baja en las células guarda y por lo tanto, bajo condiciones de déficit hídrico mantienen los estomas abiertos y las tasas fotosintéticas por más tiempo, esta estrategia en condiciones de déficit hídrico severo puede causar daños en la planta (Roman *et al.*, 2015).

La disminución en la toma de CO₂ producida por la menor conductancia estomática, puede generar un desacople entre las dos fases de la fotosíntesis, aumentando la posibilidad de que se produzcan especies reactivas de oxígeno (ROS) (Feller, 2016). Las ROS pueden ocasionar daños en la fase foto de la fotosíntesis a nivel de los fotosistemas, membranas y proteínas generando adicionalmente limitaciones de tipo no estomático (Yamauchi y Sugimoto, 2010;

Ma *et al.*, 2015). Los daños en la fase foto pueden ser determinados a través de los parámetros relacionados con la fluorescencia de la clorofila *a*, los cuales están basados en la cinética de Kautsky explicada con la curva de inducción de fluorescencia (Zhang *et al.*, 2016b). Estos parámetros básicamente describen la disipación de la energía por la vía fotoquímica y no fotoquímica, así como los rendimientos cuánticos a nivel fotoquímico y no fotoquímico y permiten relacionar la tasa de transporte de electrones con el estrés impuesto (Zhang *et al.*, 2016b).

En condiciones de sequía también se ha evidenciado daño en la estructura de los cloroplastos y en particular en la concentración de clorofilas (Gerhard *et al.*, 2016), asociada a degradación por las ROS y al incremento en la actividad de enzimas como la clorofilasa (Ramírez *et al.*, 2014). También se ha reportado en condiciones de sequía, la degradación de proteínas, las cuales están involucradas en procesos metabólicos como señalización, replicación y transcripción del ADN y procesamiento del ARN (Wang *et al.*, 2016). Por otro lado, existen muchas proteínas que son inducidas bajo condiciones de sequía, las cuales están involucradas en respuestas de tolerancia a condiciones de estrés (Frolov *et al.*, 2017).

Efectos en el crecimiento y desarrollo

Con respecto al crecimiento de las plantas, se ha identificado en diversas especies vegetales, que la sequía tiene efecto sobre la elongación, división y diferenciación celular, debido tanto a la alteración en los procesos fotosintéticos como al antagonismo entre la hormona ABA y las hormonas relacionadas con los procesos de crecimiento y desarrollo (Tournex *et al.*, 2003; Jung *et al.*, 2015). Se ha observado que el área foliar tiende a reducirse bajo condiciones de sequía, disminuyendo la superficie de transpiración y de intercepción de la radiación solar, como mecanismo para evitar la pérdida excesiva de agua y prevenir la fotoinhibición (Chandra y Dubey, 2008).

Diferentes investigadores han reportado que los genotipos de plantas tolerantes a condiciones de sequía, presentan un aumento en el sistema radical, siendo esto una estrategia para explorar el suelo en busca de agua (Shi *et al.*, 2015). Sin embargo, en muchas especies vegetales, la elongación de la raíz es un rango de susceptibilidad y genera limitaciones en el rendimiento, debido a que los fotoasimilados se dirigen a la raíz y no al vertedero comercial (Wang *et al.*, 2016).

Producción de ROS

En condiciones de estrés por déficit hídrico hay un aumento en la concentración de especies reactivas de oxígeno debido al desacople generado en las fases foto y síntesis, de la fotosíntesis (Li *et al.*, 2013; Shi *et al.*, 2015). Las ROS se producen principalmente en los peroxisomas, mitocondrias y cloroplastos (Shi *et al.*, 2015). En el cloroplasto se producen las ROS a nivel de la antena del PSII (LHCII) como oxígeno singlete (1O_2) y a nivel del PSI como radical hidroxilo (OH^-), siendo este el más reactivo de todas las ROS (Boguszewska *et al.*, 2010; Kar, 2011; Li *et al.*, 2013). También se ha reportado la generación de ROS a nivel de apoplasto en la membrana plasmática, através de las NADPH oxidasas, peroxidasas clase III, poliaminas oxidasas y oxalato oxidasas (Jiang *et al.*, 2011; Marino *et al.*, 2012; Demidchik *et al.*, 2014), como consecuencia de la disminución en las concentraciones de K^+ citosólico, lo cual se ha observado que ocurre bajo condiciones de déficit hídrico (Armengaud *et al.*, 2009).

En condiciones de estrés hídrico las ROS, específicamente el OH^- , puede causar peroxidación de los lípidos de membrana aumentando su permeabilidad y causando la fuga de electrolitos; sin embargo, también se ha reportado que las ROS pueden activar los canales de salida de K^+ generando fuga de electrolitos, sin necesidad de presentarse daño en la membrana celular (Gill y Tuteja, 2010; Demidchik *et al.*, 2014; Frolov *et al.*, 2017).

En los genotipos de especies vegetales susceptibles a condiciones de sequía, se ha evidenciado que las membranas celulares sufren daños severos como consecuencia de la peroxidación lipídica y, por consiguiente, se ha sugerido que este marcador pueda ser usado para seleccionar genotipos tolerantes a esta condición de estrés (Lee y Zhu, 2010; Morales *et al.*, 2015). De esta manera la pérdida de electrolitos y los índices derivados de este parámetro, son una opción para conocer indirectamente el estado de las membranas celulares y por tanto el efecto del estrés (Demidchik *et al.*, 2014; Morales *et al.*, 2015).

Un método directo para conocer el estado de las membranas, es a través del compuesto malondialdehído, el cual es un producto de la peroxidación de lípidos y se acumula a nivel intracelular (Li *et al.*, 2013). Este parámetro ha sido clave en la identificación de la peroxidación de lípidos en diferentes investigaciones relacionadas con estrés biótico y abiótico, como sequía, salinidad, alta y baja temperatura, plagas y enfermedades (Zhang *et al.*, 2008; Yamauchi y Sugimoto, 2010; Chen *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2013; Sen y Alikamanoglu, 2013, Ma *et al.*, 2015).

Sin embargo, las ROS no solamente son moléculas que causan daño sino que actúan como señalizadores en diferentes procesos tanto en condiciones de no estrés como en diferentes tipos de estreses, razón por la cual se producen de manera casi constante en las plantas (Mittler, 2017).

Respuestas de las plantas al déficit hídrico

Las respuestas que se generan bajo condiciones de déficit hídrico se presentan en las plantas en diferentes niveles, desde los cambios fisiológicos, morfológicos, bioquímicos y hasta los moleculares y son diferenciales dependiendo del nivel de tolerancia de los genotipos (Osakabe *et al.*, 2014). Se ha evidenciado que los genotipos tolerantes a la sequía emplean varias respuestas simultáneas, como una estrategia para sobrevivir bajo condiciones de agua limitada (Shi *et al.*, 2015).

Cambios en la síntesis de hormonas

En diferentes especies vegetales se ha observado que el déficit hídrico altera el balance hormonal (Schafleitner *et al.*, 2007a). Uno de los primeros eventos de señalización en las plantas bajo condiciones de sequía, es la acumulación de ABA (Liu *et al.*, 2005). Las raíces son capaces de detectar el déficit hídrico, produciendo y acumulando ABA cuando su potencial hídrico disminuye, evidenciándose una relación directa entre el ABA acumulado en la savia del xilema y la disminución en el potencial hídrico de la raíz; siendo este mecanismo presentado bajo condiciones de sequía leve (Liu *et al.*, 2006). El aumento en el contenido de ABA en condiciones de déficit hídrico causa como primera respuesta el cierre estomático y de otro lado induce la expresión de genes relacionados con mecanismos de respuesta de la planta (Jensen *et al.*, 2010; Jung *et al.*, 2015).

También se ha observado en plantas bajo condiciones de déficit hídrico una reducción en el contenido de giberelinas, debido tanto a la alteración en los genes involucrados en su biosíntesis como a un incremento en la actividad de la oxidasa-giberelina, la cual está involucrada en la degradación de esta hormona (Schafleitner *et al.*, 2007b; Bhargava y Sawant, 2013). Como consecuencia de la disminución en el contenido de giberelinas, la planta tiene un menor crecimiento de la parte aérea y un menor crecimiento foliar (Scaramagli *et al.*, 2000; Schafleitner *et al.*, 2007).

Ajuste osmótico

El ajuste osmótico es uno de los procesos más importantes en respuesta a déficit hídrico, ya que permite mantener el contenido de agua celular, debido a la reducción en el potencial osmótico, por la acumulación de diferentes tipos de osmolitos a nivel del citoplasma y la vacuola (Knipp y Honermeier, 2006). Los azúcares reductores (glucosa y fructosa), algunos aminoácidos como prolina y betaína, así como otros solutos de bajo peso molecular, son metabolitos compatibles hidrofílicos que tienen un papel importante en la disminución del potencial hídrico (Kondrak *et al.*, 2012; Sperdouli y Moustakas, 2012; Yooyongwech *et al.*, 2016). Los osmolitos compatibles tienen además una función protectora sobre moléculas y estructuras y algunos pueden funcionar como señalizadores (Yooyongwech *et al.*, 2016). Se ha encontrado que el ajuste osmótico se correlaciona con la tolerancia de las plantas para resistir periodos de sequía, dependiendo de la especie y de la intensidad del estrés, esto se debe a la capacidad que tienen los osmolitos para reducir el potencial osmótico y favorecer el transporte pasivo de agua a través de las células, manteniendo la presión de turgencia en las plantas (Yooyongwech *et al.*, 2016; Per *et al.*, 2017).

Se ha reportado para numerosos cultivos el incremento del aminoácido no proteico prolina, ya que este osmolito también está involucrado en la protección de estructuras blanco de las especies reactivas de oxígeno como las membranas y las macromoléculas, e induce la síntesis de enzimas antioxidantes (Schafleitner *et al.*, 2007b; Yang *et al.*, 2013; Per *et al.*, 2017).

Síntesis de antioxidantes

El contenido de especies reactivas de oxígeno debe mantenerse en equilibrio con la capacidad antioxidante celular (Boguszewska *et al.*, 2010; Georgieva *et al.*, 2017). En condiciones no estresantes, el sistema de defensa antioxidante de las plantas protege la célula contra las ROS, pero en situaciones de estrés, donde se produce un incremento considerable de las ROS, la defensa antioxidante no es suficiente para contrarrestar ese incremento y se presenta daño oxidativo (Georgieva *et al.*, 2017). Sin embargo, se ha observado que los genotipos de plantas tolerantes a condiciones de sequía, presentan una mayor actividad de enzimas antioxidantes, induciendo una estrategia de aclimatación para contender con el estrés oxidativo (Shi *et al.*, 2015; Talbi *et al.*, 2015).

Bajo condiciones de déficit hídrico, se ha observado en plantas la activación de enzimas antioxidantes como la peroxidasa, catalasa y superóxido dismutasa (Boguszewska *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2013). Con respecto a los antioxidantes de tipo no enzimático como los carotenoides, se ha identificado que su acumulación en plantas, aumenta la tolerancia a condiciones de sequía, debido a su actividad relacionada con la detoxificación de las ROS (Young-Min *et al.*, 2015; Cho *et al.*, 2016).

Expresión de proteínas con diferentes funciones

En condiciones de déficit hídrico en las plantas, se ha reportado un incremento en las proteínas funcionales que participan en la mitigación del estrés, aumentando la tolerancia a esta condición (Pan *et al.*, 2016). Se ha observado el aumento de factores de transcripción que regulan la expresión de genes involucrados en mecanismos de tolerancia a condiciones de sequía, así como otras proteínas

relacionadas señalización del estrés (Chacón *et al.*, 2010; Pagnussat *et al.*, 2012; Ambrosome *et al.*, 2017; Frolov *et al.*, 2017).

También se ha observado el aumento de otras proteínas involucradas en mecanismos de protección como las LEA por sus siglas en inglés (Late Embriogenesis Abundant Proteins), las cuales evitan el daño de estructuras celulares, proteínas y membranas, como consecuencia de la deshidratación, perteneciendo al grupo de las dehidrinas; sin embargo, también se han reportado otros grupos de proteínas como la chaperona Hsp70 y fibrilinas (Sung *et al.*, 2001; Latijnhouwers *et al.*, 2010; Bundig *et al.*, 2016; Frolov *et al.*, 2017). También se ha identificado en condiciones de déficit hídrico un aumento de las proteínas de choque térmico, que funcionan principalmente como chaperonas en el plegamiento de proteínas (Li y Guy, 2001; Zhou *et al.*, 2012).

Sin embargo, no solo se ha encontrado un aumento en la expresión de proteínas bajo condiciones de sequía, sino una disminución por degradación de proteínas, como la rubisco y la proteína D1 del fotosistema II (Batra *et al.*, 2014; Bundig *et al.*, 2016). Así mismo, Bonhomme *et al.* (2009), detectaron una disminución en la expresión de proteínas en plantas bajo condiciones de sequía, donde el 65% de ellas, estaban asociadas al cloroplasto, tanto en el ciclo de Calvin, como en la cadena de transporte de electrones.

***Solanum tuberosum* L. Grupo Phureja: origen, distribución e importancia nutricional**

La papa es un cultivo importante a nivel mundial y actualmente juega un papel importante en la seguridad alimentaria, debido a la diversidad de genotipos que presenta esta especie, los cuales pueden proveer diferentes cantidades de compuestos funcionales y nutricionales (Toledo y Burlingame, 2006; Burlingame *et al.*, 2009; Tian *et al.*, 2016). Se ha reportado que existe una gran biodiversidad

en *Solanum tuberosum*, a pesar de esto, solo se cultivan pocas variedades debido a que se desconoce el comportamiento fisiológico, la adaptación de los genotipos a las diferentes condiciones medioambientales, así como sus características nutricionales (Navarre *et al.*, 2010; Peña *et al.*, 2015; Calliope *et al.*, 2017).

S. tuberosum Grupo phureja, conocida comúnmente en Colombia como papa criolla, es una especie diploide originaria de América del Sur, la cual presenta múltiples características que la hacen valiosa desde el punto de vista culinario y nutricional (Burgos *et al.*, 2013; Wegener *et al.*, 2017). A parte de ser una fuente de carbohidratos que provee energía, también incluye una variedad de compuestos dietarios esenciales como polifenoles, vitaminas, carotenoides, antioxidantes, minerales, proteína, fibra, así como vitamina E y C, lo cual trae grandes beneficios para la salud de sus consumidores (André *et al.*, 2009b; Burlingame *et al.*, 2009; Wegener *et al.*, 2017). Incluso se ha reportado que este grupo presenta características nutricionales superiores a las de genotipos provenientes de otros grupos (Ballesteros *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2011).

Colombia se ha descrito como un centro de diversidad y de origen de este grupo de papas diploides, lo que implica un gran potencial de recurso genético para implementar programas de fitomejoramiento (Gómez *et al.*, 2012). Este grupo de papas se siembran en Colombia entre los 2000 a 3400msnm y son muy apetecidas en países europeos y asiáticos al ser un producto novedoso y nutritivo (Rojas y Seminario, 2014; Zárate-Polanco *et al.*, 2014).

Diferentes estreses limitan el rendimiento de la papa

La especie *S. tuberosum* presenta poca tolerancia a condiciones de sequía, debido a su alto requerimiento hídrico y a la baja capacidad para resistir bajos potenciales hídricos de suelo (Fleisher *et al.*, 2015). El estado fenológico que más se afecta bajo condiciones de sequía es en llenado de tubérculo, ya que en condiciones de estrés se produce una disminución significativa en la producción,

rendimiento y calidad del tubérculo (Ali, 2014). Varios investigadores han sugerido que esta sensibilidad a la falta de agua se debe al sistema radical el cual es limitado y muy superficial (Alva, 2008).

Se han realizado múltiples estudios donde se evalúa la respuesta de *S. tuberosum* a condiciones de sequía, a nivel fisiológico, morfológico y molecular, inclusive a partir de la generación de plantas de papa transgénica aumentando la expresión de auxinas para tolerar la condición de estrés (Kim *et al.*, 2013; Shi *et al.*, 2015). Los indicadores que han sido más usados para identificar la tolerancia de *S. tuberosum* a condiciones de sequía se relacionan con el rendimiento y el contenido de agua foliar (Rolando *et al.*, 2015). Los genotipos tolerantes de *S. tuberosum* a condiciones de sequía, son los que presentan un mayor rendimiento que los genotipos susceptibles, debido tanto a una mayor cantidad de tubérculos, como al mayor peso de cada tubérculo (Shi *et al.*, 2015). Así uno de los retos más importantes para la producción de papa en el mundo es afrontar la escasez de agua sin comprometer el rendimiento de los tubérculos (Shi *et al.*, 2015).

Las investigación de sequía en *S. tuberosum* se han realizado en inicio de tuberización y en llenado de tubérculos, ya que son estas dos etapas fenológicas las que se consideran que tienen mayor sensibilidad a este tipo de estrés (Liu *et al.*, 2005; Ahmadi *et al.*, 2010; Jensen *et al.*, 2010). Se ha reportado la alta sensibilidad de los genotipos de papa a condiciones de sequía, al disminuir rápidamente la conductancia estomática (1ddt), inclusive con estrés leve; no obstante, la fotosíntesis no disminuye al mismo nivel que la conductancia estomática, permitiendo a esta especie presentar valores altos de uso eficiente del agua intrínseco (UEAi) bajo condiciones de sequía (Liu *et al.*, 2006). Lo anterior ocurre cuando los valores están por encima de $0,2 \text{ mol m}^2 \text{ s}^{-1}$, por debajo de este valor, el UEAi cae abruptamente (Liu *et al.*, 2005). La conductancia estomática en papa presenta una alta relación con la disminución del potencial hídrico de la raíz y el aumento en los contenidos de ABA en el xilema (Liu *et al.*, 2008a; Jensen *et al.*, 2010).

Para *S. tuberosum* grupo Phureja no se conocen los mecanismos fisiológicos que generan la susceptibilidad o tolerancia a la condición de déficit hídrico. Es de gran importancia generar variedades de papa tolerantes a condiciones de sequía para mantener la productividad del cultivo, bajo los efectos del cambio climático global (Vashisht *et al.*, 2015).

Diferentes grupos de investigación a nivel mundial, están generando conocimiento sobre la interacción de estos patógenos con plantas de *S. tuberosum*, debido a las grandes pérdidas que generan en la productividad del cultivo (Yogendra *et al.*, 2017). En Colombia existen programas de fitomejoramiento, que han generado variedades de *S. tuberosum* grupo Phureja, tolerantes a dos de las enfermedades más limitantes para el cultivo de papa a nivel mundial (*Phytophthora infestans* y *Spongospora subterranea*) (Cotes y Núñez, 2014). El oomycete *Phytophthora infestans*, causa la enfermedad conocida como el tizón tardío, ocasionando pérdidas hasta del 100% de la producción (El-Banna y Taller, 2017). Mientras que el protozoario *Spongospora subterranea*, no solo genera daño directo a los tubérculos, sino también por la transmisión del virus "Potato mop-top - PMTV (Osorio-Giraldo *et al.*, 2012).

Se han realizado estudios en diferentes especies vegetales, para identificar los mecanismos de respuesta en común entre los diferentes tipos de estrés biótico y abiótico (Mantri *et al.*, 2010; Maldonado-Calderón *et al.*, 2012; Van den Ende and El-Esawe, 2014). La expresión de genes comunes indican crosstalk en las vías genéticas involucradas en las respuestas a condiciones de estrés por patógenos y factores abióticos como la salinidad, la sequía y las bajas temperaturas, identificando puntos de convergencia en las redes de señalización del estrés, a nivel de factores de transcripción (Mantri *et al.*, 2010; Maldonado-Calderón *et al.*, 2012).

Se ha observado que algunas moléculas como el ácido abscísico, las antocianinas, los azúcares y la prolina, se encuentran relacionadas en la respuesta tanto al estrés biótico como abiótico (Van den Ende and El-Esawe, 2014). Por lo tanto, se ha considerado que identificar y entender la expresión de genes específicos que comparten la respuesta a estrés de tipo biótico y abiótico, permitirá a los fitomejoradores generar variedades de plantas élites, con tolerancia a un amplio espectro de limitaciones para el crecimiento y desarrollo de los cultivos (Mantri *et al.*, 2010; Bhargava y Sawant, 2013).

2. Materiales y métodos

Material vegetal y diseño del experimento

El estudio se realizó en 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 4 variedades de *S. tuberosum* grupo Phureja, Colombia, Milagros, Paola y Violeta, fueron sembrados en bolsas plásticas negras de 9 kg de capacidad con suelo. Cada planta fue fertilizada con 20 g de fertilizante 10-30-10 (N-P-K). Las plantas fueron regadas con 1000 mL de agua, cada día de por medio, manteniendo el contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) al 30%, para garantizar la emergencia y el crecimiento de las plantas. Durante el experimento se tomaron registros diarios con una estación climática (MCR200 µMetos®, Austria), donde se registró una temperatura media de 17,2 °C y humedad relativa de 64,3 %. Con base en los datos de humedad relativa y temperatura se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) de acuerdo al método propuesto por la FAO (FAO, 1991).

Las plantas fueron sometidas a dos tratamientos de suministro hídrico, déficit hídrico por suspensión de riego durante 16 días (WD) aplicado a los 44 días después de siembra (dds) en el inicio de la tuberización y riego continuo, manteniendo un contenido volumétrico de agua en el suelo de 30 % (WW). Después del periodo de estrés, las plantas fueron regadas para su recuperación hasta el final del ciclo del cultivo. Se utilizó un diseño en parcelas divididas con 4

repeticiones y una unidad experimental de 6 plantas. Los tratamientos estuvieron en la parcela principal y los variedades en las subparcelas. Las mediciones de las variables se realizaron a los 4, 8, 12 y 16 días después de iniciado el tratamiento (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 de tiempo (TDR-300). El potencial hídrico foliar (Ψ_w) 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 Ψ_w fue medido con una cámara de presión de Scholander (PMS Model 615, CA, USA). El contenido relativo de agua (CRA) fue medido de acuerdo a Liu *et al.*, (2005) usando la siguiente ecuación:

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

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

Conductancia estomática

La conductancia estomática (gs) fue medida con un porómetro (SC-1, Decagon Device, USA). Las mediciones fueron hechas en hojas completamente expandidas del tercio superior de las plantas, en seis plantas por tratamiento, entre las 9.00 h y las 11.30 h.

Fluorescencia de la clorofila a

Se tomaron 5 mediciones por hoja de seis plantas por tratamiento, en hojas completamente expandidas del tercio superior de la planta. Se determinó el rendimiento cuántico máximo fotoquímico potencial (F_v/F_m). Las mediciones se realizaron en condiciones de oscuridad y las moléculas de clorofila fueron excitadas por 0,8 s con $1,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ usando luz actínica con un Junior-PAM de fluorescencia modulada (Walz[®], GmbH Effeltrich, Alemania).

Contenido de pigmentos foliares

Los pigmentos foliares fueron extraídos con acetona al 80% y la absorbancia fue leída a 663 nm, 647nm y 470 nm en un espectrofómeto. Se tomaron muestras de tejido foliar de 4 plantas por tratamiento con sus respectivos triplicados técnicos. La concentración de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl t) y carotenoides (Car), se determinó con el método propuesto por Lichtenhaler (1987). Con la concentración de Chl a y Chl b, se calculó la relación de pigmentos (Chl a/ Chl b).

Área foliar específica

Para realizar esta medición, se tomaron hojas completamente expandidas del tercio superior de las plantas, de seis plantas por tratamiento. El área foliar se determinó con un medidor de área foliar (LICOR modelo Li 3100c, USA). El peso seco se obtuvo secando las hojas en un horno a 80°C hasta peso constante. El área foliar específica (AFE) fue calculado usando la siguiente ecuación:

$$AFE = \frac{\text{área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{peso seco (g)}}$$

Pérdida de electrolitos

La pérdida de electrolitos se realizó mediante el método descrito por Valentovic *et al.*, (2006). Diez discos de la hoja de 2,5 mm de diámetro se colocaron en un tubo falcon con 10 mL de agua desionizada. La conductividad eléctrica (CE) fue determinada con un conductivímetro (HI 9835 Hanna® - ICT, SL) a las 24 h (EC1), luego las muestras se calentaron a 95°C por 20 minutos y se midió de nuevo la CE (EC2). Los valores de CE son expresados como porcentaje con respecto al mayor valor usando la siguiente ecuación:

$$PE (\%) = (EC1/EC2) \times 100$$

Contenido de prolina y proteína total

El contenido de prolina se determinó usando el método descrito por Bates *et al.*, (1973), con modificaciones realizadas por Moreno *et al.*, (2010). 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 y se mezclaron durante media hora con 5mL de ácido sulfosalicílico (3% p/v), luego se centrifugó a 4951 g, a 10 °C por 30 minutos. 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 segundos 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 espectrofómetro a 520 nm. El contenido de prolina se expresa como $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ de tejido foliar. 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 espectrofómetro. El contenido de prolina se expresa como mg de proteína por g de tejido foliar fresco.

Contenido de azúcares totales

El contenido de azúcares totales fue determinado usando el método propuesto por Dubois *et al.* (1956), con modificaciones realizadas por Moreno *et al.* (2010). Se tomaron 100 mg de tejido foliar macerado y se homogenizaron por 60 min con agua destilada, en agitación. Posteriormente, el homogenizado se centrifugó a 4951 g, a 12 °C por 30 min. Se tomaron 30 µl de extracto y se mezclaron con 180 µl de agua destilada, 200 µl de fenol (80% v/v) y 1 ml de ácido sulfúrico. La mezcla se agitó fuertemente por 30 s y se dejó en reposo por 10 min. Luego se leyó la absorbancia a 490 nm en un espectrofómetro y el contenido de azúcares totales se expresó en µg de azúcar total por mg de tejido foliar fresco.

Actividad enzimática de la catalasa

La actividad de la catalasa fue determinada usando el método modificado de permanganato/peróxido por volumetría, descrito por Ulrich (1974) y ajustado por Moreno *et al.*, 2010. El extracto enzimático se mezcló con buffer fosfato de sodio 50 mM pH 7.6. Para iniciar la reacción se adicionó peróxido de hidrógeno al 3 % y la reacción se detuvo 5 minutos después con ácido sulfúrico. Posteriormente se tituló con permanganato de potasio 10 mM y la actividad antioxidante de la catalasa se expresó en µmol g⁻¹ min⁻¹ mg proteína⁻¹.

Rendimiento

Para determinar el porcentaje de disminución del rendimiento en las variedades evaluadas bajo condiciones de déficit hídrico, se tomaron 20 plantas por

tratamiento y se pesó la totalidad de los tubérculos determinando el peso fresco (FW) por planta.

Índice de susceptibilidad a la sequía

Se utilizó el índice de susceptibilidad (SSI) sugerido por Fischer y Maurer (1978), calculado con la fórmula:

$$SSI = \frac{[1 - (\frac{D}{C})]}{[1 - (\frac{D_m}{C_m})]}$$

Donde, D= Rendimiento del variedad en condiciones de déficit hídrico, C= Rendimiento del variedad en condiciones de riego continuo, D_m= Promedio del rendimiento de todos los variedades bajo condiciones de déficit hídrico, C_m= Promedio del rendimiento de todos los variedades bajo condiciones de riego continuo.

Análisis de datos

Los datos se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA) y las medidas fueron analizadas con la prueba de rango múltiple de Tukey ($p \leq 0,05$), usando el programa R (R development core team, 2010). Previamente se realizaron pruebas de supuestos de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas.

3. Resultados

Parámetros climáticos

Durante los 16 días de evaluación se registró una temperatura promedio de 17.2 °C y una humedad relativa promedio de 64.3 %. El déficit de presión de vapor (DPV), presentó valores por encima de 1.0 KPa durante todo el periodo, presentando valores máximos de 1.88 KPa y valores mínimos de 1.03 Kpa (Fig. 1).

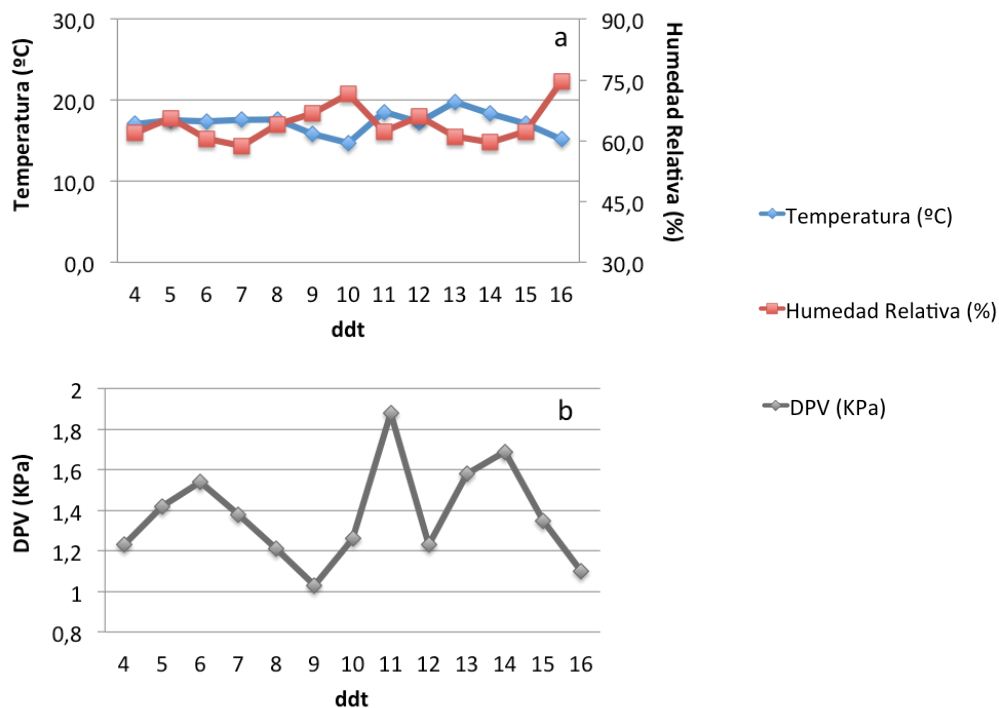


Figura 1. Parámetros climáticos en el invernadero durante el periodo en que las plantas de *Solanum tuberosum* L. grupo phureja fueron sometidas a déficit hídrico. a) Promedio de temperatura y Humedad relativa. b). Déficit de presión de vapor. ddt: días después de tratamiento.

Contenido de agua en el suelo y estado hídrico foliar

El CVAS se mantuvo cerca al 30% en las plantas WW durante el periodo de déficit hídrico, siendo estos valores similares a los reportados para plantas bien regadas en estudios de sequía en papa bajo condiciones semicontroladas (Yang *et al.*, 2015). En el tratamiento WD, el CVAS disminuyó significativamente respecto al tratamiento WW en todas las variedades desde los 4 ddt (12.30 %) hasta los 16 ddt (5.18 %), sin diferencias significativas entre las variedades (Fig. 2).

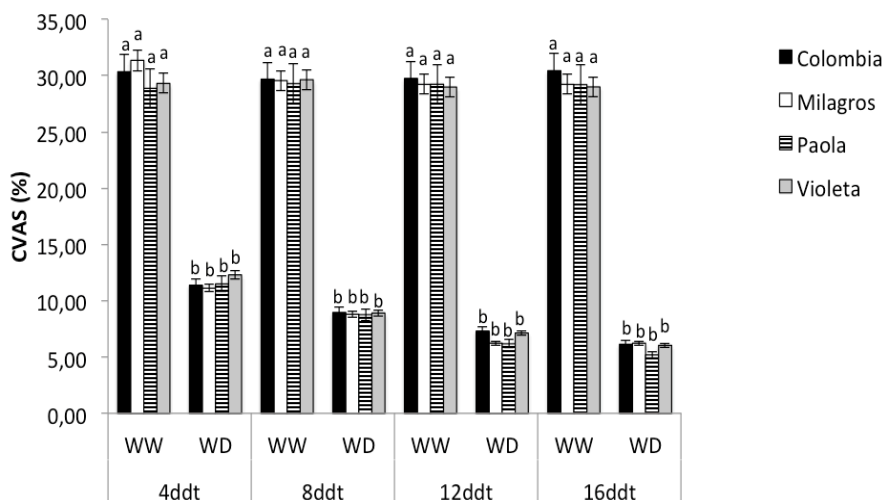


Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVAS) en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Se observan diferencias significativas en el Ψ_h entre las plantas WW (-0.24 MPa - 0.33 MPa) y las plantas WD (-0.58 MPa - 1.84 MPa) durante todo el periodo de evaluación. En los tratamientos WD a los 4 ddt y 8 ddt, las variedades Milagros y Violeta presentaron los valores más negativos de Ψ_h (-1.17 MPa -1.23 MPa), respecto a Colombia (-0.98 MPa) y Paola (-0.83 MPa). A los 16 ddt, las plantas WD de la variedad Paola (-1.84 MPa) presentaron los valores de Ψ_h más negativos con respecto a las demás variedades (Fig. 3).

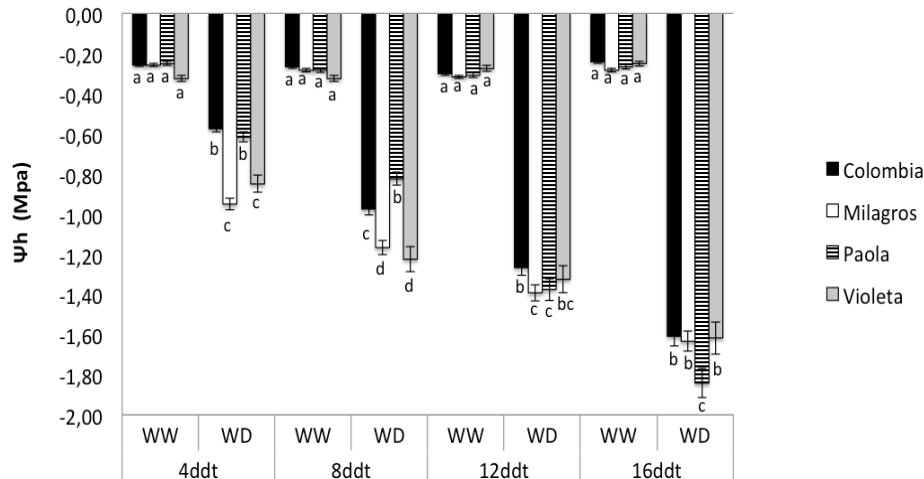


Figura 3. Potencial hídrico foliar (Ψ_h) en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Durante todo el periodo de evaluación, las plantas del tratamiento WD (83.89 % – 56.65 %) presentaron un CRA significativamente menor que las plantas WW (90.06 % – 93.58 %). En los tratamientos WD a los 4 ddt y 8 ddt las variedades Milagros, Paola y Violeta presentaron valores de CRA entre 78.54 % y 83.89 %, mientras que la variedad Colombia presentó un CRA significativamente menor de

72.30 % y 68.38 % (Fig. 4). El valor del CRA disminuyó a los 12 ddt y 16 ddt en todas las variedades (66.54 % – 59.95 %).

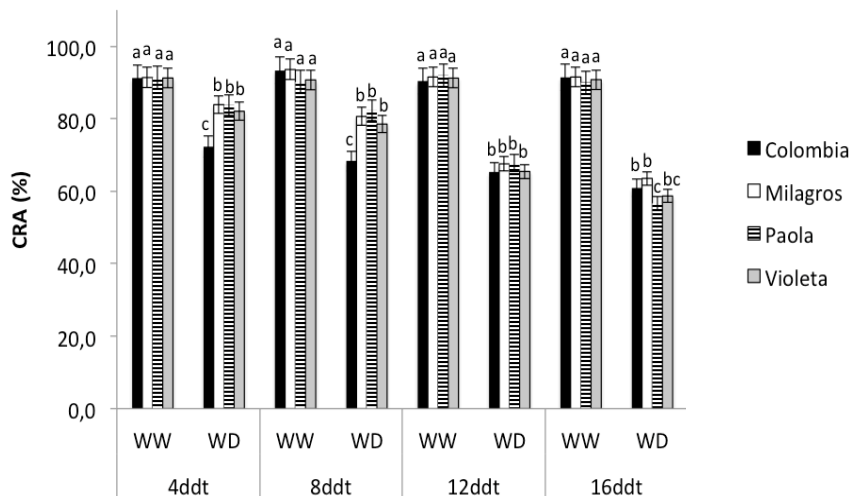


Figura 4. Contenido relativo de agua (CRA) en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Conductancia estomática

La gs presentó diferencias significativas entre las plantas WW ($0.244 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s} - 0.403 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}$) y las plantas WD ($0.006 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s} - 0.066 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}$) durante todo el periodo de evaluación (Fig. 5). La gs en plantas WD disminuyó marcadamente a los 4 ddt (74.8 % - 95.1 %), siendo significativamente menor en la variedad Colombia ($0.018 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}$) respecto a Milagros ($0.066 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}$), Paola ($0.049 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}$) y Violeta ($0.054 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}$). La disminución en la gs fue mayor a los 12 ddt y 16 ddt en todas las variedades (94.9 % - 98.1 %).

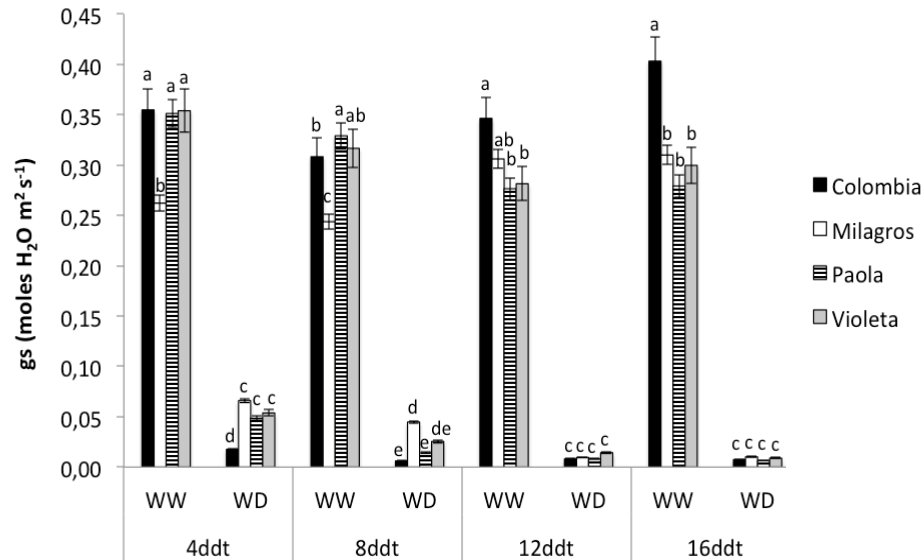


Figura 5. Conductancia estomática (gs) en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Fluorescencia de la clorofila a

El F_v/f_m presentó diferencias significativas entre las plantas WW (0.82 – 0.83) y las plantas WD (0.74 – 0.78) a los 12 ddt y 16 ddt. El F_v/f_m en déficit hídrico fue significativamente menor, respecto a WW en la variedad Colombia a los 4 ddt (0.74) y a los 8 ddt (0.76). A partir de los 12 ddt y 16 ddt todas las variedades bajo condiciones de WD presentaron una disminución del parámetro F_v/F_m , con respecto a las plantas WW (Fig. 6).

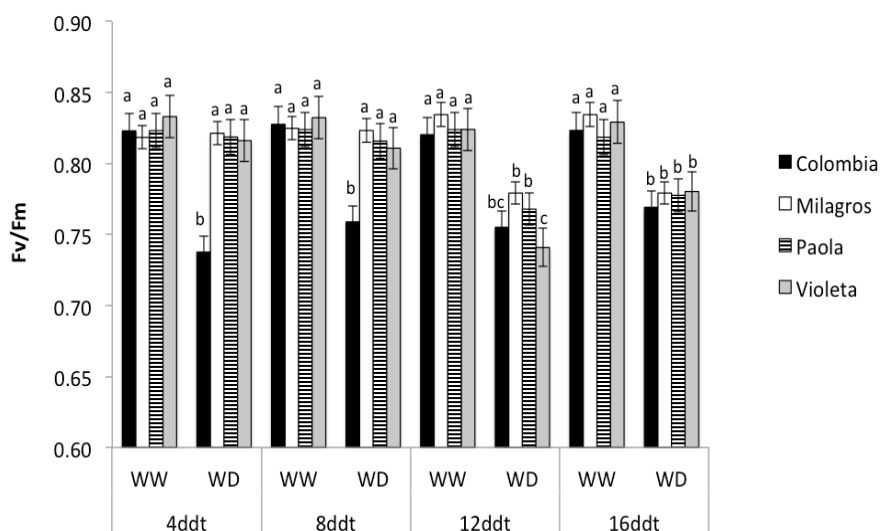


Figura 6. Rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m) en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Contenido de clorofilas y carotenoides

El contenido de clorofila a (Chl *a*) presentó diferencias significativas entre las plantas WW ($1.26 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.41 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y las plantas WD ($1.38 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.70 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) en todas las variedades a los 4 ddt y 8 ddt. El Chl *a* en plantas del tratamiento WD fue significativamente mayor a los 4 ddt y 16 ddt, en la variedad Violeta ($1.70 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.71 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), respecto a Colombia ($1.51 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.46 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), Milagros ($1.53 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.27 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y Paola ($1.48 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.43 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$). A los 12 ddt el valor de Chl *a* en plantas WD de la variedad Milagros es menor ($1.33 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), respecto a Colombia ($1.63 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), Paola ($1.53 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y Violeta ($1.41 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), y sin diferencias significativas con respecto a plantas WW ($1.28 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$). A los 12 ddt y 16 ddt no se presentan diferencias significativas entre las plantas WW y WD en las

variedades Colombia ($1.40 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.46 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y Milagros ($1.29 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.27 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) (Tabla 1).

Se presentó diferencias significativas en el contenido de clorofila b (Chl *b*) entre las plantas WW ($0.47 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 0.61 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y las plantas WD ($0.71 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.11 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) en todas las variedades a los 8 ddt y 12 ddt. El Chl *b* en plantas con déficit hídrico fue significativamente mayor a los 4 ddt, 8 ddt y 16 ddt, en la variedad Violeta ($0.97 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 1.11 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), respecto a Colombia ($0.71 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 0.80 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), Milagros ($0.67 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 0.87 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y Paola ($0.69 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 0.86 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$). A 12 ddt el valor de Chl *b* en plantas WD de la variedad Milagros es menor ($0.71 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), respecto a Colombia ($0.88 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$).

El contenido de clorofila total (Chl *t*) presentó diferencias significativas entre las plantas WW ($1.82 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 2.08 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y las plantas WD ($2.17 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 2.70 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) en todas las variedades a los 4 ddt y 8 ddt. El Chl *t* en plantas con déficit hídrico fue significativamente mayor a los 4 ddt, 8 ddt y 16 ddt, en la variedad Violeta ($2.55 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 2.70 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), respecto a Colombia ($2.22 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 2.32 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$), Milagros ($1.94 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 2.24 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y Paola ($2.17 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM} - 2.37 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$). A los 16 ddt en la variedad milagros, no se presenta diferencias significativas en el Chl *t* entre las plantas WW ($1.82 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$) y WD ($1.94 \text{ mg g}^{-1} \text{ FM}$).

La relación de Chl *a* / Chl *b*, presentó diferencias significativas entre las plantas WW ($2.24 - 2.99$) y las plantas WD ($1.31 - 2.14$) en las variedades Colombia, Milagros y Violeta durante todo el periodo de evaluación. Las plantas del tratamiento WD (1.77) de la variedad Paola, únicamente presentaron diferencias con las plantas WW (2.07) a los 8 ddt. A los 4 ddt y 8 ddt las plantas WD de la variedad Violeta presentan la relación Chl *a* / Chl *b* con valores más bajos ($1.31 - 1.71$), respecto a las variedades Colombia ($2.07 - 2.13$), Milagros ($1.59 - 2.14$) y Paola ($1.77 - 2.13$). A los 16 ddt la variedad Violeta bajo condiciones de déficit

hídrico presenta la menor relación de clorofilas (1.76), respecto a las variedades Milagros (1.90) y Paola (1.91).

En el contenido de carotenoides (Car) se observan diferencias significativas entre las plantas WW (0.20 mg g⁻¹ FM – 0.21 mg g⁻¹ FM) y las plantas WD (0.36 mg g⁻¹ FM – 0.41 mg g⁻¹ FM) en la variedad Colombia durante el periodo de evaluación. A los 4 ddt en la variedad milagros, se presenta diferencias significativas en el Car entre las plantas WW (0.29 mg g⁻¹ FM) y WD (0.40 mg g⁻¹ FM). Durante el periodo de evaluación no se observaron diferencias significativas entre las plantas WD en las variedades (Tabla 1).

Área foliar específica

Las plantas del tratamiento WD presentaron un AFE significativamente menor (176,9 cm² g⁻¹ – 272.0 cm² g⁻¹) que las plantas WW (322.9 cm² g⁻¹ – 346.7 cm² g⁻¹) durante todo el periodo de evaluación. En los tratamientos WD a los 4 ddt, las variedades Milagros, Paola y Violeta presentaron valores de AFE entre 227.1 cm² g⁻¹ y 231.1 cm² g⁻¹, mientras que la variedad Colombia presentó un AFE significativamente mayor de 253.6 cm² g⁻¹ (Tabla 1). El AFE en déficit hídrico fue significativamente mayor a los 12 ddt y 16 ddt en la variedad Milagros (267.0 cm² g⁻¹ – 268.6 cm² g⁻¹) y violeta (272.0 cm² g⁻¹ – 268.8 cm² g⁻¹), respecto a Colombia (233.5 cm² g⁻¹ – 223.1 cm² g⁻¹) y Paola (224.0 cm² g⁻¹ – 176.9 cm² g⁻¹). La disminución en el AFE en las plantas del tratamiento WD, se debe a la disminución que se presentó en el área foliar ya que el peso permaneció constante con respecto a las plantas WW en todas las variedades.

Tabla 1. Concentración de clorofila a (Chl a), clorofila b (chl b), clorofila total (chl t), relación de clorofilas (Chl a / Chl b), contenido de carotenoides totales (Car) y área foliar específica (AFE), en cuatro variedades (V) de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, bajo condiciones control (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 ddt. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey (P< 0.05).

ddt	T	V	Chl a	Chl b	Chl t	Chl a / Chl b	Car	AFE						
4	WW	Co	1.41	c	0.47	c	1.88	c	2.99	a	0.21	c	342.4	a
		Mi	1.29	d	0.54	bc	1.83	c	2.41	b	0.29	b	333.4	a
		Pa	1.27	d	0.62	bc	1.89	c	2.07	d	0.33	ab	346.7	a
		Vi	1.38	c	0.64	bc	2.08	c	2.24	c	0.37	ab	334.8	a
	WD	Co	1.51	b	0.71	b	2.22	b	2.13	cd	0.41	a	253.6	b
		Mi	1.53	b	0.71	b	2.24	b	2.14	cd	0.40	a	228.9	c
		Pa	1.48	b	0.69	b	2.17	b	2.13	cd	0.34	ab	227.1	c
		Vi	1.70	a	1.00	a	2.70	a	1.71	e	0.37	ab	231.1	c
8	WW	Co	1.40	b	0.47	d	1.87	c	2.96	a	0.20	b	345.0	a
		Mi	1.28	c	0.54	cd	1.82	c	2.38	b	0.29	ab	342.5	a
		Pa	1.26	c	0.61	c	1.86	c	2.07	c	0.33	ab	354.9	a
		Vi	1.33	c	0.59	c	1.93	c	2.24	b	0.35	ab	326.7	a
	WD	Co	1.56	a	0.76	b	2.32	b	2.07	c	0.37	a	248.5	bc
		Mi	1.38	b	0.87	b	2.24	b	1.59	d	0.34	ab	265.6	b
		Pa	1.52	a	0.86	b	2.37	ab	1.77	d	0.34	ab	231.1	c
		Vi	1.44	b	1.11	a	2.55	a	1.31	e	0.38	a	261.4	b
12	WW	Co	1.40	b	0.50	c	1.90	cd	2.81	a	0.20	c	342.2	a
		Mi	1.28	c	0.52	c	1.80	d	2.45	b	0.30	b	330.7	a
		Pa	1.27	c	0.61	c	1.88	cd	2.08	c	0.31	b	342.5	a
		Vi	1.34	c	0.58	c	1.92	cd	2.30	b	0.35	ab	322.9	a
	WD	Co	1.63	a	0.88	a	2.50	a	1.86	c	0.41	a	233.5	c
		Mi	1.33	c	0.71	b	2.03	c	1.88	c	0.35	ab	267.0	b
		Pa	1.53	a	0.75	ab	2.28	b	2.03	c	0.36	ab	224.0	c
		Vi	1.41	b	0.77	ab	2.18	b	1.83	c	0.38	a	272.0	b
16	WW	Co	1.40	b	0.48	c	1.88	c	2.95	a	0.20	c	337.9	a
		Mi	1.29	c	0.54	c	1.82	c	2.38	b	0.29	b	339.7	a
		Pa	1.27	c	0.62	bc	1.89	c	2.05	c	0.32	b	345.9	a
		Vi	1.34	c	0.59	c	1.93	c	2.29	b	0.34	ab	330.7	a
	WD	Co	1.46	b	0.80	b	2.26	b	1.83	cd	0.36	ab	223.1	c
		Mi	1.27	c	0.67	bc	1.94	c	1.90	c	0.33	ab	268.6	b
		Pa	1.43	b	0.75	b	2.18	b	1.91	c	0.38	ab	176.9	d
		Vi	1.71	a	0.97	a	2.67	a	1.76	d	0.42	a	268.8	b

Pérdida de electrolitos

La pérdida de electrolitos (PE) presentó diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las plantas WW (16.3 % – 27.6 %) y las plantas WD (31.7 % – 50.9 %) en todas las variedades a partir de los 12 ddt. A los 8 ddt se presentaron diferencias significativas en la PE, entre las plantas WW y WD en las variedades Colombia (17.8 % – 40.3 %), Milagros (20.2 % – 31.3 %) y Violeta (16.7 % – 26.6 %). La PE en plantas con déficit hídrico fue significativamente menor a los 8 ddt y 12 ddt, en la variedad Paola (18.5 % – 24.1 %), respecto a Colombia (40.3 % – 45.2 %), Milagros (31.3 % – 31.7 %) y Violeta (26.6 % – 27.6 %). La variedad Colombia presentó el mayor valor de PE a los 8 ddt (40.3 %), 12 ddt (45.2 %) y 16 ddt (50.9 %), con respecto a las demás variedades (Fig. 7).

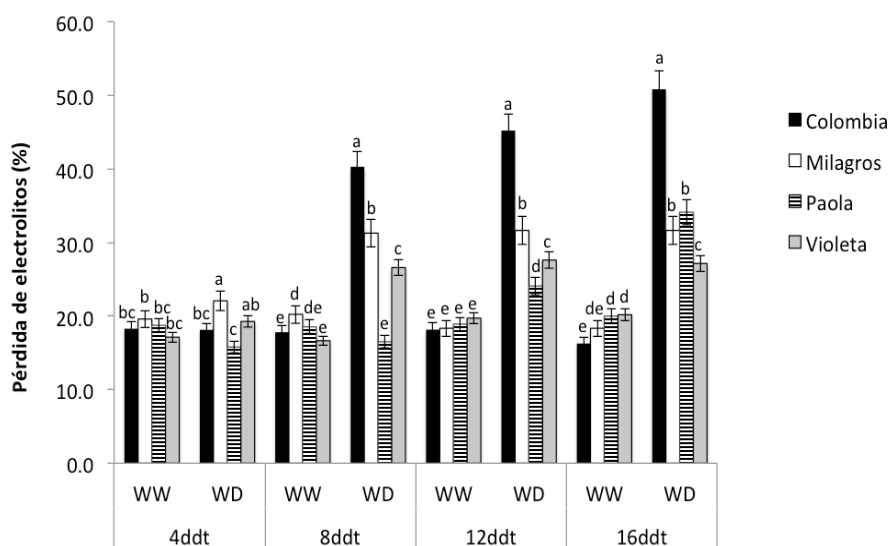


Figura 7. Pérdida de electrolitos en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Contenido de prolina y proteína total

El contenido de proteína en plantas WW es mayor en las variedades Colombia (2.98 mg g⁻¹ FM – 3.06 mg g⁻¹ FM) y Paola (3.02 mg g⁻¹ FM – 3.12 mg g⁻¹ FM), con respecto a las variedades Milagros (2.21 mg g⁻¹ FM – 2.29 mg g⁻¹ FM) y Violeta (2.43 mg g⁻¹ FM – 2.45 mg g⁻¹ FM), durante todo el periodo de evaluación. En el tratamiento WD la variedad Colombia presentó menores cantidades de proteína (2.38 mg g⁻¹ FM – 2.66 mg g⁻¹ FM) con respecto a las plantas WW (2.98 mg g⁻¹ FM – 3.06 mg g⁻¹ FM), en los cuatro momentos evaluados. El contenido de proteína en plantas con déficit hídrico en la variedad Violeta fue significativamente mayor a los 8 ddt (2.70 mg g⁻¹ FM), 12 ddt (3.65 mg g⁻¹ FM) y 16 ddt (3.13 mg g⁻¹ FM) con respecto a las plantas del tratamiento WW (2.43 mg g⁻¹ FM - 2.45 mg g⁻¹ FM). Las variedades Milagros y Paola, no presentaron diferencias significativas entre las plantas WW y WD durante todo el periodo de evaluación, excepto en la variedad Paola a los 4 ddt, la cual presentó una menor cantidad de proteína en plantas WD (2.45 mg g⁻¹ FM), con respecto a las plantas del tratamiento WW (3.09 mg g⁻¹ FM) (Fig. 8).

Durante todo el periodo de evaluación las plantas del tratamiento WD (269 µg g⁻¹ FM – 2605 µg g⁻¹ FM) presentaron una acumulación de prolina significativamente mayor que las plantas WW (27 µg g⁻¹ FM – 53 µg g⁻¹ FM). En el tratamiento WD a los 4 ddt y 8 ddt la variedad Milagros presentó cantidades de prolina entre 1463 µg g⁻¹ FM y 1965 µg g⁻¹ FM, mientras que las otras variedades presentaron una cantidad de prolina significativamente menor (269 µg g⁻¹ FM – 1438 µg g⁻¹ FM). La acumulación de prolina en plantas con déficit hídrico fue significativamente mayor a los 12 ddt en la variedad Violeta (2312 µg g⁻¹ FM), respecto a Colombia (1616 µg g⁻¹ FM), Milagros (1992 µg g⁻¹ FM) y Paola (1656 µg g⁻¹ FM). La variedad Colombia presentó la menor acumulación de prolina a los 16 ddt (1693 µg g⁻¹ FM), con respecto a las demás variedades (Fig. 8).

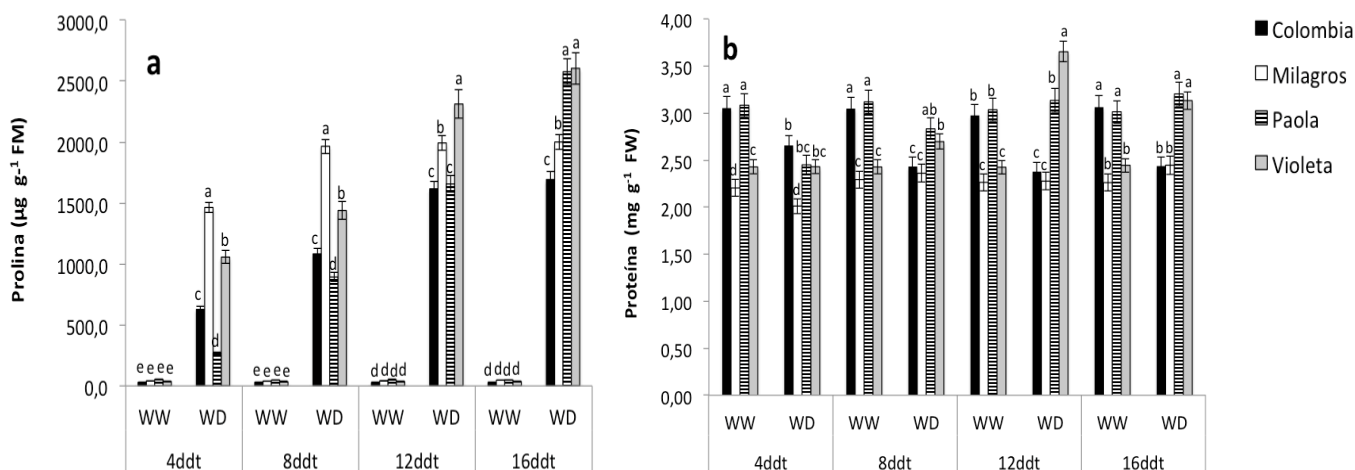


Figura 8. Contenido de prolina (a) y de proteína (b), en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Contenido de azúcares totales

El contenido de azúcares totales en plantas WW es mayor en la variedad Violeta ($19.9 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $21.7 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM), con respecto a las variedades Colombia ($12.3 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $12.4 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM), Milagros ($13.2 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $13.4 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) y Paola ($12.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $13.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM), durante todo el periodo de evaluación. En el tratamiento WD las variedades Colombia ($15.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $35.3 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) y Milagros ($15.8 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $24.9 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) presentaron mayores cantidades de azúcares totales, con respecto a las plantas WW ($12.3 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $13.2 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM), durante todo el periodo de evaluación. La variedad Paola presenta mayor contenido de azúcares totales a los 8 ddt ($20.4 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM), 12 ddt ($27.7 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) y 16 ddt ($20.7 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) en plantas WD, con

respecto a las plantas del tratamiento WW ($12.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $13.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM). El contenido de azúcares totales en plantas con déficit hídrico en la variedad Violeta fue significativamente menor a los 8 ddt ($9.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM), 12 ddt ($13.0 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) y 16 ddt ($17.6 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) con respecto a las plantas del tratamiento WW ($29.9 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM – $21.7 \mu\text{g mg}^{-1}$ FM) (Fig. 9).

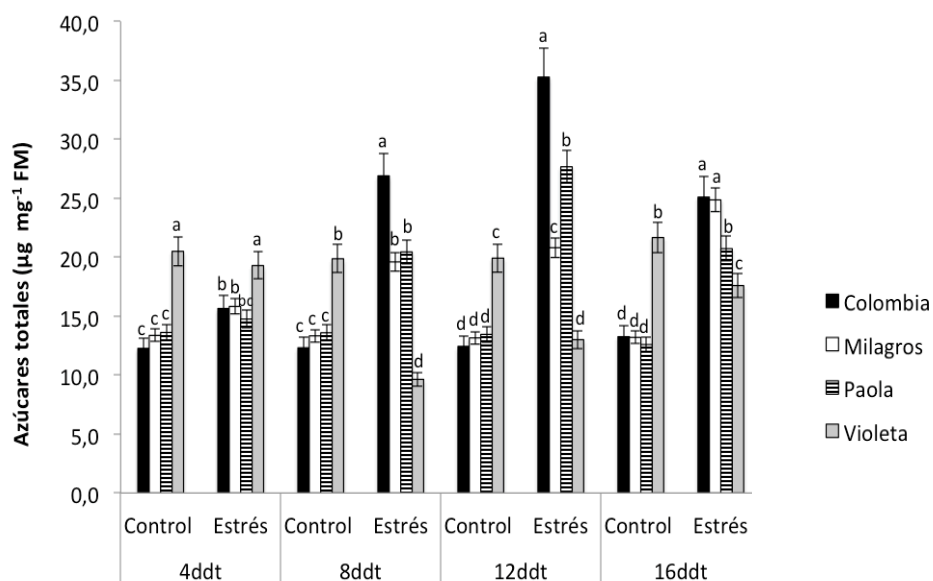


Figura 9. Contenido de azúcares totales en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Actividad enzimática de la catalasa

Las plantas del tratamiento WD (70.38 UA_{CAT}– 282.07 UA_{CAT}) presentaron mayor actividad de la catalasa que las plantas WW (12.61 UA_{CAT} – 37.85 UA_{CAT}) durante todo el periodo de evaluación. Durante todo el periodo de evaluación la variedad Milagros presentó los mayores valores en la actividad de la catalasa (212.2 UA_{CAT} – 282.1 UA_{CAT}), mientras que la variedad Colombia presentó los menores valores (70.4 UA_{CAT} – 102.3 UA_{CAT}). En el tratamiento WD a los 8 ddt y 12 ddt, se presentó diferencias significativas entre todas las variedades, con valores mayores en la actividad de la catalasa para la variedad Milagros (212.19 UA_{CAT} – 260.94 UA_{CAT}), respecto a Violeta (139.34 UA_{CAT} – 128.02 UA_{CAT}), Paola (186.09 UA_{CAT} – 154.72 UA_{CAT}) y Colombia (70.38 UA_{CAT} – 93.07 UA_{CAT}). La actividad de la catalasa a los 16 ddt en plantas del tratamiento WD en la variedad Milagros (282.07 UA_{CAT}) es significativamente mayor con respecto a Colombia (102.25 UA_{CAT}), sin embargo las variedades Paola (176.71 UA_{CAT}) y Violeta (188.48 UA_{CAT}) no presentan diferencias significativas entre ellas (Fig. 10).

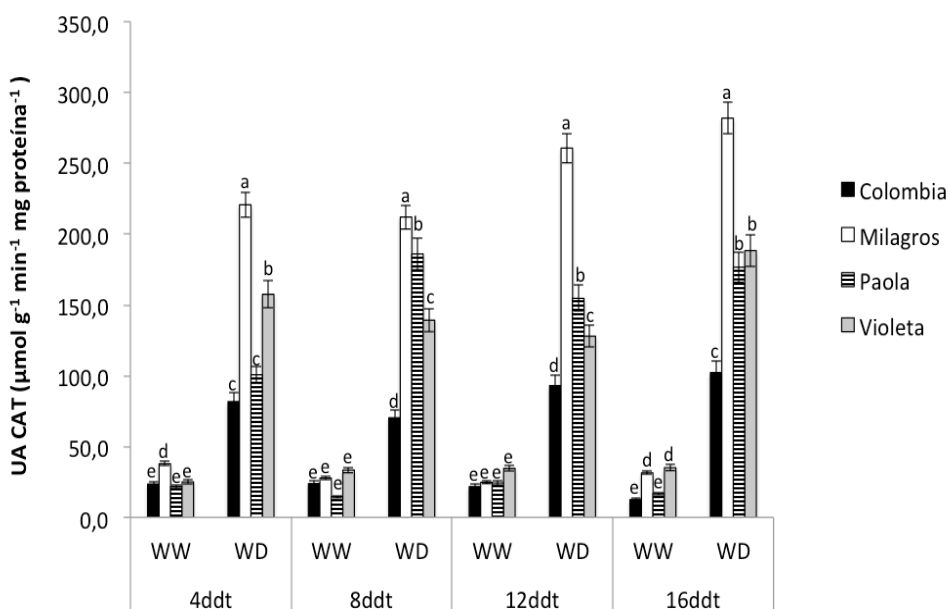


Figura 10. Actividad enzimática de la enzima catalasa en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, en condiciones de riego (WW) y de déficit hídrico (WD) a los 4, 8, 12 y 16 días después de tratamiento (ddt). Los datos muestran los promedios de 4 repeticiones, la desviación estándar se indica por las líneas verticales. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Rendimiento e índice de susceptibilidad a la sequía

El rendimiento en plantas WD es significativamente menor en la variedad Colombia (261.9 g), Paola (186.2 g) y Violeta (270.7 g), con respecto a las plantas del tratamiento WW (255.1 g – 495.8 g). La variedad Milagros no presentó diferencias significativas entre las plantas del tratamiento WD (180.6 g) con respecto a las plantas WW (195.7 g). La disminución del rendimiento es mayor para la variedad Colombia (47.2 %), seguido de Paola (27.0 %), Violeta (19.4 %) y Milagros (7.7 %). El índice de susceptibilidad a la sequía (SSI) fue menor para la variedad Milagros (0.26) y mayor para la variedad Colombia (1.58) (Tabla 2).

Tabla 2. Rendimiento, disminución del rendimiento e índice de susceptibilidad a sequía (SSI) en cuatro variedades de *S. tuberosum* L. grupo Phureja, bajo condiciones control (WW) y de déficit hídrico (WD). Los datos muestran los promedios de 20 repeticiones. Promedios seguidos por la misma letra en cada punto de muestreo no presentan diferencias estadísticas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

	Rendimiento				Disminución del rendimiento (%)	SSI
	(g/planta)					
	WW		WD			
Colombia	495,8	a	261,9	b	47,2	1,58
Milagros	195,7	a	180,6	a	7,7	0,26
Paola	255,1	a	186,2	b	27,0	0,90
Violeta	335,9	a	270,7	b	19,4	0,65

4. Discusión

Debido a las fluctuaciones en la distribución de las lluvias, como consecuencia del calentamiento global, y a la susceptibilidad del cultivo de papa a condiciones de déficit hídrico, es esencial conocer la susceptibilidad de los cultivares a esta condición de estrés, así como los mecanismos fisiológicos que generan la tolerancia, debido a que estos pueden ser usados como marcadores fisiológicos en la selección de variedades.

En este experimento se observó que los tratamientos de déficit hídrico presentaron una alta disminución del CVAS en un periodo corto (4 ddt), después de lo cual la disminución fue gradual, hasta el final del periodo de estrés, alcanzando valores cercanos al 5 %, lo que indica una reducción del 85 % en la disponibilidad de agua para las plantas a los 16 ddt. Esta alta reducción en la disponibilidad hídrica sugiere que las plantas estuvieron sometidas a un estrés severo (Fig. 2) (Cammalleri *et al.*, 2016; Carrao *et al.*, 2016).

El estado hídrico es un indicador de la energía libre del agua en la planta y está directamente relacionado con el crecimiento foliar y las tasas fotosintéticas, generando información sobre la tolerancia de las plantas al déficit hídrico (Ahmadi *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2008b; Muthoni y Kabira, 2016). La disminución significativa en el Ψ_h a los 4 ddt observada en todas las variedades, aunque más marcada en Milagros y Violeta, se debe a la disminución significativa que se presentó en el CVAS en este punto, posteriormente la reducción en el Ψ_h fue gradual como la disminución en el CVAS (Fig. 3). La disminución en el Ψ_h puede deberse tanto a la pérdida de agua, como a una rápida respuesta al estrés debido a la activación de

mecanismos de tolerancia en la planta como el ajuste osmótico (Yooyongwech *et al.*, 2016). La disminución del potencial osmótico (Ψ_s), le permite a la planta modificar el gradiente de Ψ_h con el suelo y así tomar agua (Sperdouli y Moustakas, 2012; Yang *et al.*, 2013).

El CRA es otra medida del contenido de agua en la planta y refleja el balance entre la disponibilidad de agua en el suelo y la transpiración de la planta, disminuyéndose cuando la cantidad disponible de agua en el suelo es limitada (Shi *et al.*, 2015; Muthoni y Kabira, 2016). Las plantas WW de las cuatro variedades presentaron valores que indican condiciones óptimas de humedad en la planta (Shi *et al.*, 2015). Las plantas WD disminuyeron el CRA a los 4 ddt presentando un estrés moderado para la variedad Colombia (72,3 %) y un estrés leve para las demás variedades (82.0 % – 83.9 %). A los 8 ddt la variedad Colombia presentó un estrés severo el cual se mantuvo hasta los 16 ddt (68.4 % - 60.9 %), en contraste las variedades Milagros, Paola y Violeta presentaron un estrés leve hasta los 8 ddt y solo a los 12 y 16 ddt el estrés fue severo (Hsiao, 1973; Shi *et al.*, 2015) (Fig. 4). El mayor CRA observado en las variedades Milagros, Paola y Violeta a los 4 y 8 ddt, con respecto a la variedad Colombia, puede deberse a un posible ajuste osmótico por la mayor acumulación de osmolitos, lo cual pudo generar una mayor reducción del Ψ_h foliar permitiendo la toma de agua y el mantenimiento de la turgencia celular, esto ha sido reportado para diferentes variedades de papa (Yang *et al.*, 2013; Per *et al.*, 2017).

Se ha observado que la disminución en el Ψ_h foliar y en el CRA, debido a la baja disponibilidad hídrica, genera el cierre estomático (Yordanov *et al.*, 2003). En plantas WW la g_s permaneció por encima de $0.25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}$ y varió de acuerdo a las condiciones climáticas, siendo estos valores similares a los reportados en otras investigaciones para plantas de papa con estado hídrico óptimo (Rolando *et al.*, 2015). Debido a la rápida disminución del CVAS desde los primeros 4 ddt, la conductancia estomática disminuyó significativamente en las cuatro variedades (Fig. 5). Las variedades Milagros, Violeta y Paola presentaron una disminución gradual en la conductancia estomática hasta los 12 ddt, mientras que la variedad

Colombia presentó una disminución más marcada desde los 4 ddt, estos datos junto con los menores valores de Ψ_h y CRA presentados por esta variedad, en comparación con las otras, sugieren que no cuenta con mecanismos tan eficientes, para mantener la toma de agua en condiciones de déficit hídrico. En papa se ha observado que se presenta un cierre estomático con potenciales hídricos foliares de -0.3 a -0.4 MPa o aún cuando ni siquiera se ha percibido a nivel de la parte aérea la condición de estrés, lo que sugiere que esta planta presenta características de tipo isohídrico como una estrategia para no perder agua en condiciones de déficit hídrico (Liu *et al.*, 2008a; Levy *et al.*, 2013; Osakabe *et al.*, 2014). Se ha determinado que este cierre estomático en papa se debe a la rápida señalización que se genera entre el Ψ_h de la raíz y el aumento en las concentraciones de ABA (Liu *et al.*, 2008a; Roman *et al.*, 2015).

Debido al cierre estomático observado en las plantas de papa bajo condiciones de déficit hídrico, se generó posiblemente una limitación estomática de la fotosíntesis en las cuatro variedades, debido a la disminución en la toma CO_2 (Xie *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2013). Se ha reportado que la limitación estomática genera un desacople en las dos fases de la fotosíntesis (foto y síntesis) aumentando la formación de ROS los cuales producen daño en los fotosistemas y en la membrana tilacoidal (Yamauchi y Sugimoto, 2010; Zhang *et al.*, 2011). El parámetro F_v/F_m es un indicador del estado del fotosistema II (PSII), valores por encima de 0.8 indican ausencia de daño (Zhang *et al.*, 2016b; Li *et al.*, 2017). En las plantas WW de todas las variedades y WD de las variedades Milagros, Paola y Violeta a los 4 ddt y 8 ddt los valores de F_v/F_m presentaron en promedio valores de 0.82 sugiriendo la ausencia de daños en el PSII (Baker, 2008). La variedad Colombia presentó la mayor disminución de F_v/F_m a los 4 ddt (0.74) y 8 ddt (0.76) indicando daño leve en el PSII (Fig. 6). Los valores sugieren que solo la variedad Colombia presentó daño en el PSII como resultado de la generación de ROS probablemente por un menor desarrollo de mecanismos de defensa antioxidante y de protección. Se ha reportado que el aumento de la respuesta antioxidante y la producción de osmolitos compatibles como azúcares y prolina

pueden evitar el daño tanto de estructuras como macroléculas reduciendo el efecto de las ROS en condiciones de estrés (Boguszevska *et al.*, 2010; Yooyongwech *et al.*, 2016).

Igualmente la variedad Colombia presentó una menor gs, lo que podría haber generado un desbalance mas marcado entre las fases de la fotosíntesis y una mayor generación de ROS. Liu *et al.* (2005), reportan que en las 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).

Otro factor que afecta la capacidad fotosintética de las plantas es el contenido de clorofilas ya que en muchas plantas en condiciones de estrés hay degradación de estos pigmentos (Zaefizadeh *et al.*, 2009). Durante el periodo de evaluación, todas las variedades WD incrementaron el contenido de chl a, chl b y chl totales con respecto a las plantas WW siendo, las variedades Colombia y Violeta las que presentaron la mayor concentración de chl b hasta los 16 ddt. También se observó que todas las variedades en condiciones de déficit hídrico presentaron disminución en AFE como resultado de la disminución del área foliar (Tabla 1). La disminución del área foliar causada por una disminución en el crecimiento se debe tanto al antagonismo entre el ABA y las hormonas de crecimiento, como a la pérdida turgencia observada en las hojas, esto ha sido reportado en papa en condiciones de sequía (Monnveux *et al.*, 2013)

La relación $chl a/chl b$ disminuyó en todas las variedades por aumento de las chl b, la disminución en $chl a/chl b$ ha sido reportado en condiciones de déficit hídrico debido a la mayor sensibilidad a la degradación de la *chl a* (Cabrera, 2002; Pompelli *et al.*, 2010; Cardona-Ayala *et al.*, 2014; Shivakrishna *et al.*, 2017). De esta manera el aumento en el contenido de clorofilas en las plantas WD se debe a la concentración de este pigmento por la reducción en crecimiento, estos resultados han sido reportados en papa en déficit hídrico (Moonveux *et al.*, 2013). Además estos datos podrían sugerir que no hubo degradación de clorofilas ya

que en muchas plantas aunque se disminuya el crecimiento puede haber disminución en el contenido de clorofilas como también ha sido reportado en papa (Rolando *et al.*, 2015).

En condiciones de estrés por déficit hídrico se puede generar fotoinhibición por un exceso de radiación, como respuesta la planta aumenta el contenido carotenoides para disipar la energía y de esta manera evitar el daño del PSII (Young-Min *et al.*, 2015; Cho *et al.*, 2016). En este estudio solo se observó un aumento significativo de estos pigmentos en la variedad Colombia en condiciones de déficit hídrico. Este aumento en la variedad Colombia la cual presentó valores de Fv/Fm por debajo de 0.8, pueden ser una respuesta de fotoprotección para evitar un mayor daño en el PSII como ha sido reportado en otras plantas (Caliandro *et al.*, 2013).

Como se mencionó antes en condiciones de déficit hídrico se aumenta la generación de ROS y su concentración depende tanto de la severidad del estrés como de los mecanismos de defensa antioxidante que las plantas posean (Feller, 2016; Mittler, 2017). Los principales blancos de las ROS son macromoléculas como lípidos, proteínas y ácidos nucleicos, por tanto su aumento altera el metabolismo celular (Nxele *et al.*, 2017). Se ha encontrado que en condiciones de estrés hídrico las ROS peroxidan los lípidos de las membranas alterando su permeabilidad así como la homeostasis celular (Feller, 2016). La PE es considerada un indicador de la estabilidad de las membranas celulares y por lo tanto de los niveles del daño ocasionado en las membranas por ROS (André *et al.*, 2009a; Demidchik *et al.*, 2014; Nxele *et al.*, 2017). Aquí se observó un aumento en la PE en las plantas WD a partir de los 8 ddt siendo mayor en la variedad Colombia y menor en Violeta (Fig. 7). Los datos sugieren que en condiciones de estrés hídrico la variedad Colombia, que presenta altos niveles de PE (40.3% - 50.9%), presenta un mayor daño por peroxidación lipídica en las membranas debido a un mayor aumento en las ROS. Este daño en las membranas podría ser la causa de la disminución en Fv/Fm presentada en esta variedad, así como del aumento de los carotenoides como mecanismo de defensa. Los menores valores de PE en las variedades Milagros, Paola y Violeta

sugieren una menor presencia de ROS que puede estar relacionada con una menor severidad del estrés en estas variedades debido a los mayores valores de CRA que las plantas pudieron mantener durante los primeros 8 ddt, así como a una respuesta antioxidante y de protección más eficiente (André *et al.*, 2009a). En condiciones de estrés se ha reportado que las plantas hacen ajuste osmótico sintetizando osmolitos compatibles que además de permitirle a la planta mantener el estado hídrico, protegen macromoléculas y estructuras del daño por ROS (Morales *et al.*, 2015; Frolov *et al.*, 2017).

Uno de los osmolitos compatibles más comunes que se inducen en la mayoría de las plantas, incluyendo papa, es la prolina que además actúa como antioxidante detoxificador de ROS (Schafleitner *et al.*, 2007b; Kondrák *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2015). Aquí se observó en condiciones de estrés hídrico en las cuatro variedades un aumento gradual en el contenido de prolina desde los 4 ddt respecto a las plantas bien regadas. En déficit hídrico a los 4 ddt, 8 ddt y 12 ddt el menor contenido de prolina se presentó en Colombia y Paola en contraste con Milagros y Violeta (Fig. 8a). Los resultados sugieren que las plantas de las 4 variedades hicieron ajuste osmótico por síntesis de prolina, sin embargo las variedades Milagros y Violeta desde los 4 ddt presentaron mayor síntesis de este compuesto lo cual podría relacionarse con una mayor disminución del Ψ_s y la capacidad de estas variedades de mantener un estado hídrico con un CRA superior al 80%. Las variedades Colombia y Paola acumularon la menor cantidad de prolina durante los primeros 12 ddt, sin embargo Paola mantuvo un CRA superior al 80% mientras que en Colombia fue inferior de 65% lo que indica que probablemente esta variedad presentó estrategias adicionales para mantener el estado hídrico. En general, las cuatro variedades acumularon altas concentraciones de prolina con respecto a las plantas control en respuesta a la disminución rápida del CVAS y esto les permitió modificar el gradiente de potencial hídrico con el suelo y tomar agua. Este ajuste osmótico y la disminución rápida de la conductancia estomática, mantuvo un CRA por encima del 60% a los 16 ddt en todas las variedades evaluadas, lo cual es una característica de plantas de tipo

isohídrico (Roman *et al.*, 2015). En papa en condiciones de estrés hídrico se ha reportado un aumento en la síntesis de prolina como un mecanismo de ajuste osmótico y se ha observado que esta respuesta depende del genotipo o variedad (Schafleitner *et al.*, 2007a). Igualmente, el alto contenido de la prolina presente al finalizar el periodo de estrés, al ser una fuente importante de esqueletos carbonados y nitrógeno para la planta, contribuyen a una rápida activación del metabolismo celular (Vankova *et al.*, 2012).

El contenido de proteína total varía de acuerdo a la especie, a la variedad y a las condiciones ambientales en las que crece la planta (Andrews *et al.*, 1999; Yamauchi y Sugimoto, 2010; Ma *et al.*, 2015). Se encontró que el contenido de proteína total en todas las variedades en déficit hídrico disminuyó o no tuvo diferencias con las plantas bien irrigadas durante casi todo el periodo de evaluación, sin presentar un patrón constante (Fig. 8b). Se ha reportado que el aumento de las ROS en las células como consecuencia del déficit hídrico puede generar daños a nivel de macromoléculas como las proteínas, principalmente las asociadas al cloroplasto, al ciclo de Calvin y a la cadena de transporte de electrones, incluyendo la rubisco y la proteína D1 del PSII (Beltrano *et al.*, 2006; Bonhomme *et al.*, 2009; Batra *et al.*, 2014; Bundig *et al.*, 2016). Por otro lado, el cambio en el contenido de proteína total en déficit hídrico, ha sido asociado a la disminución de esqueletos carbonados y de nitrógeno disponibles, los cuales se utilizan para otros mecanismos de defensa como la síntesis de prolina, sin embargo, se ha reportado un aumento en la síntesis de proteínas específicas que tienen funciones de defensa (González-Dugo *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2014; Pan *et al.*, 2016; Frolov *et al.*, 2017). Entre las diferentes proteínas que se aumentan bajo condiciones de estrés, se encuentran los factores de transcripción y las enzimas antioxidantes, que confieren tolerancia a las plantas (Frolov *et al.*, 2017).

Otras moléculas relacionadas con el ajuste osmótico en condiciones de estrés por déficit hídrico son los azúcares (Farhard *et al.*, 2011; Sperdouli y Moustakas, 2012). Las variedades Milagros, Colombia y Paola en déficit hídrico aumentaron el contenido de azúcares totales durante todo el periodo de evaluación, lo que

puede deberse a la hidrólisis del almidón almacenado en los cloroplastos por la enzima amilasa, ya que se presenta una disminución en la generación de esqueletos carbonados por fotosíntesis debido al cierre estomático (Tofiño *et al.*, 2007). Los azúcares al igual que la prolina pueden ser una respuesta al déficit hídrico para hacer ajuste osmótico en las variedades Colombia, Milagros y Paola pero no en Violeta donde el contenido de azúcares disminuyó a partir de los 8 ddt (Fig. 9). Además se ha reportado que los azúcares están involucrados en diferentes procesos metabólicos como moléculas señalizadores que regulan la expresión de genes relacionados con la fotosíntesis y la síntesis de osmolitos (Morales *et al.*, 2013). Sin embargo, la acumulación de azúcares en plantas bajo déficit hídrico también lleva a un menor transporte de asimilados a los sumideros, generando una disminución en el crecimiento, desarrollo y productividad de las plantas (Krasavina *et al.*, 2014).

Se ha observado que las especies de plantas tolerantes a condiciones de déficit hídrico, presentan una mayor actividad antioxidante, como una estrategia de aclimatación para contender con el estrés oxidativo (Shi *et al.*, 2015; Talbi *et al.*, 2015). En este estudio se encontró en todas las variedades un aumento en la actividad de la enzima CAT en respuesta al déficit hídrico, lo que sugiere que esta enzima es importante en la defensa antioxidante en estas variedades (Fig. 10). La variedad Milagros presentó la mayor actividad de CAT en plantas WD durante todo el periodo de evaluación, seguida por las variedades Violeta y Paola. La variedad Colombia presentó la menor actividad de CAT lo que sugiere que esta variedad tiene una menor capacidad de respuesta antioxidante en condiciones de déficit hídrico ya que además presentó los mayores valores de PE y los menores contenidos de prolina, compuesto que también tiene actividad antioxidante. Estos bajos niveles de respuesta al déficit hídrico pueden estar asociados con la mayor disminución del CRA en los primeros 8 ddt y los menores valores de Fv/Fm durante los primeros 12 ddt que presentó esta variedad con respecto a las demás (Boguszewska *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2013).

Como resultado del estrés hídrico la mayoría de las plantas presentan una disminución en el rendimiento debido a la disminución en la toma de CO₂ y al daño oxidativo por las ROS generadas por el desbalance entre las fases de la fotosíntesis (Deblonde y Ledent *et al.*, 2001). La disminución del rendimiento en déficit hídrico depende de la capacidad de las plantas para generar respuestas principalmente a nivel de ajuste osmótico, protección de moléculas y estructuras y defensa antioxidante (Schafleitner *et al.*, 2007; Daryanto *et al.*, 2016).

En esta investigación se observó una disminución significativa en plantas WD en el rendimiento para las variedades Colombia (47.2 %), Paola (27.0 %) y Violeta (19.4 %), mientras que la variedad Milagros solo redujo en 7.7% el rendimiento pero sin diferencias significativas respecto a las plantas WW (Tabla 2). Estos datos sugieren que la variedad Milagros es tolerante a las condiciones de estrés aplicadas, esta tolerancia podría estar asociada al alto incremento en el contenido de prolina que presentó esta variedad en los primeros 8 ddt en comparación con las variedades Violeta y Paola que alcanzaron los mayores valores solo al final del estrés. El aumento temprano del contenido de prolina al parecer le permitió a la variedad Milagros realizar ajuste osmótico para tomar y mantener el contenido de agua así como para proteger sus macromoléculas y estructuras del daño oxidativo, protección que se dio además por el incremento en la actividad de enzimas antioxidantes como la CAT. Igualmente el alto contenido la prolina presente al finalizar el periodo de estrés, al ser una fuente importante de esqueletos carbonados y nitrógeno para la planta, también pudo contribuir a una rápida activación del metabolismo celular en esta variedad (Vankova *et al.*, 2012). Las variedades Milagros y Violeta acumularon en promedio la misma cantidad de prolina en el periodo de estrés aunque con niveles niveles tempranos mas bajos que en la variedad Milagros, sin embargo en estas variedades si hubo una disminución en el rendimiento. La variedad Colombia presentó la mayor disminución en el rendimiento lo cual se puede deber a que la planta no hizo un ajuste osmótico temprano que permitiera la toma de agua, lo que causó una

disminución en el CRA y en la conductancia estomática generando un desacople de las fases de la fotosíntesis y el daño de los fotosistemas ($F_v/F_m = 0.74$). Además esta variedad presentó una menor defensa oxidativa y protección de membranas y estructuras, lo que causó un mayor daño en las membranas medido a través de la pérdida de electrolitos (Yamauchi y Sugimoto, 2010).

Se han descrito diferentes índices para determinar el nivel de tolerancia de las plantas al estrés hídrico y la mayoría se basan en el rendimiento de estas (Morales *et al.*, 2016). El índice SSI tiene en cuenta el rendimiento de las variedades en condiciones de buena humedad en el suelo y en déficit hídrico, donde valores por debajo de 1 indican tolerancia y por encima de 1 indican susceptibilidad, a condiciones de sequía. Según los resultados, la variedad Colombia (1.58) es susceptible al déficit hídrico y las variedades Paola (0.90), Violeta (0.65) y Milagros (0.26) presentan diferentes niveles de tolerancia a esta condición de estrés, siendo Milagros la variedad más tolerante (Morales *et al.*, 2015). Sin embargo, otros autores aseguran que la tolerancia implica que no haya disminución significativa en el rendimiento (Shi *et al.*, 2015), como se observó únicamente en la variedad Milagros.

Las variedades Milagros, Paola y Violeta se han obtenido por selección de cultivares con niveles altos de resistencia a los patógenos *Spongospora subterranea* y *Phytophthora infenstans*, que son limitantes en la producción a nivel mundial. Se sabe que existe un “cross talk” o cruce de señales entre el estrés biótico y el abiótico (Van den Ende and El-Esawe, 2014; Shi *et al.*, 2017), porque los mayores índices de tolerancia en las variedades Milagros, Paola y Violeta también pueden estar asociados a la presencia de mecanismos de tolerancia al estrés biótico que fueron seleccionados y que también confieren tolerancia al estrés hídrico. Sin embargo es necesario profundizar mas en este tópico en papa y en particular para estas variedades. Recientemente se han descrito varios genes que son importantes como mecanismo de defensa en estrés biótico y estrés por déficit hídrico dependientes e independientes de la hormona ABA (Chuang *et al.*, 2010; Shi *et al.*, 2017). Tanto la acumulación de

ABA, que se genera en condiciones de déficit hídrico, como el aumento en los contenidos de azúcares, prolina y enzimas antioxidantes que se observó en este estudio, están relacionados a respuestas al estrés biótico y abiótico (Van den Ende and El-Esawe, 2014).

5. Conclusiones

En este estudio se encontraron respuestas fisiológicas diferenciales entre las cuatro variedades de papa Colombia, Milagros, Paola y Violeta evaluadas, de acuerdo al nivel de tolerancia de cada una a la condición de déficit hídrico. La variedad más tolerante fue Milagros y se plantea que su tolerancia se debe al aumento temprano en el contenido de prolina, que le permitió hacer ajuste osmótico y tomar agua. La toma de agua junto con la rápida disminución en la conductancia estomática le permitió mantener el estado hídrico y tener un estrés leve a moderado. Igualmente, el aumento de la respuesta antioxidante disminuyó el efecto de las especies reactivas manteniendo el metabolismo celular funcional durante el periodo de estrés. El desarrollo de los mecanismos mencionados permitió que la variedad Milagros en condiciones de déficit hídrico no presentara disminución en el rendimiento. Así mismo, el alto contenido de prolina presente al finalizar el periodo de estrés, al ser una fuente importante de esqueletos carbonados y nitrógeno para la planta, también pudo contribuir a una rápida activación del metabolismo celular en esta variedad. La variedad Colombia presentó los menores mecanismos de tolerancia a nivel de síntesis de prolina y defensa antioxidante y el menor rendimiento y por lo tanto, la mayor susceptibilidad. Las otras dos variedades Paola y Violeta presentaron niveles intermedios de tolerancia, de esta manera las variedades resistentes al estrés biótico presentaron los mejores niveles de tolerancia a condiciones de déficit hídrico. Este comportamiento puede estar relacionado al “cross talk” que se ha demostrado existe entre los dos tipos de estrés.

Bibliografía

Ahmadi, S., Andersen, M., Plauborg, F., Poulsen, R., Jensen, C., Sepaskhah, A. y Hansen, S. 2010. Effect of irrigation strategies and soil on field-grown potatoes: Gas exchange and xylem (ABA). *Agricultural Water Management*. 97: 1486-1494.

Ali, G. 2014. Study of the influence of water stress on growth and development of crop plants. *International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research* 1: 28–32.

Alva, A.K. 2008. Water management and water uptake efficiency by potatoes: a review. *Archives of Agronomy and Soil Science* 54(1): 53–68.

Ambrosome, A., Batelli, G., Bostan, H., D'Agostino, N., Chiusano, M., Perrotta, G., Leone, A., Grillo, S. y Costa, A. 2017. Distinct gene networks drive differential response to abrupt or gradual water deficit in potato. *Gene*. 597: 30-39

André, C., Schafleitner, R., Legay, S., Lefèvre, I., Alvarado, C., Nomberto, G., Hoffmann, L., Hausman, J., Larondelle, Y. and Evers, D. 2009a. Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress. *Phytochemistry* (70). 1107-1116.

André, C., Oufil, M., Hoffmann, L., Hausman, J., Rogez, H., Larondelle, Y. y Evers, D. 2009b. Influence of environment and genotype on polyphenol compounds and in vitro antioxidant capacity of native Andean potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Journal of Food Composition and Analysis*. 22: 517-524.

Andrews, M., Sprent, J., Raven, J. y Eady, P. 1999. Relationships between shoot to root ratio, growth and leaf soluble protein concentration of *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* and *Triticum aestivum* under different nutrient deficiencies. *Plant, Cell and Environment*. 22: 949-958.

Anithakumari AM, Dolstra O, Vosman B, Visser RG, Van der Linden CG (2011) In vitro screening and QTL analysis for drought tolerance in diploid potato. *Euphytica* 181(3): 357-369

Anyia, A. y Herzog, H. 2004. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal of Agronomy*. 20(4): 327-339.

- Armengaud, P., Sulpice, R., Miller, A., Stitt, M., Amtmann, A., Gibon, Y. 2009. Multilevel analysis of primary metabolism provides new insights into the role of potassium nutrition for glycolysis and nitrogen assimilation in Arabidopsis root. *Plant Physiology*. 150. 772-785.
- Atlin, G., Cairns, J. y Das, B. 2017. Rapid breeding and varietal replacement are critical to adaptation of cropping systems in the developing world to climate change. *Global Food Security*. 12: 31-37.
- Bai, J., Gao, H., Yang, H., Lou, Y., Zhang, J., Wang, D. and Zhang, J. 2016. Comparison of ultrastructural and physiological changes of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets subjected to salt and modeling drought stresses. *Acta Physiol Plant*. 38: 182.
- Baker N (2008) Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annu Rev Plant Biol* 59: 89-113
- Ballesteros, D., Gómez, G., Delgado, M., Álvarez, M., Juyó, D., Cuellas, D. y Mosquera, T. 2010. Possible presence of a gene R1 in germoplasm of *Solanum tuberosum* Phureja Group. *Agronomía Colombiana*. 28(2): 137-146.
- Banik, P., Zeng, W., Tai, H., Bizimungu, B. and Tanino, K. 2016. Effects of drought acclimation on drought stress resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes. *Environ Exp Bot*. (126). 76-89.
- Bárcena, A. 2015. The economics of climate change in Latin America and the Caribbean. Paradoxes and challenges of sustainable development. Economic Commission for Latin America and the Caribbean – ECLAC.
- Bates, L., Walderen, R. and Teare, I. 1973. Rapid determination of free proline in water stress studies. *Plant soil*. 39: 205-208.
- Batra, N., Sharma, V. Y Kumari, N. 2014. Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, and thylakoid membrane proteins of *Vigna radiata*. *Journal of Plant Interactions*. 9(1): 712-721.
- Bellprat, O., Lott, F., Gulizia, C., Parker, H., Pampuch, L., Pinto, I., Ciavarella, A. y Scott, P. 2015. Unusual past dry and wet rainy seasons over Southern Africa and South America from a climate perspective. *Weather and Climate Extremes*. 9: 36-46.
- Beltrano, J., Ronco, M. y Arango, M. 2006. Soil drying and rewatering applied at three grain developmental stages affect differentially growth and grain protein deposition in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Braz. J. Plant Physiol*. 18(2). 341-350.
- Bhargava, S. y Sawant, K. 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*. 132: 21-32.

Bhaskara, G., Wen, T., Nguyen, T. y Verslues, P. 2016. Protein Phosphatase 2Cs and microtubule-associated stress protein 1 control microtubule stability, plant growth and drought response. *The Plant Cell*. 29(1): 169-191.

Boguszewska, D., Grudkowska, M. y Zagdanska, B. 2010. Drought-Responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Research*. 53: 373-382.

Bonhomme, L., Monclus, R., Vincent, D., Carpin, S., Lomenech, A., Plomion, C., Brignolas, F. y Morabito, D. 2009. Leaf proteome analysis of eight *Populus x euramericana* genotypes: Genetic variation in drought response and in water use efficiency involves photosynthesis related proteins. *Proteomics*. 9(17): 4221-4142.

Bonilla, M., Cardozo, F. and Morales, A. 2009. Agenda prospectiva de investigación y desarrollo tecnológico para la cadena productiva de la papa en Colombia con énfasis en papa criolla. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá.

Bundig, C., Jozefowicz, A., Mock, H. y Winkelmann, T. 2016. Proteomic analysis of two divergently responding potato genotypes (*Solanum tuberosum* L.) following osmotic stress treatment in vitro. *Journal of Proteomics*. 143: 227-241.

Bruinsma, J. 2009. How to feed the world in 2050. 24 June 2009. In: Proceedings of the expert meeting on how to feed the world in 2050, 24-26 Junio 2009. FAO Headquarters, Rome.

Burgos, G., Amoros, Muñoa, L., Sosa, P, Cayhualla, E., Sanchez, C. and Bonierbale, M. 2013. Total phenolic, total anthocyanin and phenolic acid concentrations and antioxidant activity of purple-fleshed potatoes as affected by boiling. *J. Food Comp. Anal* (30). 6 – 12.

Burlingame, B., Mouillé, B. and Charrondiére, R. 2009. Nutrients, bioactive non-nutrients and anti-nutrients in potatoes. *J. Food Comp. Anal*. 22: 494-502.

Cabrera, H. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Rev. Chil. Hist. Nat*. 75. 625-637.

Caliandro, R., Nagel, K., Kastholz, B., Bassi, R., Zhirong, L., Niyogi, K., Pogson, B., Schurr, U. y Matsubara, S. 2013. Effects of altered s and b-branch carotenoid biosynthesis on photoprotection and whole-plant acclimation of *Arabidopsis* to photo-oxidative stress. *Plant, Cell and Environment*. 36: 438-453.

Calzadilla, A., Zhu, T., Rehdanz, K., Tol, R. y Ringler, C. 2014. Climate change and agricultura: Impacts and adaptation options in South Africa. *Water Resources and Economics*. 5: 24-48.

Calliope, S., Lobo, M. y Sammán, N. 2017. Biodiversity of Andean potatoes: Morphological, nutritional and functional characterization. Food Chemistry.

Cammalleri, C., Micale, F. y Vogt, J. 2016. A novel soil moisture-based drought severity index (DSI) combining water deficit magnitude and frequency. Hydrological processes. 30: 289-301.

Cardona-Ayala, C., Jarma-Orozco, A., Araméndiz-Tatis, H., Peña-Agresott, M. y Vergara-Córdoba, C. 2014. Physiological and biochemical responses of the cowpea bean (*Vigna unguiculata* L. Walp.) under a water deficit. Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas. 8(2): 250-261 .

Carrao, H., Russo, S., Sepulcre-Canto, G. y Barbosa, P. 2016. An empirical standardized soil moisture index for agricultural drought assessment from remotely sensed data. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation. 48: 74-84.

Chacón, O., Portieles, R., Hernández, I., López, Y. y Borrás, O. 2010. Expression effect of gene encoding lipid transfer protein GBII10 on the resistance of *Nicotiana tabacum* var. Havana Petit SR1 to *Peronospora hyoscyami* f.sp. tabacina. Revista de Protección Vegetal. 25(3): 150-156.

Chandra, A. and Dubey, A. 2008. Evaluation of genus *Cenchrus* base don malondialdehyde, proline content, specific leaf área and carbon isotope discrimination for drought tolerance and divergence of species at DNA level. Acta Physiol Plant. 30: 53 – 61.

Chen, Q., Zhang, M. y Shen, S. 2011. Effect of salt on malondialdehyde and antioxidant enzymes in seedling roots of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) Acta Physiol Plant. 33: 273-278.

Cho, K., Han, E., Kwak, S., Cho, J., Im, J., Hong, S., Sohn, H., Kim, Y. y Lee, S. 2016. Expressing the sweet potato orange gene in transgenic potato improves drought tolerance and marketable tuber production. Comptes Rendus Biologies. 339(5): 207-213.

Chuang, H., Harnrak, A., Chen, Y. y Hsu, C. 2010. A harpin-induced ethylene-responsive factor regulates plant growth and responses to biotic and abiotic stresses. Biochemical and Biophysical Research Communications. 402. 414-420.

Cotes, J. y Núñez, C. 2014. Prueba de evaluación agronómica para registro de variedades de papa criolla (*Solanum phurea* Juz. et Buk.) Subregión montaña Antioqueña. Informe técnico. Universidad Nacional de Colombia.

Daryanto, S., Wang, L. y Jacinthe, P. 2016. Drought effects on root and tuber production: A meta-analysis. *Agricultural water management*. 176: 122-131.

Daryanto, S., Wang, L. y Jacinthe, P. 2017. Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management*. 179: 18-33

Deblonde, P. and Ledent, J. 2001. Effects of moderate drought conditions on Green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield potato cultivars. *Eur. J. Agron.* 14: 31-41.

Demidchik, V., Straltsova, D., Medvedev, S., Pozhvanov, G., Sokolik, A. y Yurin, V. 2014. Stress-induced electrolyte leakage: the rol of K^+ - permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. *Journal of Experimental Botany*. 65(5): 1259-1270.

Doll, P. 2009. Vulnerability to the impact of climate change on renewable ground-water resources: a global-scale assessment. Special Issue: Focus on groundwater resources, climate and vulnerability. *Environ. Res. Lett.* 4: 1-12.

Dry, P., Loveys, R. y During, H. 2000. Partial drying of the rootzone of grape. I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. *Journal of Grapevine Research*. 39(1): 3-7.

Duarte-Delgado, D., Narváez-Cuenca, C., Restrepo-Sánchez, L., Kushalappa, A. and Mosquera-Vásquez, T. 2015. Development and validation of a liquid chromatographic method to quantify sucrose, glucose, and fructose in tubers of *Solanum tuberosum* Group Phureja. *J Cromatogr B.* (975): 18-23.

Edwards, C., Ewers, B., McClung, C., Lou, P. and Weining, 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.

El-Banna, A. y Taller, J. 2017. Functional characterization of the silenced potato cysteine proteinase inhibitor gene (PCPI) in *Phytophthora infestans* resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 100: 23-29.

FAOSTAT, 2014. FAO Statistical Database. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>. (accessed 02.03.17).

Farhard, M., Bakak, A., Reza, Z., Hassan, R. y Afshin, T. Response of proline, soluble sugars, photosynthetic pigments and antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.) to different irrigation regimes in greenhouse condition. *AJCS*. 5(1): 55-60.

Feller, U. 2016. Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *Journal of Plant Physiology*.

Fischer, R. y Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield response. *Aust. J. Agric. Res.* 29: 897-907.

Fischer, H., Narasimha, N. y Sanyasi, M. 2016. Can more drought resistant crops promote more climate secure agriculture? Prospects and challenges of millet cultivation in Ananthapur, Andhra Pradesh. *World Development perspectives.* 2: 5-10.

Fleisher, D., Timlin, D. y Reddy, V. 2008. Elevated carbon dioxide and water stress effects on potato canopy gas exchange, water use, and productivity. *Agricultural and forest meteorology.* 148: 1109-1122.

Fleisher, D., Dathe, A., Timlin, D. y Reddy, V. 2015. Improving potato drought simulations: Assessing water stress factors using a coupled model. *Agricultural and Forest Meteorology.* 200: 144-155.

Frolov, A., Bilova, T., Paudel, G., Berger, R., Balche, G., Birkemeyer, C. y Wessjohann, L. 2017. Early responses of mature *Arabidopsis thaliana* plants to reduced water potential in the agar-based polyethylene glycol infusion drought model. *Journal of Plant Physiology.* 208: 70-83.

Garlati, A. 2013. Climate Change and Extreme Weather Events in Latin America. Inter-American Development Bank – IDB. Department of Research and Chief Economist. Technical note. No. IDB-TN-490.

Gastelo, M., Kleinwechter, U. and Bonierbale, M. 2014. Global potato research for a changing world. International Potato Center (CIP). ISBN 978-92-9060-442-6.

Georgieva, K., Dagnon, S., Gesheva, E., Bojilov, D., Mihailova, G. y Doncheva, S. 2017. Antioxidant defense during desiccation of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Plant Physiology and Biochemistry.* 114: 51-59.

Gerhard, M., Rock, G., Schlerf, M. y Udelhoven, T. 2016. Water stress detection in potato plants using leaf temperature, emissivity and reflectance. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation.* 53: 27-39.

Ghislain, M., Andrade, F., Rodríguez, R., Hijmans, H. and Spooner, M. 2006. Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor. Appl. Genet.* 113: 1515-1527.

Gill, S. y Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry.* 48(12): 909-930.

Gómez, T., López, J., Pineda, R., Galindo, L., Arango, R. y Morales, J. 2012. Cytogenetic characterization of five “criolla” potato genotypes, *Solanum phureja* (Juz. et Buk). *Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín.* 65(1): 6379-6387.

González-Dugo, V., Durand, J. y Gastal, F. 2010. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 30: 529-544.

Guardia, G., Tellez-Rio, A., García-Marco, S., Martín-Lammerding, D., Tenorio, J., Ibáñez, A. y Vallejo, A. 2016. Effect of tillage and crop (cereal versus legume) on greenhouse gas emissions and Global Warming Potential in a non-irrigated Mediterranean field. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 221: 187-197.

Hassanpanah, D. 2010. Evaluation of potato advanced cultivars against water deficit stress under in vitro and in vivo conditions. *Biotechnology*: 164-9.

Hsiao, T. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant. Physiol*. 24: 519-570.

Iwama, K. 2008. Physiology of the potato: New insights into root system and repercussions for crop management. *Potato Research*. 51: 333-353.

Jat, M., Dagar, J., Sapkota, T., Yadvinder-Singh, B., Govaerts, S., Ridaura, Y., Saharawat, R., Sharma, J., Tetraawal, R., Hobbs, H. y Stirling, C. 2016. Climate change and agriculture: Adaptation strategies and mitigation opportunities for food security in South Asia and Latin America. *Advances in Agronomy*. 137: 127-235.

Jensen, C., Battilani, A., Plauborg, F., Psarras, G., Chartzoulakis, K., Janowiak, F., Stikic, R., Jovanovic, Z., Li, G., Qi, X., Liu, F., Jacobsen, S. y Andersen, M. 2010. Deficit irrigation based on drought tolerance and root signalling in potatoes and tomatoes. *Agricultural Water Management*. 98: 403-413.

Jiang, F., Zhang, Y. y Dusting, G. 2011. NADPH oxidase-mediated redox signaling: roles in cellular stress response, stress tolerance and tissue repair. *Pharmacological Reviews*. 63: 218-242.

Jung, H., Lee, D., Choi, Y. y Kim, J. 2015. OsIAA6, a member of the rice Aux/IAA gene family, is involved in drought tolerance and tiller outgrowth. *Plant Science*. 236: 304-312.

Kadaja, J. and Saue, T. 2016. Potential effects of different irrigation and drainage regimes on yield and water productivity of two potato varieties under Estonian temperate climate. *Agr water manage*. 165: 61-71.

Kar, R. 2011. Plant responses to water stress. Role of reactive oxygen species. *Plant Signaling & Behavior*. 6(11): 1741-1745.

Karam, F., R. Lahoud, R. Masaad, C. Stephan, Y. Roupheal, and G. Colla. 2005. Yield and tuber quality of potassium treated potato under optimum irrigation conditions. *Acta Horticulturae* 684: 103–108.

- Kessime, V., Tussime, G., Kashaija, I., Edema, R., Gibson, P., Namugga, P. y Kakuhenzire, R. 2016. Characterization and evaluation of potato genotypes (*Solanum tuberosum* L) for tolerance to drought in Uganda. *Am. J. Potato Res.* 93: 543-551.
- Kim, J., Baek, D., Park, H., Chun, H., Dong-Ha, O., Lee, M., Cha, J., Kim, W., Kim, M., Chung, W., Bohnert, H., Lee, S., Bressan, R., Lee, S. y Yun, D. 2013. Overexpression of *Arabidopsis* YUCCA6 in potato results in high-auxin developmental phenotypes and enhanced resistance to water deficit. *Molecular Plant.* 6(2): 337-349.
- Knipp, G. y Honermeier, B. 2006. Effect of water stress on proline accumulation of genetically modified potatoes (*Solanum tuberosum* L.) generating fructans. *Journal of Plant Physiology.* 163: 392-397.
- Kondrak, M., Marincs, F., Antal, F., Juhász, Z. y Bánfalvi, Z. 2012. Effects of yeast hexose-6-phosphate synthase 1 on gene expression and carbohydrate contents of potato leaves under drought stress conditions. *BMC Plant Biology.* 12: 74.
- Krasavina, M., Burmistrova, N. y Raldugina, G. 2014. The role of carbohydrates in plant resistance to abiotic stresses in Emerging Technologies and management of Crop Stress Tolerance. *Biological Techniques.* 229-270.
- Latijnhouwers, M., Xu, X. y Moller, S. 2010. *Arabidopsis* stromal 70-kDa heat shock proteins are essential for chloroplast development. *Planta.* 232: 567-578.
- Lee, B. y Zhu, J. 2010. Phenotypic analysis of *Arabidopsis* mutants: electrolyte leakage after freezing stress. *Cold Spring Harbour Protocols.* Pdb. Prot. 4970.
- Lee, D., Edmeades, S., De Nys, E., McDonald, A. y Janssen, W. 2014. Developing local adaptation strategies for climate change in agricultura: A priority-setting approach with application to Latin America. *Global Environmental Change.* 29: 78-91.
- Levy, D., Coleman, W. and Veilleux, R. 2013. Adaptation of potato to water shortage: Irrigation management and enhancement of tolerance to drought and salinity. *Am. J. Potato Res.* 90: 186-206.
- Li, Q. y Guy, C. 2001. Evidence for non-circadian light/dark – regulate expression of Hsp70s in spinach leaves. *Plant Physiol.* 125: 1633-1642.
- Li, Y., Zhang, S. and Jiang, W. 2013. Cadmium accumulation, activities of antioxidant enzymes, and malondialdehyde (MDA) content in *Pistia stratiotes* L. *Environ Sci Pollut Res.* 20: 1117-1123.

Li, J., Cang, Z., Jiao, F., Bai, X., Zhang, D and 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 Science*. 16: 82-88.

Liu, F. y Stutzel, H. 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*. 102(1): 15-27.

Liu, F., Jensen, C., Shahanzari, A., Andersen, M. y Jacobsen, S. 2005. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*. 168: 831-836.

Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M., Jacobsen, S. y Jensen, C. 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.

Liu, F., Song, R., Zhang, X., Shahnazari, A., Andersen, M., Plauborg, F., Jacobsen, S. y Jensen, C. 2008a. Measurement and modelling of ABA signalling in potato (*Solanum tuberosum* L.) during partial root-zone drying. *Environmental and Experimental Botany*. 63: 385-391.

Liu, L., Xu, S., Wang, D. y Wook, K. 2008b. Accumulation of pinitol and other soluble sugars in water-stressed phyllodes of tropical *Acacia auriculiformis* in northern Australia. *New Zealand Journal of Botany*. 45: 119-126.

Liu, J., Xia, J., Fang, Y., Li, T. y Liu, J. 2014. Effects of salt-drought stress on growth and physiochemical characteristics of *Tamarix chinensis* Seedlings. *Scientific World Journal*. [dx.doi.org/10.1155/2014/765840](https://doi.org/10.1155/2014/765840)

Lynch, D., Foroud, N., Kozub, G. and Fames, B. 1995. The effect of moisture stress at three growth stages on the yield, components of yield and processing quality of eight potato varieties. *Am. Potato J.* 72: 375-385.

Ma, J., Du, G., Li, X., Zhang, C. and Guo, J. 2015. A major locus controlling malondialdehyde content under water stress is associated with Fusarium Crown rot resistance in wheat. *Mol Genet Genomics*. 290: 1955-1962.

- Maldonado-Calderón, M., Sepúlveda-García, E. y Rocha-Sosa, M. 2012. Characterization of novel F-box proteins in plants induced by biotic and abiotic stress. *Plant Science*. 185-186: 208-217.
- Mantri, N., Ford, R., Coram, T. y Pang, E. 2010. Evidence of unique and shared responses to major biotic and abiotic stresses in chickpea. *Environmental and Experimental Botany*. 69: 286-292.
- Marengo, J., Jones, R., Alves, M. y Valverde, C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology*. 29. 2241-2255.
- Marino, D., Dunnand, C., Puppo, A. y Pauly, N. 2012. A burst of plant NADPH oxidases. *Trends in Plant Sciences*. 17: 9-15.
- Miranda, J., Armas, C., Padilla, F. y Pugnaire, F. 2011. Climate change and rainfall patterns: Effects on semi-arid plant communities of the Iberian Southeast. *Journal of Arid Environments*. 75: 1302-1309.
- Mittler, R. 2017. ROS are Good. *Trends in Plant Science*. 22(1): 11-19.
- Miyashita, K., Tanakamaru, S., Maitani, M. and Kimura, M. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*. 53: 205-214.
- Mohammed, D. 2005. Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know?. *Environment International*. 31: 1167-1181.
- Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F., Delay, D., Petit, J., Barbaroux, C., Le Thiec, D., Bréchet, D. and Brignolas, F. 2006. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra* N. *Phytol*. 169: 765-777.
- Monneveux, P., Ramírez, D. y Pino, M. 2013. Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.) Can we learn from drought tolerance research in cereals?. *Plant Science*. 205-206: 76-86.
- Morales, C., Pino, M. y Pozo, A. 2013. Phenological and physiological responses to drought stress and subsequent rehydration cycles in two raspberry cultivars. *Sci. Hort*. 162: 234-241.
- Morales-Tejón, A., Morales, A., Rodríguez, D. y Rodríguez, S. 2015. Stability of the cell membrane to estimate tolerance to drought in varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Avanzada Científica*. 18(1): 1-9.
- Moreno L, Crespo S, Pérez W , Melgarejo L (2010) Pruebas bioquímicas como

herramientas para estudios en fisiología vegetal. En Melgarejo, L. Experimentos en fisiología vegetal. Capítulo X, 187-248. ISBN: 978-958-719-668-9. Universidad Nacional de Colombia.

Muthoni, J. y Kabira, J. 2016. Potato production under drought conditions. Identification of adaptative traits. *International Journal of Horticulture*. 6(12): 1-9.

Navarre, D., Pillai, S., Shakya, R. and Holden, M. 2010. HPLC profiling of phenolics in diverse potato genotypes. *Food chem*. 127: 34-41.

Nxele, X., Klein, A. y Ndimba, B. 2017. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants. *South African Journal of Botany*. 108: 261-266.

Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K. y P. Tran, L. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*. 5(86).

Pagnussat, L., Burbach, C., Baluska, F. y Canal, L. 2012. An extracellular lipid transfer protein is relocalized intracellularly during seed germination. *Journal of Experimental Botany*. 63(18): 6555-6563.

Pan, Y., Li, J., Jiao, L., Li, C., Zhu, D. and Yu, J. 2016. A non-specific *Setaria italica* lipid transfer protein gene plays a critical role under abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*. 7(1752).

Per, T., Khan, N., Reddy, P., Massod, A., Hasanuzzaman, M., Khan, M. y Anjum, N. 2017. Approaches in modulating proline metabolism in plant for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics. *Plant Physiology and Biochemistry*. 115: 126-140.

Plauborg, F., Abrahamsen, P., Gjettermann, B., Mollerup, M., Iversen, B., Liu, F., Andersen, N. and Hansen, S. 2010. Modelling of root ABA synthesis, stomatal conductance, transpiration and potato production under water saving irrigation regimes. *Agr Water Manage*. 98: 425-439.

Peña, C., Restrepo-Sánchez, L., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L., Mosquera, T. and Narváez-Cuenca, C. 2015. Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* group Phureja. *Food Sci Technol-Leb*. 62(1): 76-82.

Polaina, J., Rao, I., Cajiao, C., Rivera, M., Raatz, B. y Beebe, S. 2016. Physiological traits associated with drought resistance in Andean and Mesoamerican genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica*. 210(1): 17-29.

Pompelli, M., Barat, R., Victorino, H., Concalves, E., Rolim, E., Santos, M., Almeida, J., Ferreira, V., Lemos, E. y Endres, L. 2010. Photosynthesis, photoprotection and

antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass Bioner.* 34(8): 1207-1215.

Puente-Garza, C., Meza-Miranda, C., Ochoa-Martínez, D. y García-Lara, S. 2017. Effect of in vitro drought stress on phenolic acids, flavonols, saponins and antioxidant activity in *Agave salmiana*. *Plant Physiology and Biochemistry.* 115: 400-407.

Pulatov, B., Linderson, M. y Jonsson, A. 2015. Modeling climate change impact on potato crop phenology, and risk of frost damage and heat stress in northern Europe. *Agricultural and Forest Meteorology.* 214-215: 281-292.

Ramírez, D., Yactayo, W., Gutiérrez, R., Mares, V., Mendiburu, F., Posadas, A. y Quiroz, R. 2014. Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Scientia Horticulturae.* 168: 202-209.

Riadh, K., Wided, M., Hans-Werner, K. and Chedly, A. 2010. Responses of halophytes to environmental stresses with special emphasis to salinity. *Adv. Bot. Res.* 53: 117-145.

Rodríguez, L., Ñustez, C. and Estrada, N. 2009. Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana* (3). 289-303.

Rodríguez, D., Ñustez, C., Cotes, J. y Rodríguez, E. 2011. Heredabilidad del contenido de proteína total en papa diploide *Solanum tuberosum* grupo Phureja. *Bragantia, Campinas.* 70(4): 759-766.

Rojas, L. y Seminario, J. 2014. Productivity of ten promising chaucha potato cultivars (*Solanum tuberosum*, Phureja group) in the Cajamarca region. *Scientia Agropecuaria.* 5: 165-175.

Rolando, J., Ramírez, D., Yactayo, W, Monneveux, P. and Quiroz, R. 2015. Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato. *Environ Exp Bot.* 110: 27-35.

Roman, D., Novick, K., Brzostek, E., Dragoni, D., Rahman, F. y Phillips, R. 2015. The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-015-3380-9

Sen, A. y Alikamanoglu, S. 2013. Antioxidant enzyme activities, malondialdehyde and total phenolic content of PEG-induced hyperhydric leaves in sugar beet tissue culture. *In Vitro Cell Dev. Biol. – Plant.* 49: 396-404.

- Schafleitner, R., Gaudin, A., Gutierrez, R., Alvarado, C. y Bonierbale, M. 2007a. Proline accumulation and real time PCR expression analysis of genes encoding enzymes of proline metabolism in relation to drought tolerance in Andean potato. *Acta Physiol Plant.* 29: 19-26.
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Gaudin, A., Alvarado, A., Martinez, G., Tinpoca, L., Bolivar, L., Delgado, F., Simon, R. y Bonierbale, M. 2007b. 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: 673-690.
- Schafleitner, R. 2009. Growing more potatoes with less water. *Tropical Plant Biol.* 2: 111-121.
- Shi, S., Fan, M., Iwama, K., Li, F., Zhang, Z. and 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.
- Shi, H., Liu, W., Yao, Y., Wei, Y. y Chan, Z. 2017. Alcohol deshydrogenase I (ADH1) confers both abiotic and biotic stress resistance in *Arabidopsis*. *Plant Science* <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.05.013>
- Shivakrishna, M., Reddy, A. y Rao, M. 2017. Effect of PEG-6000 imposed drought stress on RNA content, relative water content (RWC) and chlorophyll content in peanut leaves and roots. *Saudi Journal of Biological Sciences.*
- Shock, C., Pereira, A. and Eldredge, P. 2007. Irrigation best management practices for potato. *Am. J. Potato Res.* 84: 29–37.
- Skansi, M., Brunet, M., Sigró, J., Aguilar, E., Arevalo, J., Betancur, O., Castellón, Y., Correa, R., Jácome, H., Ramos, A., Rojas, C., Max, A., Sallons, S., Villaroel, C., Martínez, R., Alexander, L. y Jones, P. 2013. Warming and wetting signals emerging from analysis of changes in climate extreme indices over South America. *Global and Planetary Change.* 100: 295-307.
- Sperdoui, I. y Moustakas, M. 2012. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *Journal of Plant Physiology.* 169: 577-585.
- Sung, D., Vierling, E. y Guy, C. 2001. Comprehensive expression profile analysis of the *Arabidopsis* Hsp70 gene family. *Plant Physiol.* 126: 789-800.

- Talbi, S., Romero- Puertas, C., Hernández, A., Terrón, L., Ferchichi, A. y Sandalio, L. 2015. Drought tolerance in a Saharian plant *Oudneya africana*: Role of antioxidant defences. *Environmental and Experimental Botany*. 111: 114-126.
- Thiede, B., Gray, C. y Mueller, V. 2016. Climate variability and inter-provincial migration in South America, 1970-2011. *Global Environmental Change*. 41: 228-240.
- Tian, J., Chen, J., Ye, X. y Chen, S. 2016. Health benefits of the potato affected by domestic cooking: A review. *Food Chemistry*. 202: 165-175.
- Tofiño, A., Romero, H. y Ceballos, H. 2007. Effect of abiotic stress on starch synthesis and degradation. A review. *Agron. Colomb*. 25(2): 245-254
- Toledo, I. and Burlingame, B. 2006. Biodiversity and nutrition: A common path toward global food security and sustainable development. *J. Food Comp. Anal* (19). 477-483.
- Tomás, M., Medrano, H., Escalona, J., Martorell, S., Pou, A., Ribas-Carbó, M. and Flexas, J. 2013. Variability of water use efficiency in grapevines. *Environ. Exp. Bot*. 103. 148-157.
- Topbjerg, H., Kaminski, K., Markussen, B., Korup, K., Nielsen, K., Kirk, H., Andersen, M. and 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. *Sci. Hort*. 178: 61-69.
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M., Mamani, P. and Ledent, J. 2003. Effect of water shortage on sis potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie*. 23: 181-190.
- Valentovic, P., Luxová, M., Kolarovic, L. and Gasparíková. O. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant Soil Environ*. 52: 186-191.
- Vancova, R., Dobra, J. y Storchova, H. 2012. Recovery from drought stress in tobacco: an active process associated with the reversal of senescence in some plant parts and the sacrifice of others. *Plant Signal Behav*. 7: 19-21.
- Van der Waals, J., Steyn, J., Franke, A. y Haverkort, A. 2016. Grower perceptions of biotic and abiotic risks of potato production in South Africa. *Crop Protection*. 84: 44-55.
- Van den Ende and El-Esawe. 2014. Sucrose signaling pathways leading to fructan and anthocyanin accumulation: a dual function in abiotic and biotic stress responses? *Environmental and experimental Botany*. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.017>
- Vashisht, B., Nigon, T., Mulla, D., Rosen, C., Xu, H., Twine, T. y Jalota, S. 2015. Adaptation of water and nitrogen management to future climates for sustaining potato

yield in Minnesota: Field and simulation study. *Agricultural Water Management*. 152: 198-206.

Verslues, P., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J. y Zhu, K. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought salt and freezing, abiotic stress that affect plant water status. *The Plant Journal*. 45: 523-539.

Verslues, P. 2016. Time to grow: factors that control plant growth during mild to moderate drought stress. *Plant, Cell & Environment*. 40(2): 177-179.

Waals, J., Steyn, J., Franke, A. y Haverkort, A. 2016. Grower perceptions of biotic and abiotic risks of potato production South Africa. *Crop Protection*. 84: 44-55.

Wallace, J. 2000. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production. *Agric. Ecosys. Environ.* 82: 105-119.

Wang, Y., Ding, M., Gu, X., Wang, J., Pang, Y., Gao, L. and Xia, T. 2013. Analysis of interfering substances in the measurement of malondialdehyde content in plant leaves. *Am. J. Biochem Biothec.* 9(3): 235-242.

Wang, Q., Wu, J., Lei, T., He., B., Wu, Z., Liu, M., Mo., K., Geng, G., Li, X., Zhou, H. y Liu, D. 2014. Temporal-spatial characteristics of severe drought events and their impact on agriculture on a global scale. *Quaternary International*. 349: 10-21.

Wang, X., Xai, X., Xu, C., Wang, Q. y Dai, S. 2016. Drought-responsive mechanisms in plant leaves revealed by proteomics. *International Journal of Molecular Science*. 17: 1706.

Wegener, C., Jurgens, H. and Jansen, G. 2017. Drought stress affects nutritional and bioactive compounds in potatoes (*Solanum tuberosum* L.) relevant to human health. *Functional Foods in Health and Disease*. 7(1): 17-35.

Xiao, G., Zhang, Q., Zhang, F., Ma, F., Wang, J., Huang, J., Luo, C., He, X. y Qiu, Z. 2016. Warming influences the yield and water use efficiency of winter wheat in the semiarid regions of Northwest China. *Field Crops Research*. 199: 129-135.

Xiaotang, B., Zhenling, Q., Christie, P., Chen, X. y Zhang, F. 2015. The impact of alternative cropping systems on global warming potential, grain yield and groundwater use. *Agriculture, Ecosystem and Environment*. 203. 46-54.

Xie, K., Wang, X., Zhang, R., Cong, X., Zhang, S., Mares, V., Gavilán, C., Posadas, A. y Quiroz, R. 2012. Partial root-zone drying irrigation and water utilization efficiency by the potato crop in semi-arid regions in China. *Scientia Horticulturae*. 134: 20-25.

Yamauchi, Y. y Sugimoto, Y. 2010. Effect of protein modification by malondialdehyde on the interaction between the oxygen-evolving complex 33kDa protein and photosystem II core proteins. *Planta*: 231: 1077-1088.

Yang, J., Zhang, N., Ma, C., Qu, Y., Si, H. y Wang, D. 2013. Prediction and verification of microRNAs related to proline accumulation under drought stress in potato. *Computational Biology and Chemistry*. 46: 48-54.

Yang, J., Fleisher, D., Sicher, R., Kim, J., Baligar, V. y Reddy, V. 2015. Effects of CO₂ enrichment and drought pretreatment on metabolite responses to water stress and subsequent rehydration using potato tubers from plants grown in sunlit chambers. *Journal of Plant Physiology*. 189: 126-136.

Yooyongwech, S., Samphumphuang, T., Tisarum, R., Theerawitaya, C. y Cha-um, S. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved water deficit tolerance in two different sweet potato genotypes involves osmotic adjustments via soluble sugar and free proline. *Scientia Horticulturae*. 198: 107-117.

Yordanov, L., Velikova, V. Y Tsonev, T. 2003. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica*. 38(2): 171-186.

Young-Min, G., Han, E., Jeong, J., Kwak, S., Yu, J., Kim, Y., Ahn, M. y Lee, S. 2015. Overexpression of the sweet potato IbOr gene results in the increased accumulation of carotenoid and confers tolerance to environmental stresses in transgenic potato. *Comptes rendus Biologies*. 338(1): 12-20.

Zaefyzadeh M, Quliyev RA, Babayeva SM, Abbasov MA (2009) The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turkish J Biol* 33(1): 1-7

Zárate-Polanco, L., Ramírez-Suárez, L., Otálora-Santamaría, N., Prieto, L., Garnica-Holguín, A., Cerón-Lasso, M. y Arguelles, J. 2014. Extracción y caracterización de almidón nativo de clones promisorios de papa criolla (*Solanum tuberosum*, grupo Phureja). *Revista latinoamericana de la papa*. Vol 18(1): 1-24.

Zarch, M., Sivakumar, B. y Sharma, A. 2015. Droughts in a warming climate: A global assessment of Standardized precipitation index (SPI) and Reconnaissance drought index (RDI). *Journal of Hydrology*. 526: 183-195.

Zhang, S., Hua, B., Zhang, F. 2008. Induction of the activities of antioxidative enzymes and the levels of malondialdehyde in cucumber seedlings as a consequence of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) infestation. *Arthropod-Plant Interactions*. 2: 209-213.

Zhang, N., Si, H., Wen, G., Du, H., Liu, B. and Wang, D. 2011. Enhanced drought and salinity tolerance in transgenic potato plants with a BADH gene from spinach. *Plant Biotechnol Rep*. 5: 71-77.

Zhang, L., Zhu, L., Yu, M. y Zhong, M. 2016a. Warming decreases photosynthates and yield of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) in the North China Plain. *The Crop Journal*. 4: 139-146.

Zhang, S., Huang, W., Zhang, J. y Cao, K. 2016b. Differential responses of photosystems I and II to seasonal drought in two *Ficus* Species. *Acta Oecologica*. 73: 53-60

Zhang, T. y Lin, X. 2016. Assessing future drought impacts on yields based on historical irrigation reaction to drought for four major crops in Kansas. *Science of the Total Environment*. 550: 851-860.

Zhao, J., Zhang, Y., Qian, Y., Pan, Z., Zhu, Y., Zhang, Y., Guo, J. and Xu, L. 2016. Coincidence of variation in potato yield and climate in northern China. *Sci total environ*. 573: 956-973.

Zhou, W., Zhou, T., Li, M., Zhao, C., Jia, N., Wang, X., Sun, Y., Li, G., Xu, M., Zhou, R. y Li, B. 2012. The *Arabidopsis* J-protein AtDjB1 facilitates thermotolerance by protecting cells against heat-induced oxidative damage. *New Phytol*. 194: 364-378.